

EKOLOGIE

LESA

Jak se les mění
a funguje

- MENDELU
- Lesnická
- a dřevařská
- fakulta

Pavel Rotter, Luboš Purchart (eds.)



Mendelova univerzita v Brně

Pavel Rotter, Luboš Purchart (eds.)

Ekologie lesa

Jak se les mění a funguje



Norway
grants



STÁTNI FOND
ŽIVOTNÍHO PROSTŘEDÍ
ČESKÉ REPUBLIKY



- MENDELU
- Školní lesní podnik
- Masarykův les
- Křtiny
- Mendelova
- univerzita
- v Brně
-

Recenzenti

prof. Ing. Josef Fanta, CSc.

doc. Ing. Jan Zejda, DrSc.

Mgr. et MgA. Radim Hédl, Ph.D.

Editoři:

Pavel Rotter, Luboš Purchart

Citace

Rotter P., Purchart L. (eds.) 2022: *Ekologie lesa. Jak se les mění a funguje*. Brno: Mendelova univerzita v Brně. DOI: <https://doi.org/10.11118/978-80-7509-927-3>

Projekt

Kniha vznikla v rámci projektu č. 3201400115 „Implementace aktuálních poznatků z ekologie lesa do lesnické praxe: podpora adaptačních a mitigačních opatření“. Financováno z Fondů EHP a Norska 2014–2021 – program CZ-ENVIRONMENT.

Poděkování

Vznik knihy byl dále podpořen Státním fondem životního prostředí. Náš dík patří i dalším finančním podporovatelům – Školnímu lesnímu podniku Masarykův les Křtiny za výraznou finanční podporu a také Ústavu ekologie lesa Mendelovy univerzity v Brně a Biskupským lesům. Speciální poděkování editorů patří všem jednotlivcům, kteří nás při realizaci tvorby knihy všemožně podporovali. Děkujeme Janu Světlíkovi za vytvoření výborného pracovního zázemí, v němž bylo možné tak rozsáhlý úkol za poměrně krátký čas realizovat. Náš velký dík patří rovněž paní Heleně Zámkové za překlad ze slovenštiny i další výraznou podporu vzniku textu a paní Ivaně Šelešovské za jazykovou korekturu prvotních manuskriptů. Děkujeme i dalším členům našich rodin, zejména našim ženám Kateřině a Heleně, za psychickou podporu, trpělivost i vytváření zázemí. V neposlední řadě patří poděkování všem autorům, že věnovali tomuto projektu dle svých možností svůj cenný čas a zásadně přispěli k dokončení záměru, o kterém se již dlouho diskutovalo.

© Mendelova univerzita v Brně, Zemědělská 1, 613 00 Brno

ISBN 978-80-7509-926-6 (tisk)

ISBN 978-80-7509-927-3 (online ; pdf)

<https://doi.org/10.11118/978-80-7509-927-3>



Open Access: Publikace „Ekologie lesa. Jak se les mění a funguje“ podléhá licenci CC BY-NC-SA 4.0 (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>)

Mendelova univerzita v Brně

Pavel Rotter, Luboš Purchart (eds.)

Ekologie lesa

Jak se les mění a funguje

Autorský kolektiv

Mgr. Alexander AČ, Ph.D.³, Ing. Radek Bače, Ph.D.², Ing. Michal Bošela, Ph.D.¹², Ing. Vojtěch Čada, Ph.D.², Ing. et Ing. Ladislav Čepelka, Ph.D.⁶, Mgr. Eva Dařenová, Ph.D.^{3,6}, Mgr. Martin Duřa⁶, doc. RNDr. Marta Heroldová, Ph.D.⁶, RNDr. Jeňýk Hofmeister, Ph.D.^{2,3}, Ing. Milan Hron¹¹, prof. RNDr. Jakub Hruška, CSc.^{1,3}, RNDr. Michal Choma, Ph.D.⁴, Ing. David Janík, Ph.D.¹⁴, doc. Dr. Ing. Jan Kadavý⁷, Ing. Petr Kjučukov, Ph.D.², Ing. Kamil Král, Ph.D.¹⁴, Ing. Jan Krejza, Ph.D.^{3,6}, Mgr. Miroslav Kutal, Ph.D.⁶, Mgr. Anna Lamačová, Ph.D.^{1,3}, RNDr. Anna Lepšová, CSc.¹⁵, prof. Ing. Ivo Machar, Ph.D.¹³, Ing. Petr Martinek, Ph.D.⁸, Mgr. Radek Michalko, Ph.D.⁶, Mgr. Pavel Novák, Ph.D.⁵, Mgr. Filip Oulehle, Ph.D.^{1,3}, Mgr. Marian Pavelka, Ph.D.^{3,6}, doc. Ing. Radek Pokorný, Ph.D.^{9,11}, doc. Ing. Luboš Purchart, Ph.D.⁶, Mgr. Pavel Rotter, Ph.D.⁶, prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.², Ing. Jan Světlík, Ph.D.^{3,6}, prof. Ing. Vladimír Tesař, CSc.^{9,11,14}, Ing. Lucie Vítková, Ph.D.², doc. Ing. Tomáš Vrška, Dr.¹⁰

1. Česká geologická služba, Klárov 131/3, 118 00 Praha
2. Česká zemědělská univerzita v Praze, Fakulta lesnická a dřevařská, Katedra ekologie lesa, Kamýcká 129, 165 00 Praha-Suchbát
3. CzechGlobe – Ústav výzkumu globální změny AV ČR, v. v. i., Bělidla 986/4a, 603 00 Brno
4. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Přírodovědecká fakulta, Katedra biologie ekosystémů, Branišovská 1760, 370 05 České Budějovice
5. Masarykova univerzita, Přírodovědecká fakulta, Ústav botaniky a zoologie, Kotlářská 2, 611 37 Brno
6. Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta, Ústav ekologie lesa, Zemědělská 3, 613 00 Brno
7. Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta, Ústav hospodářské úpravy lesů a aplikované geoinformatiky, Zemědělská 3, 613 00 Brno
8. Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta, Ústav ochrany lesů a myslivosti, Zemědělská 3, 613 00 Brno
9. Mendelova univerzita v Brně, Lesnická a dřevařská fakulta, Ústav zakládání a pěstění lesů, Zemědělská 3, 613 00 Brno
10. Mendelova univerzita v Brně, Školní lesní podnik Masarykův les Křtiny, Křtiny 175, 679 05 Křtiny
11. Pro Silva Bohemica, z. s., Zemědělská 810/3, 613 00 Brno
12. Technická univerzita vo Zvolene, Lesnícka fakulta, Katedra plánovania lesných zdrojov a informatiky, T. G. Masaryka 2117/24, 960 01 Zvolen
13. Univerzita Palackého v Olomouci, Přírodovědecká fakulta, Katedra rozvojevých a environmentálních studií, 17. listopadu 12, 771 46 Olomouc
14. Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, v. v. i., Oddor ekologie lesa, Lidická 25/27, 602 00 Brno
15. Pěčín 16, Trhové Sviny

Abstrakt

Kniha představuje čtenáři les jako komplexní adaptivní systém. Oproti tradičnímu ekosystémovému pohledu jsou více zdůrazněny biotické interakce mezi členy této složité sítě. To se neobejde bez vysvětlení některých základních pojmů a fenoménů sítí vztahů v lesních ekosystémech. V těchto sítích vynikají některé druhy, či skupiny druhů, jako druhy klíčové nebo jako tzv. ekosystémoví inženýři. Tyto druhy, skupiny druhů, či dokonce celé fragmenty sítě vztahů jsou představovány na konkrétní úrovni prostřednictvím poznatků osvětlujících fungování lesa jako celku. Publikace rovněž vyniká důrazem na funkční pohled a na pochopení toho, které druhy, místa či procesy představují základ existence lesa jako celku. Cílem knihy je zasadit všechny prezentované informace z ekologie lesa do rámce, který je nanejvýš aktuální a pro středoevropský prostor klíčový, a ukázat, jak mohou tyto znalosti přispět k lepšímu hospodaření v lesích a k jejich adaptaci na klimatickou změnu.

Při následování takto vytyčené cesty za poznáním lesa je čtenář nejdříve seznámen s tím, jak odlišné pohledy na les utvářely různé způsoby jeho využívání a proč je ještě více než kdy v minulosti nezbytné, aby hospodaření člověka s lesem vycházelo z ekologických základů. Vývoj lesa jako časoprostorové struktury je následně představen pomocí poznatků o vývoji lesů v holocénu, o dynamice přirozených temperátních lesů a o vlivu jednoho z hlavních hybatelů této dynamiky – disturbance – na strukturu i biodiverzitu lesa. Od tohoto základu se pozornost upírá k sítím – trofickým sítím a kaskádám – i k fyzickému propojení v mykorhizních sítích jako k základním fenoménům utvářejícím lesní ekosystém. Tato širší perspektiva přechází do zevrubného představování rolí jednotlivých skupin organismů, klíčových druhů a ekosystémových inženýrů pro fungování celku. Z těchto detailů se na úrovni celku, či jeho výrazných subsystémů, vynořují emergentní ekosystémové vlastnosti – koloběh živin a stabilita ekosystému. Protože žijeme v době bouřlivých změn, jež jsou důsledkem globální klimatické změny, pochopení podstaty ekologické stability a dalších aspektů adaptace se stává nezbytným pro udržení hospodářských lesů a jejich – pro společnost klíčových – ekosystémových služeb. Tato problematika je čtenáři předkládána téměř v závěru knihy. Publikaci uzavírá syntézní kapitola, která shrnuje představenou koncepci pojetí ekologie lesa a možnosti využití jejích poznatků.

Klíčová slova: adaptace lesa, biodiverzita, disturbance, ekologická stabilita, klimatická změna, koloběh živin, trofické vztahy

OBSAH

PŘEDMLUVA (<i>Milan Hron</i>).....	13
---	-----------

1. LESNICTVÍ – APLIKOVANÁ EKOLOGIE LESA?

1.1 LESNICTVÍ – APLIKOVANÁ EKOLOGIE? (<i>Vladimír Tesar</i>).....	16
1.1.1 Prolog.....	16
1.1.2 Vývoj lesnictví	16
1.1.3 Typizace přírodních podmínek lesa	18
1.1.4 Ekologicky orientované lesnictví	19
1.1.5 Náplň lesnictví	22
1.1.6 Ekologicky založené lesní hospodářství.....	23
1.1.7 Lesnictví otevřené novým podnětům	25
1.1.8 Epilog	25

2. LES V PROSTORU A ČASE

2.1 HISTORIE A BUDOUCNOST STŘEDOEVROPSKÉHO LESA (<i>Ivo Machar</i>)	28
2.1.1 Pravěký kontext historie lesa.....	28
2.1.2 Krajina a les ve středověku.....	35
2.1.3 Novověké dějiny lesa.....	37
2.1.4 Poučíme se v současnosti pro budoucnost evropských lesů?.....	38
2.2 BIOLOGICKÉ DĚDICTVÍ PŘÍRODNÍCH DISTURBANCÍ A PRAKTICKÉ APLIKACE V LESNICTVÍ (<i>Lucie Vítková, Jeňýk Hofmeister, Petr Kjučukov, Radek Bače, Vojtěch Čada a Miroslav Svoboda</i>)	45
2.2.1 Biodiverzita lesních ekosystémů	45
2.2.2 Disturbance.....	50
2.2.3 Klíčové biologické dědictví: mrtvé dřevo a hospodaření s ním.....	55
2.2.4 Ekologické lesnictví: koncept lesního hospodaření zahrnující přírodní disturbance a důležitá biologická dědictví.....	61
2.2.5 Souhrn: využití hlavních principů přírodních disturbancí a biologického dědictví v lesnictví.....	71
2.3 DYNAMIKA PŘIROZENÉHO TEMPERÁTNÍHO LESA EVROPY A JEJÍ MOŽNÉ APLIKACE V LESNICKÉM HOSPODAŘENÍ (<i>Tomáš Vrška, Kamil Král, David Janík</i>)	72
2.3.1 Proč má smysl studovat samovolnou dynamiku	72
2.3.2 Přehled vývoje hlavních teoretických konceptů dynamiky evropských temperátních lesů.....	73
2.3.3 Dynamika tlejícího dřeva v přirozených temperátních lesích Evropy.....	79
2.3.4 Příklady využití „tvořivých sil přírody“ v praxi pěstování lesů	89
2.3.5 Dvoufázová disturbanční dynamika – poučení pro pěstování smíšených lesů	96
2.4 LESNICKÉ HOSPODAŘENÍ A BIODIVERZITA: PŘEHLED PŘÍSTUPŮ (<i>Jan Kadavý</i>)	101
2.4.1 Úvod	101
2.4.2 Příčiny ohrožení biodiverzity.....	101

2.4.3 Les a biodiverzita: Typy lesa jako výsledek managementu, resp. hospodářské úpravy lesa.....	102
2.4.4 Vybrané lesnický orientované managementové systémy podporující biodiverzitu.....	106
2.4.5 Jak hospodařit v lesích s ohledem na ochranu a podporu biodiverzity krajiny.....	109
2.4.6 Metodické postupy popisující vybrané přístupy hospodaření s ohledem na ochranu a podporu biodiverzity pro podmínky v České republice	114

3. LES JAKO SÍŤ VZTAHŮ

3.1 POTRAVNÍ SÍŤ (<i>Radek Michalko</i>).....	116
3.1.1 Úvod	116
3.1.2 Architektura a topologie potravních sítí	116
3.1.3 Základní motivy ovlivňující dynamiku potravních sítí.....	123
3.1.4 Regulace sítí a trofické kaskády.....	127
3.1.5 Les jako součást potravních meta-sítí v krajině.....	137
3.2 LES JAKO MYKORHIZNÍ SYSTÉM (<i>Anna Lepšová</i>)	142
3.2.1 Společná evoluce rostlin a hub a její formativní vliv na fungování ekosystémů.....	147
3.2.2 Základní typy mykorhiz.....	150
3.2.3 Mykorhizní houby, příjem živin a schopnost degradace organických polymerů.....	151
3.2.4 Genom a řízení exprese genů.....	154
3.2.5 Mykorhizy zvyšují toleranci rostlin vůči stresovým faktorům.....	155
3.2.6 Komunikace v mykorhizních sítích.....	156
3.2.7 Zastoupení mykorhizních typů podél environmentálních gradientů a jejich funkce	159

4. VYBRANÉ FRAGMENTY SÍŤ VZTAHŮ

4.1 PŮDNÍ MIKROBIOM A JEHO ROLE V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH SE ZAMĚŘENÍM NA DEKOMPOZICI ORGANICKÉ HMOTY (<i>Michal Choma</i>).....	163
4.1.1 Půdní mikrobiom	163
4.1.2 Bakterie a archea	165
4.1.3 Mikroorganismy a půdní prostředí.....	166
4.1.4 Diverzita mikroorganismů.....	168
4.1.5 Diverzita metabolismu.....	171
4.1.6 Proč se zabývat dekompozicí organické hmoty.....	174
4.1.7 Organická hmota jako zdroj obživy	174
4.1.8 Dekompozice organické hmoty a funkce enzymů v půdě.....	177
4.1.9 Dynamika dekompozice a faktory, které ji ovlivňují.....	184
4.1.10 Stabilizace půdní organické hmoty	190
4.1.11 Za vším hledej mikrobiom.....	191

4.2 BEZOBRATLÍ V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH (<i>Luboš Purchart</i>).....	192
4.2.1 Když se řekne bezobratlý živočich neboli „bezouš“.....	193
4.2.2 Poskytují a ovlivňují bezobratlí živočichové v lese ekosystémové procesy a služby?	204
4.2.3 Reagují bezobratlí živočichové na klimatickou změnu?	215
4.2.4 Ovlivňuje lesní hospodaření bezobratlé?.....	218
4.2.5 Ekologie založená na funkčních znacích organismů – moderní přístup k hodnocení odezvy bezobratlých na změny prostředí jako nástroj pro porozumění ekosystémovým procesům.....	222
4.3. EKOLOGIE HUB (<i>Anna Lepšová</i>).....	226
4.3.1 Co jsou houby?	226
4.3.2 Ekologické (trofické) skupiny hub v lesních ekosystémech	238
4.3.3 Mykorrhizní houby	249
4.3.4 Metody studia hub v lesním ekosystému	261
4.4 BYLINNÉ PATRO A JEHO EKOLOGICKÝ VÝZNAM (<i>Pavel Novák</i>)	264
4.4.1 Bylinné patro a bioindikace	264
4.4.2 Bylinné patro a biodiverzita	269
4.4.3 Bylinné patro a lesní cykly	272
4.5 ROLE DROBNÝCH ZEMNÍCH SAVCŮ V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH (<i>Ladislav Čepelka</i>).....	273
4.5.1 Drobní savci	273
4.5.2 Ekologická významnost drobných zemních savců	278
4.5.3 Ekologické role drobných savců v lese	286
4.6 KOPYTNÍCI A JEJICH ROLE V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH (<i>Marta Heroldová</i>)	295
4.6.1 Výskyt kopytníků v ČR	297
4.6.2 Potravní strategie herbivorních savců v různých lesních prostředích	300
4.6.3 Potravní nabídka a strategie kopytníků na výzkumných lesních plochách	303
4.6.4 Vliv kopytníků na vegetaci	306
4.6.5 Jaká je ochrana porostu dřevin před poškozením?	313
4.6.6 Příklady vlivu kopytníků na obnovu lesa.....	314
4.6.7 Jak ovlivňují kopytníky klimatické změny?	317
4.6.8 Prase divoké a jeho role v obnově lesních porostů.....	318
4.7 ÚLOHA A VÝZNAM VRCHOLOVÝCH PREDÁTORŮ V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH (<i>Miroslav Kutal, Martin Duľa</i>)	321
4.7.1 Dynamická krajina neklidu: od predátorů k rostlinám (landscape of fear)	324
4.7.2 Uvnitř věkových tříd: mohou vrcholoví predátoři ovlivňovat hospodářské lesy?	326
4.7.3 Lov pro trofeje: dopad selekce velkých šelem na kopytníky.....	328
4.7.4 Více zajíců kvůli rysům: jak velcí predátoři ovlivňují komunity menších šelem a jejich kořist (<i>mesopredator release</i>).....	330

4.7.5 Mršiny: druhý život kořisti šelem (biodiverzita spojená s kadávery kořisti šelem).....	332
4.7.6 Místo predátorů nemoci? (vliv šelem na regulace nemocí a nález)	333
4.7.7 Vlci a bobři: střet ekosystémových inženýrů	334
4.7.8 Velké šelmy a biodiverzita	334
4.7.9 Mohou predátoři vyhubit svou kořist?	337
4.8 PTÁCI BIOMU OPADAVÉHO TEMPERÁTNÍHO LESA (Ivo Machar).....	339
4.9 INTERAKCE MEZI DŘEVINAMI TEMPERÁTNÍHO LESA A JEJICH PROMĚNY PODÉL GRADIENTŮ PODMÍNEK (Michal Bošela).....	348
4.9.1 Vliv diverzity a kompetice stromů na alometrické vztahy v lesních ekosystémech	348
4.9.2 Proměnlivost vnitrodruhové a mezidruhové kompetice ve vztahu k environmentálním faktorům.....	354
4.9.3 Vliv výchovných zásahů na rezilienci stromů a lesa	367
4.9.4 Růst a produkce stejnorodých a smíšených lesů střední Evropy.....	370
4.9.5 Uplatnění poznatků o kompetičních vztazích v modelování lesa	372
4.10 ZDROJE VNITRODRUHOVÉ VARIABILITY A JEJICH VÝZNAM U LESNÍCH ORGANISMŮ (Radek Michalko)	375
4.10.1 Mechanismy ovlivňující genotypovou variabilitu	375
4.10.2 Epigenetická dědičnost.....	380
4.10.3 Fenotypová plasticita	381
4.10.4 Složky vnitrodruhové variability a jejich význam v ekologické dynamice	384
4.10.5 Závěr	390
5. EKOSYSTÉMOVÝ POHLED NA LES	
5.1 CYKLUS UHLÍKU - JEHO NADZEMNÍ A PODZEMNÍ SEKVESTRACE A KLÍČOVÁ MÍSTA CYKLU (Jan Světlík, Eva Dařenová, Marian Pavelka).....	392
5.1.1 Globální cyklus uhlíku	392
5.1.2 Představení cyklu uhlíku v lesním ekosystému	396
5.1.3 Odhad biomasy primárních producentů	406
5.2 CYKLUS PRVKŮ V LESNÍM EKOSYSTÉMU A KLÍČOVÁ MÍSTA SE ZAMĚŘENÍM NA DUSÍK A FOSFOR (Pavel Rotter)	409
5.2.1 Limitace prvky, dlouhodobý vývoj.....	409
5.2.2 Uvolňování a příjem dusíku a fosforu	414
5.2.3 Les jako arbuskulárně-mykorhizní či ektomykorhizní systém	422
5.2.4 Zobecnění a představení konceptu celoekosystémové výživy	426
5.2.5 Důležitost uvedených strategií v příjmu a recyklaci živin se může měnit i v průběhu roku	428
5.2.6 Konečně: popis cyklu prvků v řeči zásobníků a toků.....	429
5.2.7 „Horká místa“ a „horké okamžiky“ v půdním prostředí.....	432
5.2.8 Závěr: biogeochemický cyklus, hospodaření a adaptace na klimatickou změnu.....	433

5.3 HYDROLOGIE LESŮ V MĚNÍCÍM SE KLIMATU (<i>Jakub Hruška, Filip Oulehle, Anna Lamačová</i>).....	438
5.3.1 Vzrůst evapotranspirace s rostoucími teplotami.....	438
5.3.2 Srážkový úhrn a množství srážek spadlých na lesní půdu.....	442
5.3.3 Transpirace a odtok vody z povodí.....	443
5.3.4 Rozpad lesa a vliv na hydrologickou bilanci.....	446
5.3.5 Role lesa v celkové bilanci krajiny.....	448
5.3.6 Co očekávat od klimatické změny?	449
5.3.7 Shrnutí.....	450
6. ZRANITELNOST A ODOLNOST LESA V MĚNÍCÍCH SE PODMÍNKÁCH	
6.1 EKOLOGICKÁ STABILITA A STABILIZACE LESNÍCH EKOSYSTÉMŮ (<i>Pavel Rotter</i>).....	452
6.1.1 Dvě základní tváře ekologické stability: rezistence a rezilience.....	452
6.1.2 Představení stabilizačních mechanismů.....	455
6.1.3 Význam stabilizačních mechanismů s ohledem na extrémnost stanoviště	466
6.1.4 Symbióza jako stabilizační mechanismus.....	468
6.1.5 Lesní ekosystémy v podmínkách tranzitní dynamiky.....	473
6.2 LESY A GLOBÁLNÍ ZMĚNA KLIMATU (<i>Alexander Ač</i>)	479
6.2.1 Úvod do problematiky.....	479
6.2.2 Antropogenní změna klimatu.....	480
6.2.3 Od tropů k pólům: význam lesů pro globální uhlíkový cyklus.....	484
6.2.4 Zásoba uhlíku v prostoru a čase.....	487
6.2.5 Dochází k saturaci uhlíkového sinku?.....	489
6.2.6 Disturbance a změna klimatu.....	490
6.2.7 Ekosystémy jako zdroje CO ₂	493
6.2.8 Předpokládané důsledky změny klimatu.....	496
6.2.9 Přežijí lesy do příštího století? aneb Omezené možnosti adaptace lesních ekosystémů	500
6.2.10 Klimatický management lesních porostů.....	503
6.3 LES A LESNÍ DŘEVINY V NASTÁVAJÍCÍCH PODMÍNKÁCH ZMĚNY KLIMATU (<i>Radek Pokorný, Jan Krejza</i>)	505
6.3.1 Rizikové faktory.....	506
6.3.2 Predikce potenciálního rozšíření dřevin a posunu lesních vegetačních stupňů	511
6.3.3 Vliv zvýšené vzdušné koncentrace CO ₂ na lesní dřeviny a možné konsekvence.....	519
6.4 KDYŽ SE Z ORGANISMU STÁVÁ ŠKŮDCE (<i>Petr Martinek</i>).....	528
6.4.1 Úvod do problematiky a vysvětlení pojmu „škodce“.....	528
6.4.2 Rozdělení škodlivě působících druhů hmyzu.....	534
6.4.3 Konkrétní druhy hmyzu s podstatným vlivem na lesní hospodářství	537

6.4.4	Možnosti regulace populací druhů hmyzu s podstatným vlivem na lesní hospodářství	547
6.4.5	Invazní druhy bezobratlých (hmyz) a jejich možný management v podmínkách střední Evropy.....	549
6.4.6	Slovo autora na závěr	554
6.5	CHŘADNUTÍ LESA VLIVEM KOMPLEXNÍCH PŘÍČIN (<i>Pavel Rotter</i>).....	555
6.5.1	Historický vývoj vlivu hlavních atmosférických polutantů na les.....	555
6.5.2	Přetrvávající projevy depozic v lese: acidifikace a ochuzení o živiny.....	564
6.5.3	Přetrvávající projevy depozic v lese: přebytek reaktivního dusíku	568
6.5.4	Vztah mezi charakterem cyklu prvků v lese a jeho citlivosti vůči depozici.....	569
6.5.5	Detailní popis komplexního působení reaktivního dusíku na lesní ekosystémy	570
6.5.6	Kombinované působení stresu a adaptace vůči němu	574
7.	ZÁVĚR	582
8.	POUŽITÁ A DOPORUČENÁ LITERATURA	592

PŘEDMLUVA

Lesy jsou všeobecně vnímány jako bohatství naší země, a to se vším, co poskytují – s vodou, svěžím vzduchem, zpěvem ptáků, míháním se zvíře, uklidňující hrou zeleně i bájným klidem. V posledních několika letech se však stále častěji projevuje nervozita a zvýšená pozornost a citlivost veřejnosti způsobená vnějšími projevy problémů, jako jsou rychle přibývající holiny po kalamitních těžbách nebo zvýšený pohyb těžké techniky a převoz dříví po silnicích. Jevy, na které už léta upozorňuje část lesnické a odborné veřejnosti, jsou tedy zřetelně viditelné. Výroční zprávy o stavu lesů, donedávna uklidňující až radostné, začínají být konfrontovány s realitou. Obojí je ale jen náš pohled na les zvenku. Co by nám naše lesy řekly, kdyby uměly mluvit lidskou řečí? Nejspíše by toho bylo mnoho a z jejich pohledu by se to všechno stalo „ted“.

Přestaly platit pořádky a zkušenosti, které formovaly lesnické hospodaření v posledních stoletích. Klimatická změna je tu a probíhá rychleji, než jsme čekali. Vyvolala skutečnou krizi nejen našich nepřipravených porostů, ale i celého lesnického oboru a navazujících odvětví, které byly postaveny na předpokladu dlouhodobé stability, rovnováhy a vyrovnané (či spíše stále se zvyšující) produkce.

Nabízí se tedy spousta nových otázek, na něž hledáme odpovědi. Věda poskytuje mnoho výstupů, často dílčích, které se postupně propojují, a bude potřeba je integrovat do jiného přístupu k lesům a hospodaření v nich. Nejobtížnější však bude tyto přístupy přenést do každodenní praxe. Dílčí závěry o nutné změně hospodaření už máme k dispozici mnoho let, některé se promítly i do legislativy, ale rezistence systému podporovaná pestřými osobními zájmy hlavních aktérů je velice silná. Nabízí se zde uvést pár příkladů.

Je nezbytné využít znalostí o fungování pralesů, přirozených lesů a biodiverzity v nich. Tyto lesy málo nebo méně dotčené lidskou činností nám ukazují, jak může fungovat přirozená obnova dřevin, kde a proč se jim daří, jaká je jejich přirozená struktura a odolnost vůči okolním vlivům, jak pracují autoregulační procesy apod. Přesto je naše lesnictví až na dílčí výjimky dosud postaveno na naprosto odlišném, velmi zjednodušeném způsobu obhospodařování, které v důsledku vede ke snížení biodiverzity a odolnosti porostů a k následným kalamitám. Těm zásadně nahrává i využití velmi omezeného spektra modelů hospodaření, které vytváří poměrně unifikované lesy, jimiž se potom kalamity šíří jako požár (či kůrovec, obojí máme v čerstvé paměti).

Péče o půdu jako o základ stability i produkce je opomíjena – její zhutňování pojezdem mechanizace po celé ploše, ochuzování o živiny odvozem biomasy, ničení ustálených půdních vazeb po holosečích, homogenizace půdních horizontů přípravou půdy, nedostatečná meliorace využitím přípravných a melioračních dřevin jsou dlouhodobou chybou v přístupu k lesům. Les totiž není jen to, co vidíme nad zemí. Les, to je i půda. A půda je chlebem lesa. V praxi se často všechnen čas věnuje „lesu nad zemí“, musíme si ale najít prostor i na to, co zůstává skryto pod povrchem.

Zvěř je jednou z neopomenutelných součástí naší přírody, jejím oživením, ovlivňuje vývoj vegetace, může být i významným zdrojem finanční stability lesních majetků. Ale nerespektování základních doporučení pro její chov, zejména maximálních únosných stavů (když společenský konsenzus z minulosti z procesu vyloučil

velké predátory), vede na mnoha místech k ohrožení existence lesa – přinejmenším jeho dřevinné skladby a stability.

Dostává se k vám dílo, které po přečtení můžete zhodnotit sami, a jsem přesvědčen, že určitě nějaké emoce vyvolá – je totiž značně odlišné od klasického formátu učebnice. Nevrací se příliš ke starým „ověřeným pravdám“, ale naopak přináší nové poznatky výzkumu a usazuje je na správná, někdy i dosud poměrně prázdná místa (např. v tématech bezobratlí, půdní mikrobiom, interakce mezi dřevinami, kombinované působení stresu), ve vyšší než obvyklé míře propojuje informace týkající se jednotlivých témat, zjištění a závěry jsou formulovány a zdůrazňovány s ohledem na praxi lesnického hospodaření a doprovodná videa nejsou jen opakováním psaného, ale jeho dalším rozšířením.

Lesníkům, vlastníkům i hospodářům přeji, abychom i s přispěním této publikace dále posouvali svoje znalosti a povědomí o tom, jak les funguje, dokázali informací správně využít a stát se spolutvárci nezbytných změn v přístupu k lesům nikoliv kvůli společenským požadavkům, ale z našeho vnitřního přesvědčení.

A co popřát do budoucna českým lesům? Především velký respekt a pozornost ze strany společnosti a poučené a vnímavé vlastníky a lesní hospodáře. Jsem rád, že se jimi právě stáváte i Vy!

Milan Hron, lesník, předseda sdružení Pro Silva Bohemica

1. LESNICTVÍ
– APLIKOVANÁ
EKOLOGIE
LESA?

1.1 LESNICTVÍ – APLIKOVANÁ EKOLOGIE?

Vladimír Tesař

1.1.1 Prolog

„Nature, to be commanded, must be obeyed. In everything man has accomplished, we have only manipulated nature into doing what it is.“ (Francis Bacon, 1620. Nové organon, Kniha 1, Aforismus 129).

Přírodu ovládneš jen tak, že ji poslechněš.

Od druhé poloviny 20. století jsme svědky zvláště prudkého společenského rozvoje lidstva a v jeho důsledku se v globálním rozsahu ve značné míře mění přírodní poměry. Proměny a změny probíhají ve všech společenských sférách, rozbíhají se do různých směrů a pronikají do různé hloubky. Mnohé dosavadní přestává platit.

Změny se nevyhýbají ani lesnictví. Není snadné je včas zachytit, vyhodnotit a rozumně se k nim postavit. Má-li se lesnictví za současné globální situace na Zemi a při očekávání jejího nepříznivého trendu současně přizpůsobit tlakům společnosti, je zřejmé, že musí změnit své paradigma. Jen tak upevní své postavení.

Lesnictví je vyhraněným inženýrským oborem, který řídí specifické národohospodářské odvětví. Nakládá s přírodním objektem, je – syrově řečeno – organickou výrobou s dlouhou výrobní dobou a pracuje s největší nejistotou. Z toho plyne, že při hledání odpovídajícího paradigmatu ([box 1](#)) musí ještě více než v minulosti dbát na soulad lesa jako hospodářského objektu s lesem jako ekosystémem. Z historie třísetletého organizovaného evropského lesnictví se můžeme poučit, v čem spočívá jeho podstata a do jaké míry a v jakém čase je lze reformovat. Jak složitý je to úkol.

1.1.2 Vývoj lesnictví

Ve zkratce připomeňme, že lidstvo je od počátku své existence na lesích závislé. V historicky zdokumentované době sledujeme, jak byla lidská společnost kromě drobných produktů z lesa závislá především a vždy na dříví. S narůstající lidskou populací narůstala potřeba pro otop, na stavby, pro hutě a sklárny, pro pohon zařízení. Živelná nadměrná těžba dříví bez toho, že jeho zásoby se stačily samovolně obnovovat, přivedla naprostý rozvrat lesa a kritický nedostatek dříví. Můžeme si to uvědomit na mediteránních oblastech, kde se již od antiky na místě lesa vytvořily zcela jiné biomy, které dnes považujeme za přirozené. Podobný vývoj, který se s menšími důsledky odehrál a ještě odehrává ve všech civilizačních centrech, postihl i náš prostor.

BOX 1: PARADIGMA A POSTULÁTY

Paradigma: souhrn všech pojetí vědecké disciplíny v určitém časovém úseku, specifikuje způsob myšlení.

Postulát (požadavek): výchozí předpoklad, který je v dané oblasti přijímán jako pravdivý. Pravdivost přitom není v rámci dané oblasti logicky dokazována ani dokazatelná. Výroky odvozené z postulátů jsou pravdivé pouze s určitou pravděpodobností, jsou to spíše hypotézy, které je třeba empiricky ověřit.

Usměrňování lesní těžby dekrety vydanými vlastníky lesa i státní mocí nestačily vývoj zastavit. Čas si tak vynutil vznik lesnictví jako organizované činnosti, která měla vyjít vstříc obecným potřebám. Německý lesník Heinrich Cotta (1816) uvádí učebnici pěstování lesa (*Waldbau*) toto: „Nebylo by lékařů bez nemocí a nebylo by žádného lesnictví bez nedostatku dřeva. Tato věda je pouze dítětem nedostatku a ten je následkem toho jejím stálým průvodcem.“ Nakládání s lesem vždy bylo a nadále zůstane svázáno s ekonomickými a sociálními poměry ve společnosti, která má své nároky a požadavky na užitky z lesa. Dnešní globální společnost (v antropocénu) je vystupňovala do nebyvalé míry.

Prvotní lesnictví bylo organizováno po agronomickém způsobu ve sledu úkonů založit – vypěstovat – vytěžit, které se cyklicky opakovaly. Obhospodařování lesa pro trvalé zajištění výnosu se řídilo početními kalkulacemi v systému věkových tříd s plošnou obnovou porostů. Lesní kultury byly zakládány v provozně nejnějněji zvladatelné podobě jako kultury jedné dřeviny – smrku nebo borovice. Tak lesnictví splnilo historický úkol zajistit chybějící dříví po neřízené exploataci lesa.

Tento lesnický systém se již na přelomu 17. a 18. století začal oddělovat do dvou hlavních směrů. Jeden z nich je pokračováním primárně zavedeného pěstování šablonovitě uspořádaného, většinou monokulturního jehličnatého lesa. Druhý směr vzešel z brzkého zjištění, že takto zavedené lesní hospodářství je nespolehlivé, protože snadno podlehne přírodním živlům a škůdcům. Oba směry nás v přítomnosti provázejí, můžeme je označit za dvě lesnické strategie.

Zatímco první strategie opatřeními tzv. vnějšího zpevnění lesa a vnitřního zpevnění porostů pouze mírní rizika rozpadu, druhá hledá řešení v respektu k přirozenosti lesa. Zatímco první strategie v zájmu dosažení maximálního výnosu dřeva programově přehlíží ekologickou únosnost, druhá způsoby tzv. přírodě blízkého lesnictví (pěstování lesa) právě na ekologické únosnosti (udržitelosti) staví.

V polovině 19. století vykrystalizovalo poznání vlastností půdy, podnebí a polohy a jejich významu pro prosperitu dřevin v pojem **lesní stanoviště**. Tento první – empiricky formulovaný – prvek ekologického poznání se v lesnickém povědomí ukotvil a následně byl vědecky propracováván. Pro střeoevropské lesnictví bylo vždy vůdčí lesnictví germanofonních zemí a je pochopitelné, že pod jeho vlivem se

vyvíjelo i lesnictví v českých zemích. Neměl by však být zapomenut prvopočáteční souběh s francouzským přístupem, než se oba přístupy v polovině 19. století rozešly.

Vědecké základy lesnictví se budovaly od druhé poloviny 19. století spolu s rozvíjejícím se přírodovědným poznáním. Řada lesnických osobností přicházela s návrhy, jak reformovat dosavadní pasečné hospodářství založené na pěstování jehličnatých monokultur. Vývoj vyústil v novou lesnickou filozofii, za níž stály dvě osobnosti. Profesor pěstování lesa v Mnichově Karl Gayer byl přesvědčen o tom, že racionální pěstování lesa musí být postaveno na poznání přírodních procesů a že kulturní les má být smíšený, ne příliš vzdálený přírodnímu lesu (Gayer, 1882). Na Gayera o čtyřicet let později přímo navázal profesor pěstování lesa na pruské lesnické akademii v Eberswalde Alfred Möller (jak dokládá jeho doslovná citace Gayera: „[...] z přirozenosti lesa musí být odvozen zákonitý požadavek na stálost, přísnou kontinuitu“ nebo „[...] v harmonii všech sil působících v přírodě je hádanka produkce“). V jeho knize (Möller, 1922) je pozoruhodná představa neustále plně tvořivého lesa (*Dauerwald*). Je to koncept lesnického hospodaření opřený o pochopení, v čem a do jaké míry se proti hospodaření staví příroda. Möller píše o „bytosti lesa“ (*Waldwesen*) s atributy, které mají většinu společného s představou ekosystému, který až v roce 1935 definoval anglický botanik a ekolog Arthur George Tansley. Möller jako první představil celostní pojetí lesa a lesnictví a jím počínaje můžeme hovořit o ekologické orientaci hospodaření v lese. Gayerovy a Möllerovy myšlenky byly nejen průkopnické, ale i nadčasové, oba jsou dosud citováni a uskutečnění jejich konceptů významně pokročilo. V této souvislosti je třeba zmínit profesora Josefa Konšela (1931; [box 2](#)), který se k Möllerově myšlence postavil vizionářsky.

Box 2: JOSEF KONŠEL (20. 3. 1875 – 18. 7. 1958)

Profesor pěstění lesů na lesnickém odboru Vysoké školy zemědělské v Brně (1922-1938). Přeložil a k vydání připravil Cajanderův spis o lesních typech (Cajander, 1927). Jeho učebnice „Tvorba a pěstění lesů v biologickém ponětí“ je syntézou pěstební empirie a přírodovědných základů, obojího na úrovni tehdejšího poznání. Pojetím předběhla učebnici „na ekologických základech“ německých autorů. Je nadčasová tím, jak autor pochopil Möllerův *Dauerwald* a příkladná způsobem komplexního lesnického myšlení.

1.1.3 Typizace přírodních podmínek lesa

Ve vědeckém lesnickém proudu se zformovalo pojetí **lesního typu**. Otcem nauky o lesních typech je finský lesník Aimo Kaarlo Cajander (1909). K více než půl století

trvajícímu třibení oboru přispěly přírodovědné obory, nejvíce fytoecologie. V tomto směru stálo české lesnictví v popředí. Josef Konšel poznal význam tohoto pojetí a inicioval práci na tomto úseku, která v 50. letech vyústila ve Zlatníkovu (brněnskou) geobiocenologickou typologickou školu. Ve stejné době se ustavila stanovištně typologická pražská škola (A. Mezera, K. Mráz, V. Samek). Tvořivou syntézou obou škol vznikl klasifikační typologický systém Ústavu pro hospodářskou úpravu lesů (ÚHÚL), který je stále základem lesnického plánování. Lesními typy, popř. jejich seskupeními, je vymezen produkční potenciál charakterizovaný dřevinným složením, které jej optimálně využívá, a jsou optimalizovány obnovní postupy. Je využíván i krajinným plánováním.

Pojem lesní typ byl výsledkem tehdejšího celostního poznání lesa, povýšil pojem fyzického stanoviště na geobiocenózu. Jeho praktické užití bylo prvním nástrojem biologické racionalizace. Když A. G. Tansley v roce 1935 přišel s pojmem **ekosystém**, lesní typ byl již zavedenou reálnou entitou. Koncept ekosystému se stal metodickým návodem pro další zkoumání přírodní podstaty lesa a též impulzem k prohloubení konceptu lesního typu. Lesní typy (typy geobiocenóz) zůstávají pro vědecký výzkum stále otevřené; polyfunkční lesnictví přijme každé zpřesnění znalostí jejich struktur a funkčního propojení jednotlivých prvků pod vlivem environmentálních změn. Zažitá etapa lesnictví na typologických základech připravila půdu pro přijímání nových ekologických poznatků k podpoře komplexního systémového lesnictví.

1.1.4 Ekologicky orientované lesnictví

Před zhruba sto padesáti lety začalo být pěstování lesa odmítající způsob pěstování jehličnatých monokultur označováno ponejvíce jako přírodě blízké. Takové pojmenování je pro běžnou komunikaci stále přijatelné, je vnímáno veskrze pozitivně. Setkáme se i s označeními ekologicky oprávněné, ekologicky únosné, přírodu sledující, stanovišti přiměřené a snad i dalšími. Pokud je neporovnáme podle podstatných znaků (třeba níže uvedených postulátů), neposoudíme, jak dalece se liší nebo zda vůbec. Můžeme říci, že jsou spíš nuancemi nebo přímo synonymy toho, co označujeme nadstavbovým pojmem ekologicky (poznatky ekologie) orientované lesnictví.

Od Möllerových časů směřoval vývoj provozního lesnictví k dalšímu reformování pasečného hospodaření, v dílčích etapách velmi progresivnímu. Syntézou exponenciálně narůstajícího objemu poznatků o lese z první poloviny 20. století byly v německém prostředí učebnice pěstování lesa, které měly v názvu přívlástek na „ekologických“, „přírodních“, „stanovištních“ aj. základech. Byl to prostý souhrn zjištění o vlastnostech půdy, klimatu a poloze místa (o stanovišti). Tyto pasáže se z pozdějších učebnic vytratil jako nadbytečné, protože vznikala díla povahou se blížící učebnici lesnické ekologie.

Dnes se v lesnictví více prosazuje systémové pojetí, a to nejen v představě ekosystému, ale i v představě komplexního adaptivního systému ([tab. 1.1.1](#)), která je vodítkem pro další lesnické směřování.

Přírodě blízké lesnictví (pěstování lesa) zahrnuje nespočet pěstebních soustav okruhu *natural silviculture* (oproti způsobům *plantation silviculture*), které se

v evropském lesnictví vyvinuly. Proto je prosté označení „přírodě blízké“ neurčité, nevypovídá nic o tom, jak je který způsob (pěstební soustava) ještě vzdálen nebo již blízký „přírodě“. Je zřejmé, že zcela ztotožněn s „přírodou“ (pralesem) hospodářský les být nemůže, protože sebemenší lidský zásah jde proti zcela spontánní dynamice (úplné bezzásahovosti). Prvním krokem k upřesnění v tomto ohledu je posoudit, jak který způsob reflektuje autekologické, demekologické a synekologické vztahy v ekosystému. Pro takový rozbor si vypůjčíme postuláty lesnického programu Pro Silva (box 3), který dnes patří k nejvíce propracovaným koncepcím obhospodařování lesa s přihlédnutím k ekologickým zákonitostem.

Tab. 1.1.1 Atributy a souvislosti systémů v organizaci lesa.

ATRIBUTY A SOUVISLOSTI SYSTÉMŮ V ORGANIZACI LESA	
ekosystém (geobiocenóza) <i>(Odum, 1971)</i>	komplexní adaptivní systém <i>(Messier et al., 2014)</i>
struktura živých a neživých komponent	struktura mnoha komponent a procesů
provoz (fungování) – toky energie a výměna látek	komponenty a procesy jsou propojeny navzájem a s vnějším prostředím v mnoha směrech a mnoha prostorových a časových měřítkách a hierarchických úrovních
	z uvedených interakcí se tvoří nesourodé struktury a nelineární vztahy, které jsou nestále kombinací náhody a pořádku
předávání informací	negativní a pozitivní vazby systém stabilizují nebo destabilizují
	je navenek otevřen výměně energie, hmot a informací
vývoj v prostoru a čase – nepřetržitá autoreprodukce	vývoj je citlivý na výchozí stav paměti velkých poruch a následných změn
	disponuje mnoha adaptivními prvky a pod-systémy, ty umožňují vznik nepředvídatelných nových vlastností a nebývalých jevů, které nemohou být vysvětleny studiem jednotlivých složek

BOX 3: POSTULÁTY PROGRAMU PRO SILVA

Pro Silva je evropským sdružením lesníků hospodařících přírodě blízkým způsobem, založeným v roce 1989. Sdružení považuje za nutné, aby se lesní hospodářství vyvíjelo ke komplexnímu spravování lesních ekosystémů, a tím trvale zajistilo jejich produkční schopnost a poskytování užitků. Rozhodnutím trpělivě pěstovat les s ohledem na přírodní zákonitosti má být podporována mnohotvárnost, bohatost výstavby, přirozená obnova a výstavba lesů ze stanovištně vhodných dřevin.

Program zahrnuje postuláty:

- 1) využívat produkční potenciál stanoviště jen v ekologicky únosné míře: optimální volba dřevin v optimálním prostorovém uspořádání;
- 2) udržovat rovnováhu ekosystému nepřetržitostí porostního prostředí: přípustné je jen takové odkrytí půdy, které je mikroklimaticky tlumeno bočním působením stojícího porostu;
- 3) naplno využít produkční schopnost jednotlivého stromu: místo hromadné sklizně stromy z porostu odebírat teprve, až dospějí do hospodářské (funkční) zralosti. Přednost dána stromům schopným relativně nejlepší produkce či funkční účinnosti.

K postulátu 1 – Přijatelná je pouze skladba dřevin přizpůsobených ekotopu, popř. dřevin naturalizovaných, které neohroží úrodnost půdy, a to ve složení (struktuře), které minimálně naruší přirozené geochemické cykly (ekosystémovou stabilitu) a v němž budou dřeviny v optimálním prostorovém uspořádání (synekologický aspekt), aby pěstování porostu vyžadovalo co nejméně přídatné energie na případnou úpravu cenotických vztahů mezi nimi. Lesnictví se již dávno zabývá vlastnostmi ekotypů a ras (populací) a poznalo jejich důležitost pro prosperitu na daném ekotopu (problém demekologický). Tento úsek biologie dřevin zasluhuje zvýšenou pozornost z hlediska přizpůsobivosti ke globální změně konstelace stanovištních faktorů.

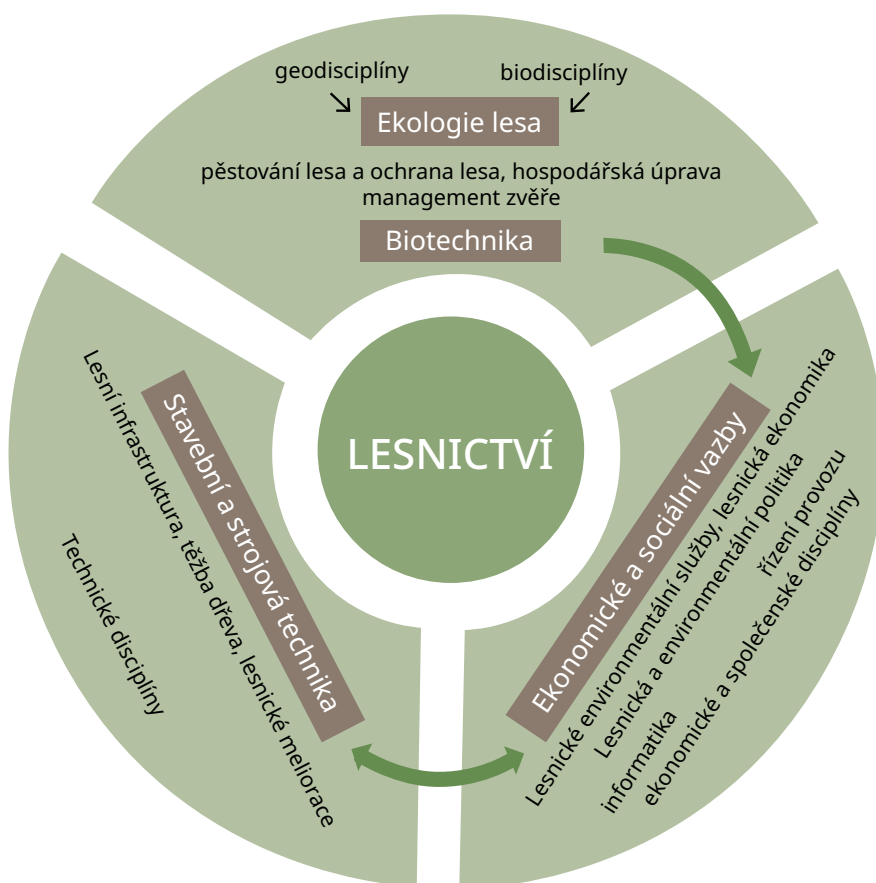
K postulátu 2 – Udržení nepřetržitého porostního prostředí snižuje negativní dopady na geochemické procesy, které se nutně dostaví zejména po úplném odkrytí půdního povrchu. Neméně významný dosah postulátu je ten, že přirozenou reprodukci je předána úplná genetická informace populací (opět demekologický aspekt).

Postulát 3 – Pokud nedojde k disturbanci na větších plochách, pak v přírodním lese uvolňují prostor následné generaci svým zánikem nejmohtnější stromy, které přesáhly fyziologický věk. Postulát o maximálním využití produkčního potenciálu jednotlivého stromu tento proces napodobuje – přihlíží k přirozené dynamice lesa –, ovšem tak, že strom je mýcen již při dosažení hospodářské zralosti ve věku podstatně nižším, než je fyziologický věk.

Každý postulát je naplněn pěstebními úkony (pěstební soustavou) přiměřenými růstovému stupni (v pasečném lese věkovým třídám) nebo vývojové fázi (v nepasečném lese).

1.1.5 Náplň lesnictví

Inženýrský obor lesnictví sestává ze tří souvisejících neoddělitelných článků (obr. 1.1.1), které musejí být řízeny vzdělaným lesníkem (inženýrem), zvládajícím přiměřeně všechny tři.



Obr. 1.1.1 Tři základní pilíře lesnictví a jejich vzájemné propojení (zelené šipky). (Zdroj: orig. autor.)

Lesnictví pracuje s přírodním útvarem, proto jsou pochopitelně jeho ústředním článkem biotechnické činnosti. V popředí jsou tři navzájem podmíněné činnosti: **(1)** pěstování lesa přímo manipuluje s lesními porosty; **(2)** ochrana lesa analyzuje zdravotní stav lesa, poukazuje na chybná rozhodnutí a zavádí preventivní opatření, která pěstování uskutěční; **(3)** hospodářská úprava organizuje činnost v prostoru a čase tak, aby výsledku bylo dosaženo úsporně, a periodicky hodnotí rentabilitu hospodaření. Bez uplatnění přiměřených technických prostředků by se nedosáhlo hospodářského cíle – výnosu anebo užitků požadovaných vlastníky, popř. konsenzuálně celospolečensky. Lesní inženýr musí být vybaven patřičnými technickými a ekonomickými znalostmi. Má být seznámen se strojní technikou natolik, že ji nasadí přiměřeně k úkolu a co nejšetrněji k porostu a půdě a že dokáže naplánovat dopravní infrastrukturu s ohledem na rozložení porostních zásob. Má řídit lesnický provoz a sledovat jeho rentabilitu se znalostmi hospodářských specifík lesní výroby.

Ze systémového pohledu se nabízí **alternativní přístup** k nakládání s lesem – buď plné přijetí spontánní dynamiky včetně disturbačních epizod a nezasahování do přírodních procesů, nebo využití znalostí této dynamiky k dosažení příslušných hospodářských cílů včetně plnění případných ekosystémových služeb (dále rozvedeno v kap. 2.2 a 2.3). S výhradami je to v prvním případě filozofie ochrany přírodních procesů, ve druhém optimalizace lesnických cílů anebo jinak řečeno praxe výlučné ochrany lesní přírody proti racionálnímu zužitkování přírodního zdroje. Prvořadým smyslem hospodaření byl a zůstává výnos z produkce. Přírodě blízkým způsobem se toho dosáhne biologicky únosně v trvale vyrovnaném množství. Souběžně se efektivně zajistí i případná zvláštní účelovost hospodaření a některé prvky hospodaření mohou být účelně využity v řízené ochraně lesní přírody.

1.1.6 Ekologicky založené lesní hospodářství

Lesnické hospodaření zahrnuje široké **spektrum cílů** od extrému průmyslové lesní kultury – lignikultury (ta je rovněž ekosystémem) – po hospodaření s různorodými různověkými kulturními porosty výběrného lesa. Na jedné straně tak stojí maximalizace produkce dříví prostřednictvím schematizovaných postupů a dodání materiálů a energie jako nástrojů technokratické racionalizace, tedy při podstatném okleštění od atributů přirozeného lesního ekosystému. Na druhé straně se nachází maximálně možné využití **biologické automatizace** (tvořivých sil přírody) jako racionalizace biologická. Při ní se nejvíce uplatní poznatky ekologie lesa a vycházejí z ní podněty pro další ekologický výzkum. Ekologové přiznávají, že mají ještě daleko k úplnému poznání, jak příroda „pracuje“ (Perry et al., 2008). Přesto již poskytli lesníkům tolik poznatků, že se v rozhodování mohou vyvarovat hrubých chyb a hospodaření zdokonalovat.

Od hospodaření v lese se očekává, že bude rentabilní. To předpokládá, že zavedený hospodářský způsob bude spolehlivý. Aby takový byl, musí být stabilní. **Stabilita lesa** ovšem neznamená, že toto prostředí nevykazuje žádnou změnu. Ekosystém (přírodní les) je dynamický systém a poruchy (disturbance) jsou hybnou silou jeho vývoje

(sukcese; viz kap. 2.3 a 6.1). Umělý systém (monokulturní pasečný les) má potenciál čelit vnitřním poruchám a i z vnějšku je podstatně omezený. Z toho logicky vyplývá, že relativně stabilnější bude les s vlastnostmi podobnými přírodnímu lesu.

Pěstování lesa na základě postulátů Pro Silva je významným příspěvkem biologické racionalizaci. Každý postulát má nezaměnitelný význam a váhu, podle aktuálního stavu lesa může být uplatněn přednostně některý z nich. Teprve naplněním všech tří postulátů důsledně po sobě se dosáhne různověkého, prostorově strukturovaného, smíšeného lesa, který stálým udržováním v této podobě bude lesem trvalým (*Dauerwald*) a předmětem nepasečného hospodaření. Tento způsob nepřehlídí nic ze struktury a mechanismů fungování lesa jako komplexního adaptivního systému (biologická automatizace). Je to tvar (hospodářského) lesa s nejvýše dosažitelnou relativní stabilitou, proto optimální a trvale udržitelný. Tento závěr se opírá o ekologické poznání a výsledky lesnické praxe.

Přestavba současného pasečného lesa (věkových tříd) v les nepasečný, tj. s rozrůzněnou věkovou a tloušťkovou strukturou a mozaikovou texturou po celé ploše (tab. 1.1.2), bude trvat mnoho desetiletí, avšak každý dosažený stupeň na této cestě zmenšuje nejistotu hospodaření.

Tab. 1.1.2 Srovnání atributů lesa pasečného a nepasečného.

LES V HOSPODÁŘSKÝCH ZPŮSOBECH	
LES PASEČNÝ	LES NEPASEČNÝ – LES NEUSTÁLE PLNĚ TVOŘIVÝ
uspořádaný do věkových tříd	na každé jednotce lesa všechna stadia (růstové stupně)
± uzavřený horizontální zápoj porostů	vertikální (stupňovitý) zápoj porostů
kompetiční tlak (řízený soutěží o přístup ke světlu) v ± stejnověovém porostu je usměrňovaný probírkami a prosvětlováním	kompetice mezi růstovými stadii stromů je usměrňována použitím výběrných principů; ve výběrném lese periodicky se opakujícími výběrnými sečemi
řízení výnosu podle věku (obmýtní; rozlišení těžby na předmýtní a mýtní)	řízení výnosu podle celkového běžného přírůstu; určující je těžba hospodářsky zralých (cílových) stromů
obměna generací zřetelně oddělená v prostoru a čase	± plynulá obměna generací na každé jednotlivé (malé) ploše
plánovitě dodávání přídatné energie > technologická racionalizace	biologická automatizace > biologická racionalizace

1.1.7 Lesnictví otevřené novým podnětům

(Středo)evropská lesnická kultura se vyvíjela převážně empiricky, věda lesnicou praxi dodatečně hodnotila a buď potvrdila její opodstatněnost, nebo poukázala na případný chybný článek. Ekologickým poznáním a kritickým přehodnocením empirické praxe dospěl dvě století trvajícím vývoj k představě trvalého lesa a našel i cestu k jeho dosažení.

V posledním půlstoletí propracovávaná obecná systémová teorie přinesla nový způsob uvažování, který znatelně posunul i přístup k nakládání s biotickými přírodními zdroji od redukcionistického k holistickému. Do lesnictví se systémová teorie promítá v koncepci řízeného ekosystému (*management of ecosystem*). Je to přístup komplexní. Vedle toho, že ve vnitřním režimu důsledně přihlíží ke všem biotickým součástem a procesům ekosystému, navenek zapojuje lesnictví do širšího krajinného a společenského kontextu – do měřítka povodí, jiných krajinných úseků, popř. celků s uplatňovanými celospolečenskými nebo skupinovými zájmy. Takovým způsobem se lesnická ekologie potkává s krajinnou a sociální ekologií.

Ekologická věda stále přichází s poznatky, které poskytují hlubší vhled do fungování lesních ekosystémů. Na základě nového zjištění je pak poukazováno na to, že lesnictví to nebo ono zanedbalo a že je třeba to napravit. Každý nový poznatek je však jednotlivost, která je uplatnitelná pouze tak, že je zasazena na správné místo do existujícího celku (princip celistvosti). A navíc s vědomím, že les má paměť a setrvačnost a že vnutit mu jiný chod podle lidských představ bude vyžadovat usměrňování. Musí být též zvaženo, po jakou dobu nebo zda vůbec bude nový řád udržitelný.

Každý nový podnět je vítán, ale zůstane na lesníkovi, aby jej konfrontoval s možnostmi uplatnění v zavedeném hospodářském způsobu a provozní realizaci s přihlédnutím k rentabilitě. Dnes je v popředí biodiverzita. Zdá se, že po poškození lesa imisemi (kyselými srážkami) a po tzv. novodobém chřadnutí lesů – tématech konce minulého století – je to opět spíše nové politikum než snaha o racionální přístup k řešení.

Systémový přístup v lesnictví rehabilituje čas od času popíranou teorii úplavu, totiž že „správně“ obhospodařovaný les („dobrá lesnická praxe“) je polyfunkční a poskytne současně všechny užitky (srovnej s kapitolou o konceptu Ekologického lesnictví – [kap. 2.2](#)). Takovým lesem je *Dauerwald* se svými dynamicky se proměňujícími strukturními a texturními prvky.

1.1.8 Epilog

Handicapem lesnictví je, že dotváří les, který vyhovuje dozrívajícím socioekonomickým poměrům ve snaze vydobýt z něj co nejvíce, a zakládá les pro generace, jejichž požadavky nezná. Ve svém počínání je tudíž ve zpoždění nejméně o jednu lidskou generaci (Schütz, 1997). Prokazatelný výsledek lesnického konceptu může být prověřen téměř za takovou dobu, jaká je třeba k dosažení výsledku (obmýtlí hospodářského lesa), přičemž situace se mění rychleji, než se může projevit výsledek

protiopatření. Proto by rozhodnutí měla být učiněna na základě úvahy beroucí v potaz předběžnou opatrnost jako jeden ze základních principů.

V nejistotách, které nás obklopují, je ekologická orientace jednání jedinou rozumnou možností, jak situaci čelit. Lesnictví nezadržitelně dospívá k přijetí paradigmatu trvalého lesa (*Dauerwaldu*) a s ním spojených principů hospodaření. To respektuje plně ekosystémovou podstatu lesa a má relativně největší schopnost přizpůsobovat se změnám přírodního prostředí a požadavkům na jeho využití, je tudíž flexibilní (adaptivní management) a udržitelný v plném smyslu slova. Co je ekologické, je i ekonomické a environmentálně příznivé.

Na otázku, jak je možné, že již desetiletí učíme o lese jako o jedinečném ekosystému, ale v praxi s ním nakládáme po zemědělském způsobu (Puettmann et al., 2009), je odpověď nasnadě. Není tak obtížné vypracovat hospodářský způsob a jemu odpovídající pěstební soustavu na základě vyhodnocení ekonomických a technických okolností, jako získat pro ně pevné (lesnicko-)politické ukotvení. Vědě spolu s praxí pak nezbyvá než stále usilovat o to, aby se lesnictví neubíralo mimooběžně se znalostí biologické podstaty lesa a nepřekračovalo jeho možnosti naplnit nároky společnosti.

„Mnohé dobré snahy lesnické narážejí na četné překážky rázu obchodního, právního a často snad čistě osobního. [...] Ale zdokonalovací snahy se nezastavují. Je pouze třeba žádati kroky, ne však převraty.“ (Josef Konšel, 1931, s. 427)

2. LES V PROSTORU A ČASE

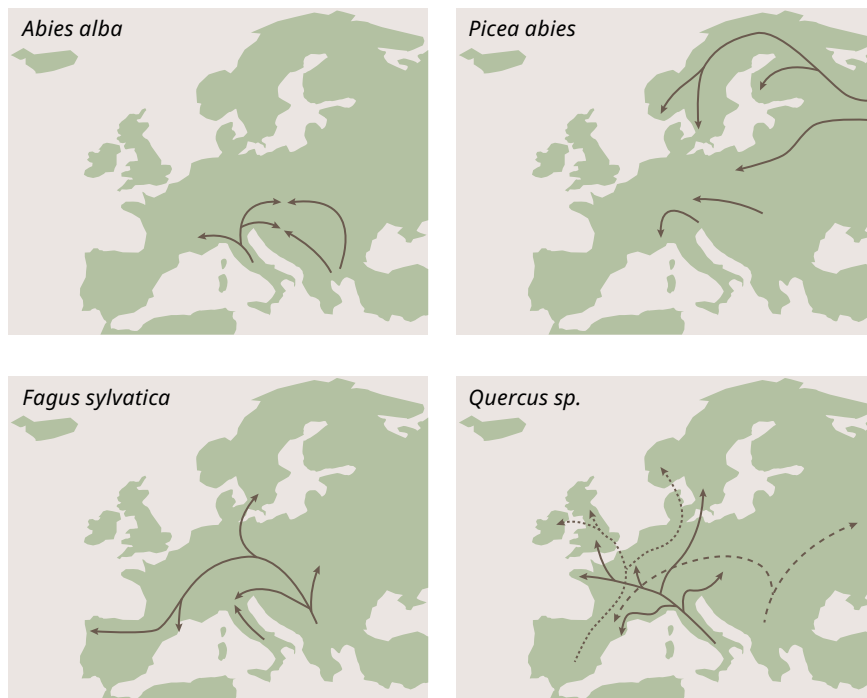
2.1 HISTORIE A BUDOUCNOST STŘEDOEVROPSKÉHO LESA

Ivo Machar

2.1.1 Pravěký kontext historie lesa

Za poslední doby ledové, tj. v období 110 000–11 700 BP (BP – *before present*, před dneškem), populace moderního člověka (*Homo sapiens*) migrací z Afriky osídlily prakticky celý obyvatelný svět. Moderní člověk se setkával v nově osídlovaných místech s potomky starších předků rodu *Homo*, např. v Evropě se moderní lidé dostali do kontaktu s člověkem neandrtálským. Náš biologický druh se stal za posledních 100 000 let jedním z mála kosmopolitně rozšířených savců, přičemž dokázal úspěšně obsadit všechna klimatická pásma na Zemi, s výjimkou zaledněné Antarktidy. Na konci zatím poslední doby ledové (14–12 000 let BP) se ve střední Evropě pohybovaly lovecké tlupy lidí paleolitických kultur, které již měly k dispozici nejrůznější pazourkové nástroje, luky, vrhače oštěpů s ostrými kamennými hroty, dlabané kánoe, sněžnice a také první ochočené zvíře – psa. Tito lidé ovládali oheň a stavbu jednoduchých přístřešků. Některé z těchto loveckých společností vytvářely rozvinuté formy umění (jeskynní kresby, sošky z pálené hlíny atd.). Jedním z civilizačních center tehdejšího světa mladšího paleolitu byly moravské úvaly, jak o tom výmluvně svědčí světoznámé archeologické nálezy z Dolních Věstonic, Pavlova a Předmostí u Přerova (Svoboda, 2016). Paleolitičtí lovci patrně nepřímo ovlivňovali celé ekosystémy chladných sprašových stepí – byli totiž významnými predátory velkých býložravců (lovci mamutů, lovci divokých koní). Postupné globální rozšíření lidí moderního typu, vybavených účinnými loveckými nástroji a strategiemi, bylo podle většiny současných badatelů příčinou rozsáhlého vymírání tzv. megafauny (zvířat s hmotností nad 40 kilogramů) na sklonku doby ledové. Globálně v té době vymřely dvě třetiny druhů velkých zvířat a jejich extinkce se přitom časově až podivuhodně shoduje s kolonizováním jednotlivých částí světa lidmi. Vymizení velkých býložravců zcela jistě způsobilo změny fungování tehdejších ekosystémů v synergii s prudkými klimatickými změnami (globálním oteplením), kterými se tehdy ohlašoval příchod současné meziledové doby, v níž žijeme, tedy holocénu.

Podle dnešních převažujících názorů začal holocén zhruba před 11 700 lety. Začátek holocénu v Evropě charakterizoval především ústup severských ledovců v důsledku výrazného zvlhčení a oteplení klimatu (klima na počátku holocénu bylo v průměru až o 3 °C teplejší než dnes). Podle klasické představy se v důsledku tohoto oteplení klimatu začal do střední Evropy pozvolna vracet les z glaciálních refugií (viz [box 1](#)) na jihu, v nichž jednotlivé dřeviny přežívaly kruté klima poslední doby ledové.



Obr. 2.1.1 Migrace lesních dřevin v postglaciálu v Evropě. (Upraveno podle: Prach et al., 2009.)

Les pomalu vytlačoval chladnou tundru do jejích dnešních posledních útočišť na alpských vrcholcích nejvyšších hor nad současnou horní klimatickou hranicí lesa. Nové poznatky paleoekologie (vědního oboru, který zkoumá historii přírody) však ukazují, že naše dřívější představa krajiny na konci doby ledové pokryté tundrou, analogickou tundře z dnešní severní Skandinávie, není přesná. Tehdejší převládající ekosystém v krajině, tzv. chladná sprašová step, nemá v současných typech ekosystémů srovnatelnou obdobu. Vegetaci sprašové stepi, ovlivňované častými prašnými bouřemi, tvořila směs druhů stepních s druhy dnešní polární tundry a překvapivě i druhy vysloveně teplomilné, které v dnešní tundře žít nemohou. Vzácně se na některých místech chráněných před tuhými mrazy, např. na výslunných svazích pahorkatin, nacházely ostrůvky řídkých porostů charakteru parkové smrkové tajgy – u nás např. na teplém jižním úpatí Karpat.

Návrat lesa do středoevropské krajiny po skončení poslední doby ledové byl proces velmi pozvolný a v určitém smyslu vlastně probíhá dodnes, protože klima se mění a bude měnit dále. Naše znalosti o tom, kde přečkaly dobu ledovou dnešní druhy biomu opadavého lesa (tedy kde měly svá glaciální refugia) a jakými trasami se šířily do oteplovající se střední Evropy, se dříve opíraly zejména o výsledky tzv. pylových analýz z rašelinišť a jiných organických sedimentů. S rozvojem molekulárních

genomických metod se v poslední době daří zjišťovat genetickou příbuznost mezi současnými místními populacemi jednotlivých druhů dřevin a populacemi rostoucími v předpokládaných glaciálních refugiích na jihu Evropy (např. v jižně orientovaných údolích Apeninského a Balkánského poloostrova). Z těchto srovnání rekonstruuje vědní obor fylogeografie migrační cesty jednotlivých druhů. Nové poznatky naznačují nečekaná překvapení – např. je pravděpodobné, že některé dřeviny (smrk, borovice limba, břízy, modřín) snad mohly přežívat kruté podmínky doby ledové v malých refugiích i ve střední Evropě, nejen v Mediteránu (Středomoří), jak se dříve předpokládalo (Pokorný, 2011).

Box 1: GLACIÁLNÍ REFUGIA DŘEVIN

Refugia (útočiště), tedy místa, kde druhy dřevin dnešního biomu opadavého listnatého lesa přečkaly kruté klimatické podmínky poslední doby ledové, byla identifikována nejdříve pomocí pylových analýz z rašelinišť. Rozbory sedimentů, v nichž se pylová zrna z dávných dob uchovávají nezměněna, poskytly oporu tradičním představám o tom, že většina dnešních dřevin měla svá glaciální refugia v nejjižnějších evropských regionech (jižně od tehdy zaledněných Alp), např. v údolích Apenin a Balkánu orientovaných k jihu. V posledních letech však kvartérní ekologové a geobotanici úspěšně využívají výsledků molekulárních genetických metod. Tyto nové vědecké přístupy přinesly neočekávané poznatky – zdá se, že některé druhy přečkaly dobu ledovou i v maloplošných refugiích přímo ve střední Evropě, když české země (včetně moravských úvalů) byly nezaledněným koridorem, sevřeným ze severu skandinávským ledovcem (dosahujícím až do našich dnešních sudetských pohoří) a z jihu ledovcem pokrývajícím celé Alpy. Rekonstrukcí postglaciálního šíření dřevin z jejich glaciálních refugií do jejich dnešních geografických areálů rozšíření se zabývá obor fylogeografie, který se v současnosti opírá zejména o studie genetické příbuznosti mezi současnými místními populacemi druhů dřevin a populacemi dosud se vyskytujícími v předpokládaných glaciálních refugiích na jihu. Je dobré si uvědomit, že postglaciální migrace některých druhů dřevin stále ještě probíhá a v souvislosti s měnícím se klimatem bude probíhat i nadále (do střední Evropy se budou šířit teplomilné jihoevropské druhy dřevin). Navíc do hry vstupuje člověk jako klíčový biologický druh v biomu opadavého temperátního lesa.

Tab. 2.1.1 Chronologický vývoj vegetace a půd v závěrečné etapě posledního glaciálu (dryas) a v holocénu (zbylá období) ve střední Evropě. (Upraveno podle: Rotter, 2013.)

OBDOBÍ / PŘIBLIŽNÁ DATA – LET PŘED DNEŠKEM	VÝVOJ VEGETACE	VÝVOJ PŮD
POZDNÍ GLACIÁL 16 500 – 12 500	v horách tajga až tundra a mrazové pustiny, v teplejších výkyvech šíření březoborových lesů	v nížinách sprašová a skalní step
PREBOREÁL 11 500 – 10 500	lesostep s borovicí a břízou, šíří se první náročné dřeviny (líška), v Karpatech a Panonii i smrk a modřín	půdy primitivní, vápnité (spraš), oligotrofní
BOREÁL 10 500 – 8 500	postupný ústup černozemních stepí, duboborové lesy s lískou a břízou, v horách později smrk, šíří se jilm, lípa, dub, javor, jasan	vývoj půd, dosud značně vápnité, maximální rozvoj černozemí, které však začínají být v teplejších oblastech kolonizovány lesem
ATLANTIK 8 500 – 4 000	zlatý věk smíšených doubrav s náročnějšími listnáči, později se šíří buk, jedle i habr, sílí vliv člověka, zvláště v oblastech lesostepí či na pozůstatcích stepí	v souvislosti se s výrazně humidním klimatem (vlhčeji, než dnes) začíná silné vymývání, zvětrávání a zároveň odvápnění půd
SUBOREÁL 4 000 – 2 700	ustupují doubravy s ušlechtilými listnáči, v doubravách se prosazuje habr, v horách se šíří smrk, později buk a jedle, formují se vegetační stupně, jak je známe dnes	na mnoha místech završena změna vápnitých černozemí a (para)rendzin v odvápněné půdy typu luvisolů, kambizemí a podzolů, člověk začíná ovlivňovat pedogenezi některých stanovišť: orba, pastva
SUBATLANTIK 2 700 – dnešek	zkraje rozmach bukojedlin, šíření dubohabřin a lužních lesů v nížinách, vliv člověka postupně sílí	intenzivní sedimentace nivních hlín, prohlubuje se ovlivnění půd člověkem

Migrační cesty, kterými se šířily jednotlivé druhy dřevin z glaciálních refugií do střední Evropy, byly druhově specifické. Prvními dřevinami, které migrovaly z gla-

ciálních refugií na sever, byly větrem se šířící druhy vrby, břízy a borovice. Od období boreálu až po období atlantiku hrála významnou roli v druhovém složení zarůstající krajiny líska obecná (*Corylus avellana*). Téměř současně s lískou se šířila olše lepkavá a duby, které ve velmi teplém a na srážky bohatém klimatickém optimu atlantiku daly vznik tzv. atlantickým doubravám. Později se objevuje větší migrace smrku, buku a habru a jako poslední se v Evropě šířila jedle (viz [box 2](#)).

Box 2: STŘÍDÁNÍ DOB LEDOVÝCH A MEZILEDOVÝCH JAKO DŮVOD ODLIŠNOSTI MEZI EVROPOU A SEVERNÍ AMERIKOU V DIVERZITĚ DŘEVIN

Dřeviny stromovitého vzrůstu jsou edifikátorem (a dominantou) biomu opadavého lesa mírné klimatické zóny, který na severní polokouli pokrývá velkou část Evropy a Severní Ameriky, a dokonce i menší území ve východní Asii. Mezi těmito geografickými regiony jsou však na první pohled překvapivé rozdíly v druhové diverzitě dřevin – v Severní Americe roste třikrát více druhů dřevin než v Evropě. Vysvětlení je skryto v dávné historii – v dobách ledových v Evropě mohly druhy dřevin jen velmi obtížně migrovat na jih (při expanzi pevninského ledovce) a zase zpět severně při oteplení klimatu, protože severojižní migraci druhů účinně bránily bariéry horských pohoří (Alpy, Karpaty, Pyreneje) rozkládající se v orientaci východ – západ. Během těchto opakovaných migrací v dobách ledových a meziledových řada druhů v Evropě migraci nezvládla a vyhynula. Naproti tomu v Severní Americe byla migrace dřevin mnohem snazší díky poledníkové orientaci hlavních pohoří. Ve východní Asii je v rámci biomu opadavého temperátního lesa druhová diverzita dřevin dokonce desetkrát vyšší než v Evropě. Východní Asie byla totiž během dob ledových a meziledových nejen snadno migračně průchozí, ale navíc zde existovalo a existuje přímé geografické propojení mezi mírným klimatickým pásem a tropy, které jsou generátorem druhového bohatství na naší planetě, což se zřetelně projevuje i v obohacení biodiverzity východní Asie.

Buk lesní se po skončení poslední doby ledové šířil do střední Evropy z glaciálních refugií velmi pomalu ve srovnání s jinými druhy dřevin, které považujeme za klimaxové nositele dnešní lesní vegetační stupňovitosti. V severozápadní Evropě se „příchod“ buku časově potkal s intenzivním antropogenním odlesňováním krajiny. Buk má dřevo velmi výhřevné a byl lidmi přednostně vyhledáván jako zdroj palivového dříví. Tmavé bučiny však nejsou vhodné pro pastvu hospodářských zvířat (řídke bylinné patro), pravěký člověk tedy patrně preferoval světlé doubravy před bukem.

V kontinentální Evropě buk při své migraci narazil také na klimatický limit v podobě častých přísušků na vrcholku léta a pozdních jarních mrazů, které ničily semenáčky. Proto je těžiště současného přirozeného výskytu buku u nás v chladnějších a současně vlhčích polohách nad 500 metrů nad mořem.

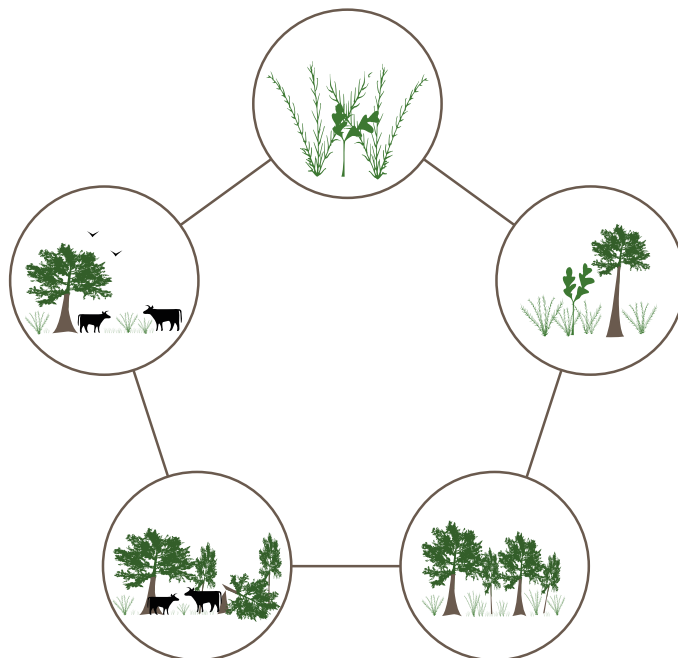
V krajině raného holocénu, která pozvolna zarůstala lesem, žili lidé. Nové nálezy četných horizontů s vysokým podílem uhlíku v usazeninách ze začátku holocénu téměř po celé Evropě vedly k vytvoření zajímavé hypotézy o tom, že nejpozději v mezolitu (ve střední době kamenné) lovci a sběrači záměrně a organizovaně velkoplošně vypalovali lesní vegetaci. Cílem vypalování, známého i v dnešních etnografických analogiích z mnoha míst světa, mělo být vytváření příznivějšího prostředí pro lidské kultury – přehlednější, prostupnější a na zdroje bohatší krajiny. Protože archeologických a paleoekologických dokladů v tomto směru přibývá (i z našeho území), zdá se téměř jisté, že mezolitické tlupy lovců a sběračů realizovaly prvotní ekosystémový management v krajině s využitím ohně.

Dramatickou změnu v krajině střední Evropy způsobil příchod prvních zemědělců v mladší době kamenné – neolitu. První zemědělská civilizace se objevila na Zemi již před 12 000 lety na Předním východě (v dnešní Levantě) a díky oteplení klimatu v epoše atlantiku se odtud zemědělství rozšířilo i do střední Evropy, kam první zemědělci přišli podél velkých řek v době před 7 500 lety. Zemědělské kultury přitom nezávisle vznikaly i na japonských ostrovech a o něco později v Číně (8000 BP), Indii (7000 BP) a Střední Americe (7000 BP).

V krajině mladší doby kamenné vznikají poprvé v dějinách lidstva tzv. člověkem konstruované ekosystémy (např. trvalá lidská sídliště v podobě malých osad s typickými dlouhými neolitickými domy a kolem nich malé plošky pěstovaných zemědělských plodin). Tyto konstruované ekosystémy pro svoji existenci vyžadují neustálý přísun energie ze strany člověka. Jakmile tento umělý přísun energie ustane, konstruované ekosystémy rychle zanikají (např. opuštěné lidské sídlo i neobhospodařované pole zaroste lesem v procesu sekundární sukcese v řádu několika desetiletí). Konstruované ekosystémy člověk účelově osazuje rostlinami a živočichy, které domestikoval nebo vyšlechtil. Z ekologického hlediska funguje mezi domestikovanými šlechtěnými druhy a člověkem mutualistický vztah – člověk získává z obilí potravu a druhy obilí získávají ochranu před plevelem a geografické rozšíření, jakého by v zalesněné krajině nikdy nedosáhly. V dnešním lesním hospodářství jsou konstruovanými ekosystémy např. plantáže rychlerostoucích dřevin nebo jehličnaté monokultury v klimaticky nevhodných polohách.

Změny, které ve vývoji přírody i lidské společnosti přinesl neolit, byly natolik významné, že v odborné literatuře se pro ně běžně používá slovní spojení „neolitická revoluce“. Neolitické zemědělci vytvořili v nížinných oblastech tzv. pravěkou ekumenu, tedy starou sídelní oblast, která jako odlesněná a lidmi intenzivně využívaná a obydlená krajina přetrvává dodnes. S tímto faktem souvisí tzv. „stepní otázka kvartérní vědy“, která řešila problém přežití stepních druhů v zalesněné krajině na začátku holocénu. Dnes mezi geobotaniky převládá názor, že právě příchod neolitických zemědělců „zachránil“ malé plochy tehdejšího stepního bezlesí, zanikajícího pod tlakem lesa (Ložek, 2011). Zejména pastva hospodářských zvířat, provozovaná

neolitickými zemědělci v lesích v okolí jejich osad, vedla k prosvětlení lesů a k úspěšnému přežití druhů otevřené krajiny. K tomuto tématu se váže i tzv. Verova hypotéza (obr. 2.1.2). Frans Vera (2000) předpokládal, že světlomilné druhy dřevin, jako je např. dub, přežily v raně holocenní zalesněné krajině díky přítomnosti velkých pasoucích se býložravců, jako byli hojní pratuři, zubři, jeleni atd. Tito velcí býložravci v zapojených lesích pastvou vytvářeli otevřené pastevní plošky, v nichž se mohly objevit trnité křoviny (kterým se býložravci vyhýbají), a právě pod ochranou trnitých křovin se podle Verovy teorie mohly úspěšně zmlazovat světlomilné duby.



Obr. 2.1.2 Schéma tzv. Verovy teorie. (Upraveno podle: Vera, 2000.)

Verova teorie má své četné zastánce, ale i odpůrce, kteří předložili např. teorii *Landscape of Fear* tedy „Krajina strachu“ (Bleicher, 2017). Základ této teorie vychází z dnešních výzkumů chování vlků v Bělověžském pralese. Vlíčí smečky zde mají svá preferovaná loviště právě v místech pastevních luk, které v pralese vytváří pastevní tlak stád zubrů. Pro zubry jsou však tato místa extrémně nebezpečná, protože úspěšnému lovu vlků zde napomáhá velké množství napadaného dřeva a mrtvých kmenů, které zubrům brání v rychlém útěku. Pastevní louky tedy po svém vzniku zase rychle zanikají, což je v určitém rozporu s Verovou představou o jejich kontinuální existenci.

Patrně největší vliv na krajinu v okolí osad prvních zemědělců měla pastva hospodářských zvířat a různé způsoby získávání biomasy pro příkrmování hospodářských zvířat v zimě. Antropogenní tlak na krajinu kolem zemědělských osad zin-

tenzivnily nové zemědělské technologie v pozdní době kamenné (eneolitu) – např. objev rádlu taženého hospodářskými zvířaty atd. Nejpozději od doby bronzové tvářnost ekosystémů v krajině velkoplošně formovala pastva hospodářských zvířat a s ní spojené nejrůznější lidské činnosti (sběr letniny, výmladkové lesy v okolí lidských sídel atd.). Před 4 000 lety už byla významně odlesněná velká část Evropy jižně od Baltského moře a západně od Karpat. Ztráta lesního krytu vedla ke změně odtokových poměrů v krajině, zvýšila se eroze půdy na svazích a akumulace erodovaných půd pod svahy v údolních nivách. Lidé se začali dostávat do role geologického činitele v krajině. Ve Středomoří se v době bronzové erozí obnažily odlesněné vápencové skály (dnes tak typické pro krajinný ráz Mediteránu) a údolí velkých řek zaplnily jílové sedimenty (mnohé antické přístavy, původně situované v ústích řek do moře, se dnes nacházejí hluboko ve vnitrozemí).

Odlesňování krajiny v průběhu pravěku bylo ovšem regionálně i lokálně velmi rozdílné. Jestliže tzv. stará sídelní oblast v rámci dnešní České republiky neboli oblast na úrodných sprašových půdách v širokých nivách velkých řek byla odlesněna již prvními neolitickými zemědělci a zůstává prakticky bezlesá až dodnes, krajiny vrchovin byly střídavě odlesňovány a sekundárně zase opětovně zarůstaly lesem podle vývoje lidských komunit v různých regionech a v různých fázích pravěku. Např. archeologicky a paleoekologicky je velmi dobře doloženo, že západočeské hradiště na stolové hoře s ikonickým jménem Vladař bylo v době železné regionálním centrem silně odlesněné a rozsáhlé kulturní krajiny po dobu asi 600 let. Po náhlém kolapsu laténské civilizace kolem přelomu letopočtu celý region včetně centrálního hradiště „zdivočel“ a bývalá kulturní krajina zcela zarostla lesem. Takových příkladů, kdy jsou dnes rozsáhlá pravěká hradiště – kdysi živá civilizační centra – zcela ztracena v lesní krajině, máme u nás nepřeberné množství.

V Evropě došlo vlivem intenzivního lidského osídlení v některých regionech k totálnímu a nevratnému odlesnění. Zejména v atlantické (oceánické) Evropě byly opadavé lesy prakticky beze zbytku přeměněny v zemědělskou půdu s převahou pastvin. Obrovské rozlohy pastvin se změnily v dnešní vřesoviště, která jsou pro krajinu atlantické Evropy charakteristická (a tváří se jako přirozené biotopy). V regionech Evropy, kde má klima nejvíce oceánický ráz (velmi často prší v průběhu celého kalendářního roku – západní Anglie a Irsko, pobřeží Norska), se druhotně vyvinula velkoplošná rašeliniště (po odlesnění krajiny klesla evapotranspirace (ET) a voda se začala hromadit v půdě, což iniciovalo proces zrašelinění).

2.1.2 Krajina a les ve středověku

Raný středověk přináší do středoevropské krajiny nové změny. Zásadní proměnou na začátku středověku procházejí široké údolní nivy velkých evropských řek. Perioda oteplení klimatu a zvýšené množství srážek v kombinaci s počínající kolonizací vyšších horských poloh a odlesňováním výše položených povodí vedla k akceleraci velkých povodní, které v okolí pomalu tekoucích dolních toků řek začaly ukládat mohutné vrstvy splavených půd z říčních povodí. Vznikaly tak několikametrové

vrstvy povodňových hlín neboli fluvizemí (z lat. *fluvius* – řeka), které doslova pohřbily do té doby vzkvétající velká opevněná sídelní centra Velkomoravské říše pod mnohametrovými sedimenty nivních naplavenin. V době zániku Velkomoravské říše mají své historické počátky dnešní přírodovědecky ceněné ekosystémy tvrdého lužního lesa. Antropogenně podmíněný vznik fluvizemí, na nichž dnešní lužní lesy rostou, dokonce vede některé české geobotaniky k názoru, že dnešní druhově velmi bohaté ekosystémy tvrdých lužních lesů v nivách velkých řek vznikly jako nepřímý důsledek lidských aktivit a mohou být tedy považovány za tzv. archeocenózu (analogicky k termínu archeofyt).

Nezvládnutelnost síly a rozsahu záplav na dolních tocích velkých řek přiměla středověké sedláky ke stavbě zemních protipovodňových hrází kolem inundačních území zarostlých lužním lesem. Tyto tzv. selské hráze někde plní svoji ochrannou funkci dodnes a např. v povodí řeky Moravy jsou považovány za významné technické památky. Středověký sedlák tak ve snaze chránit své polnosti před povodněmi vlastně nezáměrně zachránil dnešní lužní lesy před vytěžením a přeměnou v ornou půdu. Lužní lesy na soutoku řek Moravy a Dyje někdy nazýváme pro jejich bohatství biologické diverzity „moravskou Amazonií“.

Velmi zajímavá zjištění z nejnovějších výzkumů naznačují, že patrně největší přelom ve vývoji biologické rozmanitosti od konce poslední doby ledové je spojen s tzv. středověkou proměnou ve 13. století. V této době má své počátky dnešní kulturní krajina. Tehdy také vznikla většina dnešních vesnic a měst, samozřejmě často na místech dřívějšího pravěkého osídlení. V průběhu vrcholného středověku a na počátku novověku byla hustota sídel v některých nížinných regionech střední Evropy dokonce vyšší než v současnosti, protože množství obcí v historii zaniklo např. během dramatických událostí třicetileté války nebo v Sudetech po druhé světové válce.

Středověk můžeme nazvat „dobou dřevěnou“ – dříví bylo dlouhá staletí základní energetickou surovinou a lesy v okolí sídel byly silně ovlivňovány lesní pastvou, hrabáním steliva (odtud termín „hrabanka“), sklizní letniny a zejména výmladkovým hospodařením. Lesy nížin a pahorkatin byly proto po celý středověk a na počátku novověku intenzivně využívány, světlé a řídké. Lesy ve vyšších nadmořských polohách byly sice ušetřeny výmladkového hospodářství, avšak zároveň byly silně přetěžovány v souvislosti s rozvojem hornictví, železářství a proslaveného českého sklářství s výrobními centry často situovanými v horských údolích. Ve vysokých horách, např. v Hrubém Jeseníku, před holosečným vytěžením unikly pouze nepatrné fragmenty původního horského pralesa v místech, odkud se nevyplatilo (nebo to nebylo fyzicky možné) dopravit vytěžené dříví k potokům a bystřinám, po nichž se plavilo do údolí.

Lesy pod horní klimatickou hranicí lesa v nejvyšších horských polohách sudetských pohoří (Krkonoše, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník) byly navíc silně ovlivňovány pastvou hovězího dobytka a ovcí na alpínských trávnících, které v dobách velkého nedostatku sena v nížinách dokonce bývaly i koseny. Horní hranice lesa se pod silným a dlouhodobým tlakem pastvy posunovala do nižších nadmořských výšek (někdy proto mluvíme o „pastevní hranici lesa“).

V horách karpatského oblouku způsobila značné odlesnění tzv. valašská kolo-

nizace, od konce středověku ve vlnách se šířící pastevní a kopaničářské osídlení, založené na způsobu života pastevců ovcí. Valašská kulturní krajina je u nás specifickým fenoménem vázaným na Bílé Karpaty a především na Beskydy. Částečné odlesnění těchto horských oblastí spojené s tradičním životem místních komunit vázaných na pastvu ovcí vytvořilo unikátní spojení kulturního a přírodního dědictví v krajině, která je nesmírně hodnotná svou biodiverzitou (louky a pastviny Bílých Karpat patří mezi druhově nejbohatší společenstva vyšších rostlin v celosvětovém měřítku).

2.1.3 Novověké dějiny lesa

Civilizační vývoj v evropských zemích na přelomu 18. a 19. století zákonitě vedl ke stále se zvyšující poptávce po dříví jako po hlavním zdroji energie. Situace logicky vyústila v hledání cest, jak zajistit trvalou dostupnost dříví. Vzniká lesní hospodářství jako organizovaná a plánovaná lidská hospodářská činnost, jejímž smyslem je zajistit dostatek dřevní hmoty pro fungování lidské společnosti. První lesnické školy v Rakousku-Uhersku, které vychovávaly odborníky zajišťující dostatek dříví pro hornickou a hutnickou činnost, začaly vznikat při báňských akademiích. Významným krokem ve vývoji organizované správy lesů byla velká reforma francouzských královských lesů v roce 1669. Na ni navázal saský horní hejtman Hans Carl von Carlowitz latinským spisem *Ekonomické lesnictví aneb Zpráva o hospodaření v lese a návod k pěstování divoce rostoucích stromů podle přírody*, který byl vydán roku 1713 v Lipsku (Fanta, 2007). Carlowitz svými myšlenkami předběhl svoji dobu, navrhoval ustavit organizované lesní hospodaření, jehož cílem mělo být zajištění „trvalosti lesa“ jakožto klíčové podmínky pro stálou produkci dřeva. Koncept trvalosti lesa (dnes bychom řekli spíše „koncept udržitelného lesního hospodaření“) povýšil lesní hospodářství na jeden z mála oborů lidské činnosti, který by bez pochyby mohl být postaven na aplikaci konceptu udržitelnosti v reálné praxi.

Kritický nedostatek dříví nastal na přelomu 18. a 19. století a byl spojen s vrcholící mírou odlesnění středoevropské krajiny, která v té době dosáhla svého absolutního maxima (od té doby se ovšem trend obrátil – některé evropské regiony dnes opět pomalu zarůstají lesem).

Století vědy a techniky v Evropě přineslo celkové zvýšení životní úrovně většiny obyvatelstva. Do 19. století je mnoha dnešními environmentálními vědci kladen počátek tzv. antropocénu (Pokorný a Storch, 2020), a to právě v souvislosti s inovacemi parního stroje a jeho praktickým využitím – často se velkoryse mluví o tom, že síla parního stroje poprvé v dějinách významně nahradila sílu lidských paží a zvířecích svalů, a doplnila tak sílu energie vodního toku. Parní stroje našly postupně široké využití v průmyslu i v zemědělství a dřevo začalo být vytlačováno lépe využitelným tepelným zdrojem – uhlím. Náhrada dřeva uhlím vedla k mnohočetným společenským i ekonomickým efektům. Jedním z důsledků rozvoje většího využívání uhlí byl i pozvolný odklon od tradičního výmladkového hospodaření v nížinných lesích – pařezina a les sdružený se začaly stávat přežitým hospodářským tvarem lesa a celkový trend v evropském lesním hospodaření se v průběhu 19. století nasměro-

val k tvaru lesa vysokého, holosečně obhospodařovaného jako les věkových tříd. Pro takové lesy se jako ideální dřevinou ukázal být smrk ztepilý, poskytující velmi kvalitní dřevní hmotu využitelnou v mnoha oborech lidské činnosti a velmi dobře rostoucí v monokultuře, o kterou se mohli lesníci velmi efektivně postarat. Alespoň tak to na první pohled v 19. století vypadalo.

Doba 19. století byla velmi příznivá pro zakládání smrkových monokultur i klimaticky. Končila tzv. malá doba ledová, studená a vlhká perioda ve výkyvech klimatu, a smrky tak měly dostatečně příznivé ekologické podmínky i v nižších oblastech. Na písčitéch a vysychavých půdách doplňovaly smrk výsadby monokultur borovice lesní.

Koncept holosečného hospodářství, založený na pěstování jehličnatých monokultur, však záhy po svém ustavení začal narážet na své ekologické limity. Přes zdánlivou výhodnost monokulturního modelu hospodaření se začaly objevovat velké problémy: Mladé porosty monokultur rozvracel sníh, starší porosty likvidoval vítr. Objevily se velkoplošné kalamity přemnoženého hmyzu, a bylo proto nutno ustavit nový lesnický obor – ochranu lesa.

V plné míře se začíná prosazovat jev, který profesor ekologie lesa Josef Fanta přílehně nazval „Achillovou patou středoevropského lesnictví“, totiž základní rozpor mezi teoretickými ekonomickými výhodami a praktickými ekologickými limity pěstování smrku (Fanta, 2021). Na rizika pěstování jehličnatých monokultur přitom upozornil už v roce 1886 ve své knize *„Der gemischte Wald, seine Begründung und Pflege, insbesondere die Horst- und Gruppenwirtschaft“* mnichovský profesor Karl Gayer, který negativní zkušenosti s pěstováním monokultur smrku konfrontoval se stabilitou smíšených lesů. Doba překotného ekonomického rozvoje v 19. století však bohužel odsunula Carlowitzovy ideje o trvalosti lesa a Gayerovy prozíravé úvahy do zapomnění. Vývoj šel prakticky po celé následující 20. století cestou dominance velkoplošného uplatnění modelu lesa věkových tříd, tvořeného stejnověkými porosty smrkových (popřípadě borových) monokultur.

2.1.4 Poučíme se v současnosti pro budoucnost evropských lesů?

Velkoplošný rozpad jehličnatých monokultur v celé střední Evropě v posledních několika letech však jednoznačně dal za pravdu kritikům konceptu monokulturního lesa. Plánovitě lesní hospodaření se díky svému dědictví v podobě smrkových monokultur dostalo v celé střední Evropě na pokraj svého kolapsu během několika let, kdy se opakovaly vlny veder a letního sucha. Poučení je více než zřejmé: Pokud chceme ve střední Evropě udržet lesy i nadále, pak to nemohou být plantáže jehličnatých monokultur. Éra antropocénu se tak v lesním hospodářství vyjevila v posledních letech velmi drsným způsobem.

Zdá se pravděpodobné, že kulturní krajiny v dobách „před antropocénem“ byly heterogennější (pestřejší) než dnes. Éra antropocénu nepochybně přinesla do kulturní krajiny trend homogenizace – všechny lesy i louky v kulturní krajině se stále

více podobají sobě navzájem z hlediska biodiverzity (všude dominují stejné, často nitrofilní a hojně rozšířené druhy, třeba kopřivy), přičemž druhy vzácné (často specializované) z krajiny mizí. Přesvědčivým příkladem homogenizace druhového složení kulturního lesa je studie autorů Jindřicha Pracha a Martina Kopeckého (2018). Opakované vegetační snímkování typologických ploch v lesích podhůří Šumavy a v Novohradských horách po zhruba padesáti letech jasně prokázalo homogenizaci lesní vegetace – ubyly jak druhy stinných pralesů, tak vzácnější druhy vázané především na pastviny, které rostly i ve světlých lesích. Naopak přibývají druhy běžné a všeobecně rozšířené, jako jsou ostružiník, kapradiny a kopřivy. Plochy jsou si dnes diverzitou vzájemně mnohem podobnější než dříve.

To vše patrně souvisí zejména s nárůstem depozic dusíku a s homogenizací typů managementu (celoplošné strojní sečení luk v jednotném termínu kvůli dotacím, holosečné hospodaření v lesích). Z krajiny mizí jemná mozaika různých maloplošných biotopů a ztrácí se v dřívější kulturní krajině běžné difuzní přechody mezi biotopy (světlý výmladkový či pastevní les – sady – louky – pastviny – polní cesty s alejemi ovocných stromů – velké solitérní stromy na křižovatkách nebo u kapliček...). Dnes takovou pestrou a maloplošnou krajinnou mozaiku najdeme snad už jen v zámeckých parcích. Faktem je, že tato idylická krajina začala mizet po druhé světové válce nejen v důsledku intenzifikace a kolektivizace zemědělství, ale i v důsledku přirozené změny způsobu života a růstu životní úrovně lidí na venkově.

Dlouhodobý trend vývoje lesního pokryvu ve střední Evropě za posledních přibližně 11 tisíc let lze shrnout (za předpokladu velké generalizace) takto: Koncem poslední doby ledové v krajině zcela převažovaly ekosystémy přirozeného bezlesí, les v této krajině přežíval jen v ostrůvcích. Začátkem holocénu, vlivem globálního oteplení spojeného se zvýšením množství srážek, většina původně bezlesé krajiny zarostla lesem. V tomto okamžiku však už do hry výrazně vstoupil člověk a přirozené šíření lesa začal zpomalovat (ohněm a poté přeměnou lesa v políčka a především v pastviny, tedy pastevní lesy). Nové, člověkem vytvořené bezlesí umožnilo v krajině přežít některým biologickým druhům, jež byly původně vázány na glaciální bezlesou krajinu. Druhy obývající bezlesí (křeček, koroptev...) mohly zase prosperovat. Místo pleistocénní megafauny (mamutů a srstnatých nosorožců) se ovšem v novém antropogenním bezlesí pásala domácí zvířata, zatímco typické lesní druhy (pratur) začaly z odlesňované krajiny mizet.

V současnosti však evropská krajina znovu zarůstá. V letech 2011–2020 v Evropě ročně přibývalo přibližně 3 000 km² lesů. Regionální trendy ve změnách plochy lesů se však mezi kontinenty liší – např. v Africe za stejné časové období ubývalo alarmujících 38 000 km² lesů ročně! Nejvíce přibývá lesa v Asii, jen v Číně přibývá cca 15 000 km² lesů ročně (často však jde o velké plochy eukalyptových výsadeb).

Z globálního pohledu se podle nových satelitních dat ozeleňuje celá planeta. V roce 2019 ukázala studie v časopise *Nature Reviews* (Piao et al., 2019), že za poslední dvě dekády (2000–2018) celková listová plocha na Zemi vzrostla o 5,4 milionů km² (což zhruba odpovídá současné ploše amazonského pralesa). Environmentální interpretace těchto dat by však měla být opatrná. Satelitní data jsou prezentována ve formě indexů NDVI (*Normalized Difference Vegetation Index* – normalizovaný

diferenční vegetační index) a LAI (*Leaf Area Index* – index listové plochy) a totiž je v tom, že oba tyto indexy nerozlišují mezi lesní vegetací a porosty kulturních rostlin. V některých regionech planety může být tedy zjištěný nárůst „zelenosti“ způsoben např. rozvojem ploch průmyslového zemědělství nebo plantáží s minimální biodiverzitou, což není vyloženě pozitivní environmentální trend. V každém případě má tato zpráva z environmentálního hlediska i svoji pozitivní stránku – prudký globální nárůst zelené biomasy váže CO₂ z atmosféry do biomasy a k tomu globálně vzrůstá klimatizační (ochlazovací) efekt vegetace na zemském povrchu. Příčiny tohoto globálního „zelenání“ jsou jistě proměnlivé region od regionu a vzájemně provázané. S globálním zelenáním úzce souvisí fakt, že vzrůstající globální teplota prodlužuje vegetační sezónu a nárůst koncentrace atmosférického CO₂ zvyšuje intenzitu fotosyntézy (srovnej rovněž s [kap. 6.3](#)). Teplejší svět je navíc světem vlhčím (roste účinnost velkého vodního cyklu). Zmíněné procesy ovšem doprovázejí další jevy, které znesnadňují proces vyšší sekvestrace uhlíku do biomasy. Například prudký nárůst využitelného dusíku v půdě působil od poloviny 20. století nejdříve prokazatelně navýšení přírůstu lesů v Evropě, jakmile však dostupnost dusíku překročila určitou mez (tzv. kritickou zátěž), začaly se projevovat negativní účinky nadbytečného dusíku v lesích, jako je odumírání mykorrhiz či nutriční disbalance, což nakonec vede k vyšší mortalitě dřevin ([kap. 6.5](#)). Zvýšení koncentrace CO₂ rovněž zvyšuje náchylnost dřevin k nedostatku dalších minerálních živin ([kap. 6.3](#)) a s postupující klimatickou změnou přibývá i kalamičních událostí v porostech (srovnej rovněž s [kap. 6.2](#)).

Naše současné poznání vlivu globálního „zelenání“ na sekvestraci uhlíku v lesních ekosystémech značně komplikuje i velká míra nejistot v přesné kvantifikaci změn globálního lesního pokryvu planety (Chen et al., 2020). Podle některých nových studií se navíc zdá, že dosud podceňovanou roli v globálním vlivu lesů na klimatickou změnu hraje albedo (tj. různá míra schopnosti zemského povrchu odrážet či vstřebávat sluneční tepelné záření). Pokud uvážíme, že lesnatá krajina má převážně tmavý povrch dobře pohlcující tepelné záření (a tedy oteplující zemský povrch), pak je dosud nezodpovězenou otázkou pro budoucí výzkum to, do jaké míry ovlivňuje silné albedo lesní krajiny oteplování planety (Favero et al., 2018).

Pochopení všech historických a sociálně-ekonomických souvislostí změn kulturní evropské krajiny v kontextu stále se měnícího klimatu nám umožňuje lépe porozumět výzvám, které dnešní klimatická změna staví před lesní hospodáře. A porozumění těmto souvislostem je klíčem k tvorbě strategií udržitelného ekosystémového managementu budoucích lesů.

Podle našich dnešních znalostí (v souladu s aktuálními klimatickými scénáři) bude v budoucnu biom opadavého temperátního lesa v Evropě značně ovlivněn oteplováním klimatu. Některé sofistikované predikční scénáře naznačují, že dnešní vegetační stupňovitost se bude měnit (ostatně tak jak se měnila i v dobách minulých). Jisté je, že si musíme přiznat fakt, pro starší generace lesníků dosud neslýchaný: Lesní vegetační stupňovitost, kterou jsme se „učili ve školách“, stejně jako klasifikační typologické vegetační systémy založené na vegetační stupňovitosti – to vše není nic stabilního a ustáleného „na věčné časy“. Tak jak se bude měnit klima, budou se měnit lesní vegetační stupně, a tedy i lesy samotné (Fanta a Petřík, 2021).

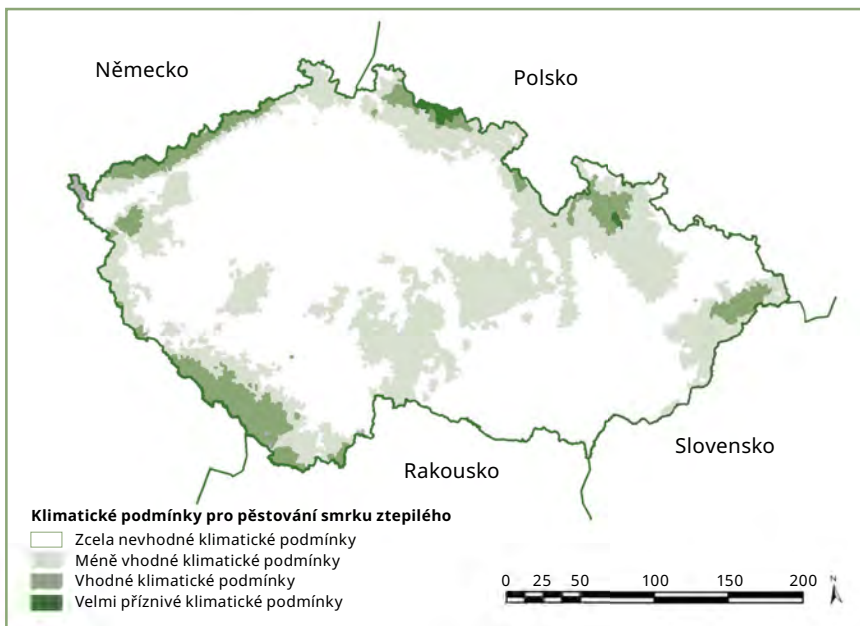
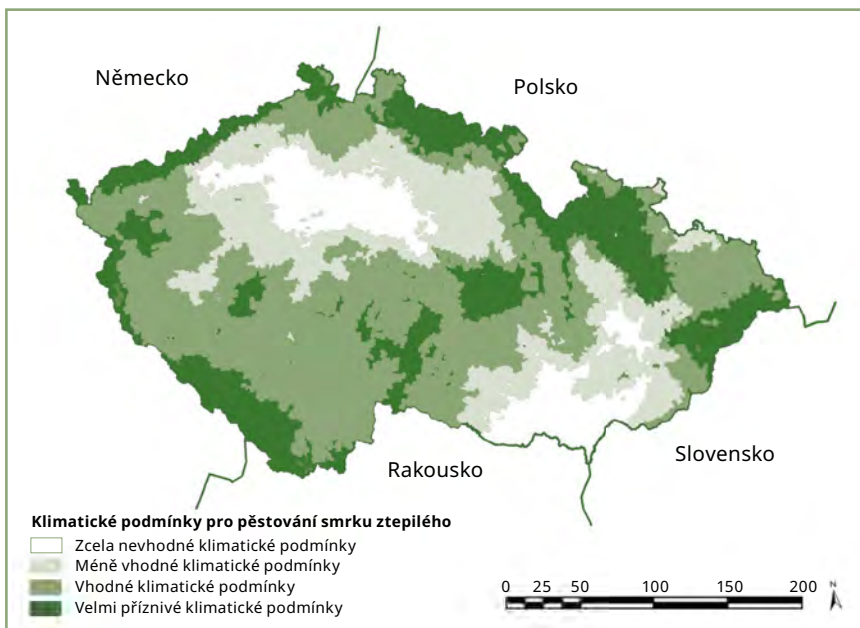
Navíc dnes již opouštíme dřívější představu o jakémsi souvislém „posunu“ celých vegetačních stupňů do vyšších nadmořských výšek a severním směrem v důsledku oteplování klimatu. Horní klimatická hranice lesa se nepochybně bude posouvat do vyšších horských poloh. Avšak druhové složení vegetačních stupňů se bude zákonitě diferencovaně proměňovat do podoby, o které zatím nemáme a ani nemůžeme mít přesnější představu. Nerozumíme všem souvislostem, které hrají roli např. v procesech kompetice a facilitace mezi jednotlivými druhy dřevin, svůj vliv budou i mít i odlišné formy lesnického hospodaření apod. – zkrátka ve hře bude příliš mnoho prozatím neznámých.

Podle některých predikčních scénářů se v časovém horizontu několika dalších desetiletí mohou ve střední Evropě dramaticky změnit klimatické růstové podmínky pro buk lesní, který je velmi důležitou hospodářskou dřevinou ([tab. 2.1.2](#)).

Tab. 2.1.2 *Predikce budoucích změn klimatických růstových podmínek pro buk lesní v České republice podle biogeografického modelu vegetačních stupňů. (Zdroj: Machar et al., 2017.)*

Klimatické podmínky	2010	2030	2050	2070	2090
	km ²				
Nevhodné klima	2 144,86	2 728,52	2 144,86	30 281,86	30 281,86
Méně vhodné klima	10 624,10	18 522,57	12 258,37	23 510,92	24 781,26
Vhodné klima	30 883,58	23 772,25	23 027,48	22 092,23	21 281,24
Optimální klima	35 182,71	33 811,91	41 404,54	2 950,25	2 490,89

Zcela jistě budeme také svědky přirozené migrace nových druhů dřevin do střední Evropy – např. můžeme očekávat přirozené šíření některých balkánských druhů dubů na naše území. Budeme však schopni takové ekologické procesy rozumně hodnotit a využít ve prospěch naší civilizace? Budeme schopni opustit některá zastaralá dogmata ochrany přírody (např. zákonný zákaz šíření tzv. geograficky nepůvodních druhů)? Každopádně bezbranní nejsme. V našich silách je např. možnost pokoušet se o vývoj co nejpřesnějších scénářů, které predikují varianty budoucích dopadů klimatických změn na lesní ekosystémy. Takové modely nám mohou velmi napomoci při tvorbě strategií udržitelného lesnického hospodaření, postaveného na maximálním využití našich současných ekologických znalostí. Příkladem může být scénář vlivu klimatických změn na podmínky pro pěstování smrku ztepilého v České republice do roku 2100, který vymezuje regiony, v nichž pravděpodobně za 80 let nebudou pro smrk klimaticky vhodné růstové podmínky ([obr. 2.1.3](#)).



Obr. 2.1.3 Vizualizace změn klimatických růstových podmínek pro smrk ztepilý v současnosti (nahore) a v časovém predikčním horizontu roku 2090 (dole) podle biogeografického modelu vegetační stupňovitosti v krajině ČR. (Upraveno podle: Machar et al., 2018.)

Všechny matematické ekologické modely a predikční scénáře nicméně zůstanou vždy jen modely a predikcemi se všemi nejistotami, které tak nesmírně komplikovaný systém, jako je vztah klimatu a vegetace, obnáší (a kterému dosud ani zdaleka dost dobře nerozumíme). Jako myslící rozumné bytosti však máme v rukou další nástroj zásadní důležitosti – environmentální princip předběžné opatrnosti. Tento princip nám už nyní předkládá jasný imperativ – začněme co nejdříve a co nejpoctivěji pracovat na celospolečenské adaptaci na klimatické změny. Jádrem systému adaptačních opatření v sektoru lesního hospodářství by měl být přechod na přírodě blízké lesnictví s cílem pěstovat lesy s co největším využitím přírodních procesů. Pokud na tento trend skutečně přistoupíme, bude se jednat o největší změnu v lesnickém paradigmatu od vzniku lesního hospodářství. Širším rámcem systémové změny lesního hospodaření by pak měla být urychlená snaha začlenit přírodě blízké lesnictví do konceptu tvorby a udržitelného managementu tzv. chytré krajiny. Ekologie jako věda k těmto novým přístupům k lesu a krajině nabízí dobrou výchozí znalostní základnu.

Box 3: NEJVĚTŠÍ SVĚTOVÁ DIVOČINA

V obecném povědomí lidí je amazonský deštný prales považován za největší (a rozhodně nejznámější) oblast divoké přírody na Zemi. S velkou nedůvěrou byly proto přijímány první objevy tzv. amazonských černých půd (portugalsky *terra preta*), které romantické představy o nedotčené amazonské divočině stavějí do nového světla. Tyto půdy byly postupně objevovány na velkých plochách podél Amazonky a jejích četných přítoků. Jejich mocné horizonty obsahují velké množství keramiky a uhlíků. Jsou na ně překvapivě vázány početné archeologické lokality, zahrnující i opevněná sídla, kultovní areály, zbytky zemědělských teras a zavlažovacích kanálů. Doklady z vrtů v jezerních usazeninách prokázaly, že v předkolumbovské době bylo v oblasti dnešního amazonského pralesa rozvinuto zemědělství, založené na pěstování manio-ku, batátů, kukuřice a dýní. Zemědělské postupy byly spojeny s cyklickým vypalováním, které zvyšovalo úrodnost jinak chudých půd. Počátky amazonských zemědělských kultur sahají do doby před 3 000 lety a jejich náhlý kolaps v 16. století je spojován s epidemiemi smrtících chorob, zavlečených do oblasti prvními conquistadory. S bývalou zemědělskou kultivací Amazonie zřejmě souvisí i dnešní jinak obtížně vysvětlitelný jev dominance stromů s jedlými plody na většině plochy současné Amazonie. Dnešní Amazonie je z větší části opravdovou divočinou, avšak druhotnou a rozhodně nikoliv „panenskou“. Toto poznání samozřejmě nijak nesnižuje ekologickou hodnotu amazonských ekosystémů, a to i proto, že to, co Amazonii činí unikátní je velká plocha a dlouhá doba samovolného vývoje lesa (minimálně od zmíněného konce 16. století). Právě dostatečný prostor pro samovolný vývoj lesa představuje i v našich podmínkách z pohledu ochrany přírody stále cennější hodnotu (viz [kap. 2.2](#) a [2.3](#)).

Box 4: VÝMLADKOVÉ HOSPODAŘENÍ A POSTGLACIÁLNÍ VÝSKYT JEDLE

Výmladkové hospodaření v lesích bývá v ochranářské literatuře právem adorováno jako nejlepší způsob managementu evropských lesů nižších nadmořských výšek z hlediska ochrany biodiverzity. Nicméně známe i příklady, kdy mohou být důsledky výmladkového hospodaření pro biodiverzitu kontroverzní. Např. jedle bělokorá (*Abies alba*) měla několik glaciálních refugií v italských Apeninách. Po odeznění poslední doby ledové se v Apeninách jedle značně rozšířila. V této oblasti však od středověku až dosud přetrvává výmladkové obhospodařování lesů. Dnes je proto výskyt jedle v této oblasti velice vzácný, zřejmě jako jeden z důsledků převažujícího výmladkového hospodaření ve zdejších lesích – jedle se nedokáže obnovovat z výmladků a převažující otevřený charakter světlých výmladkových lesů pro ni vytváří ekologicky dlouhodobě nepříznivé stanoviště.

2.2 BIOLOGICKÉ DĚDICTVÍ PŘÍRODNÍCH DISTURBANCÍ A PRAKTICKÉ APLIKACE V LESNICTVÍ

*Lucie Vítková, Jeňýk Hofmeister, Petr Kjučukov, Radek Bače,
Vojtěch Čada a Miroslav Svoboda*

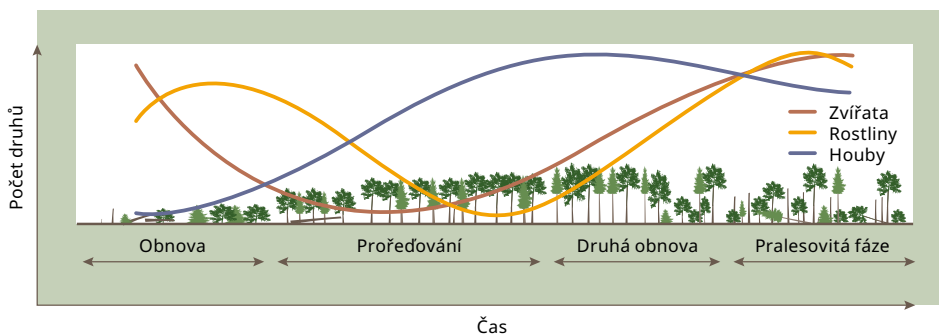
2.2.1 Biodiverzita lesních ekosystémů

Přírodní podmínky velké části Evropy jsou utvářeny lesy, a proto je i významná část zdejší druhové diverzity vázána na lesní stanoviště. Míra přeměny lesů v posledních několika stoletích se nepříznivě odráží v ohrožení, či dokonce vymizení řady lesních druhů organismů. Postupné přetváření jednotlivých složek přírodní lesní krajiny člověkem (např. pastva, pařezení atd.) vedlo k převládání krajiny kulturní. Na-lezení vhodných opatření na ochranu populací ohrožených druhů komplikuje skutečnost, že samotné utváření lesů v poslední době poledové bylo ve větší či menší míře ovlivněno činností člověka, přinejmenším jeho podílem na (regionálním či vše-obecném) vyhubení velkých býložravců i jejich predátorů. Z uvedeného vyplývá, že dřevinná skladba, stanovištní podmínky i druhová diverzita zachovalých zbytků přírodních temperátních lesů mohou být v různé míře ovlivněny (ochuzeny) holocén-ním vývojem lesní vegetace, zahrnujícím dopady lidské činnosti (např. Hagge et al., 2019). Na druhou stranu je to zejména přechod na intenzivní lesnické hospodaření v uplynulých dvou stoletích, využívající ve velké míře plantáže jehličnatých dřevin, který v dominantní míře stojí za celkovým ochuzením biologické rozmanitosti lesů. Proto jsou v současnosti člověkem málo ovlivněné lesy centry druhové diverzity lesních organismů. V těchto lesích přežívají tzv. reliktní druhy vázané výhradně na tato člověkem málo ovlivněná stanoviště. U nás patří mezi taková centra lesní biodiverzity např. Žofínský a Boubínský prales, z jejichž území pocházejí jediné nálezy některých celoevropsky vzácných druhů hub v České republice. Narůstající počet výzkumů kromě toho dokládá, že spontánní vývoj lesů v minulosti ovlivněných člověkem dokáže v relativně krátké době (nízké desítky let) vytvořit vhodné podmínky pro populace vzácných druhů lesních organismů.

Vymírání lokálních populací a opětovná kolonizace jsou součástí přirozené dynamiky přežívání lesních organismů. Tato přirozená dynamika se však významně proměňuje v podmínkách kulturní krajiny Evropy s fragmentovanými a převážně hospodářskými lesními porosty, jejichž dřevinná skladba, struktura i časoprostorová dynamika jsou výrazně odlišné od lesů přírodních. Míru ohrožení jednotlivých druhů lze odvozovat z tzv. **Červených seznamů ohrožených druhů** příslušných taxonomických skupin, které jsou vypracovávány na národní i mezinárodní úrovni. Červené

seznamy sestavené pro Českou republiku ukazují, že podíl ohrožených druhů vázaných na lesní prostředí tvoří u některých taxonomických skupin (např. lišejníků, hub či některých skupin bezobratlých) 10–25 % jejich celkové druhové diverzity.

Zjednodušeně lze říci, že variabilita přírodních podmínek, druhového složení a prostorové struktury lesního stanoviště předurčuje jeho druhovou diverzitu. Monokulturní a strukturně jednoduché hospodářské porosty jsou až na výjimky z pohledu druhové diverzity chudé, s velmi nízkým výskytem specializovaných druhů. Velká část specializovaných druhů lesních organismů je úzce vázána na specifické lesní struktury nazývané **biologické dědictví** (kap. 2.2.3) nebo určitou časově omezenou fází sukcesního vývoje lesního porostu, popřípadě vyžadují splnění obou uvedených podmínek (Hilmers et al., 2018; obr. 2.2.1). Druhově nejbohatší společenstva lesních organismů se v přírodních lesích vyskytují v raných a pozdních fázích sukcese, vyznačujících se vysokou heterogenitou struktury lesa, variabilitou světelných podmínek v podkornovém prostoru a vysokou hustotou specifických strukturních prvků (mrtvé dřevo, dutiny, vývraty apod.), na které jsou vázány specializované lesní druhy. Díky nízkému podílu přírodních lesů a absenci srovnatelných podmínek v hospodářských lesích jsou druhově bohatá stanoviště v evropských lesích obecně vzácná.



Obr. 2.2.1 Zastoupení diverzity jednotlivých skupin organismů během lesní sukcese je znázorněno v závislosti na jednotlivých etapách vývoje porostu a fázích obnovy lesa, který následuje po úplném nebo částečném narušení stromového patra. Žlutě šrafované pole představuje vývojová stádia, ve kterých je zpravidla aplikováno komerční lesnictví, což ukazuje nesoulad mezi lesním hospodařením a biodiverzitou. Zeleně šrafované pole označuje vývojovou fázi s nejvyšší očekávanou druhovou rozmanitostí. (Upraveno podle: Hilmers et al., 2019, Muys et al., 2022.)

Druhová diverzita v lokalitě obecně roste se stářím lesního porostu. Přírůstek druhů za jednotku času se může s narůstajícím věkem porostu dokonce zvyšovat. Příznivý vliv stáří lesního porostu na druhovou diverzitu stanoviště posiluje také časová **kontinuita lesního prostředí** (délka existence lesního prostředí s určitými vlastnostmi). Kontinuita lesního prostředí prospívá zejména druhům s nízkou kolo-

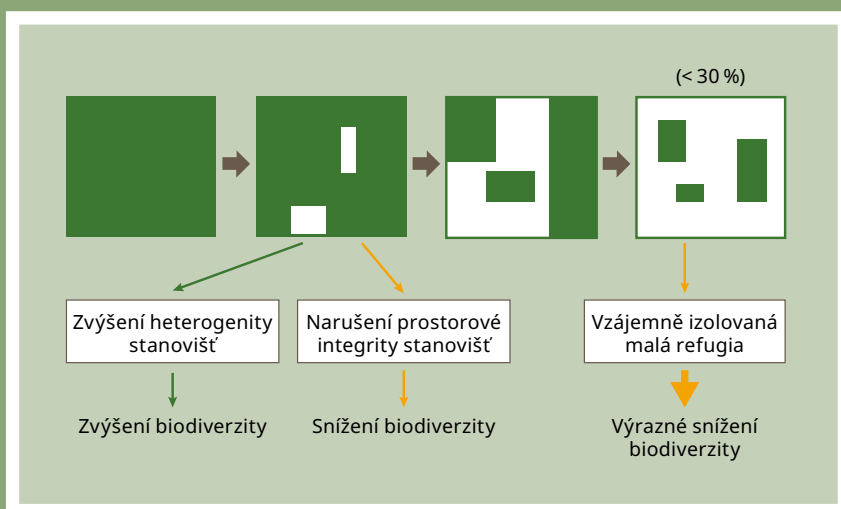
nizační schopností, které obtížně obsazují nově vytvořená vhodná stanoviště. Různé aspekty lesní kontinuity mohou mít zásadní význam pro odlišné skupiny organismů. Zatímco z pohledu většiny cévnatých rostlin nenarušuje kontinuitu lesního prostředí ani relativně rozsáhlý hospodářský zásah (např. holoseč), citlivější druhy hub, lišejníků a bezobratlých vyžadují kontinuální přítomnost odumírajících stromů a mrtvého dřeva určitého objemu a kvality.

Lesní prostředí by v přírodních podmínkách tvořilo převládající krajinnou matici (přerušenu jen občas plochami přirozeného bezlesí – mimo alpského stupně, např. některé exponované svahy s lokalitami stepního až lesostepního charakteru) na většině území České republiky. Narušení a fragmentace lesního prostředí (box 1) v důsledku trvalého odlesnění se v závislosti na míře odlesnění, velikosti jednotlivých lesních fragmentů a vzájemné vzdálenosti (izolovanosti) promítá do životaschopnosti populací jednotlivých druhů (box 1). Pro udržení životaschopných populací mnoha lesních organismů je nezbytná určitá minimální rozloha lesního fragmentu. Ta není jednoduše nahraditelná srovnatelnou rozlohou několika menších lesních fragmentů. Část lesních organismů navíc vyžaduje určitou minimální rozlohu lesního prostředí, které není ovlivněno nelesní krajinnou maticí (nachází se mimo dosah tzv. okrajového efektu). **Okrajový efekt** postihuje lem lesního fragmentu při hranici s krajinnou maticí, jehož přírodní podmínky (mikroklima, dostupnost světla, živin) jsou modifikovány působením nelesní krajinné matrice. Šířka lesního lemu ovlivněná okrajovým efektem se liší v závislosti na druhové skladbě, stáří a struktuře porostu, expozici, sklonu svahu i charakteru okolní krajinné matrice. V podmínkách lesních fragmentů střední Evropy můžeme uvažovat o okrajovém efektu zasahujícím minimálně 100 metrů od okraje lesa. To znamená, že drobné lesní fragmenty v zemědělské krajině jsou zcela pod vlivem okrajového efektu. Podíl plochy lesa nacházející se blíže než 100 metrů od okraje lesa činí ve střední Evropě kolem 40 %, což znamená, že podstatná část lesních stanovišť je významně ovlivněná maticí okolní kulturní krajiny (Estreguil et al., 2013).

Box 1: LESNÍ FRAGMENTACE

K fragmentaci prostředí jsou obecně nejnáchylnější druhy se specifickými nároky na podmínky prostředí (stanovištní specialisté), častěji predátoři (druhy na konci trofického řetězce) a druhy s větší velikostí těla (v rámci dané skupiny), vyžadující velká teritoria a vytvářející početně malé populace. Poměrně dobře je zdokumentované vyhubení velkých býložravců a jejich predátorů v průběhu poslední doby ledové a meziledové – ať již úplného rozsahu území Evropy či jeho velké části (např. Giesecke et al., 2017). Z řady nepřímých dokladů můžeme vyvozovat, že ve značné části Evropy došlo v důsledku fragmentace a degradace lesního prostředí k vyhubení dalších méně nápadných druhů bezobratlých či hub.

Kupříkladu některé ve fosilních nálezech rozšířené rody saproxylických brouků v současné Evropě buď zcela chybějí, či se jejich druhy vyskytují jen v několika zachovalejších lesních celcích většinou ve východní Evropě (Eckelt et al., 2018), ale přitom se jedná o druhy běžné v částech tajgy s dosud zachovalými přírodními lesy. Příkladně některé z těchto druhů přitom vyhynuly poměrně nedávno, jako např. rýhovec pralesní (*Rhyssodes sulcatus*), který ze západní Evropy vymizel v posledních dvou tisících letech a dnes se vzácně vyskytuje v zachovalých lesích východní a velmi vzácně i střední Evropy. Podobně je dlouhodobou fragmentací lesa a izolací zachovalejších fragmentů ochuzeno druhové složení společenstev lignikolních hub, zejména pak o druhy rostoucí na mrtvém dřevě v pokročilém stadiu rozkladu (Abrego et al., 2015).



Obr. 2.2.2 Schéma vlivu fragmentace stanovišť na druhovou diverzitu lesních stanovišť. Mírné narušení integrity stanoviště vytvářejícího krajinnou matici zpravidla vede ke zvýšení heterogenity prostředí a v důsledku toho ke zvýšení druhové diverzity. Současně však již toto narušení jednoduše tvořícího krajinnou matici může vést k ústupu nejcitlivějších druhů organismů, vyžadujících nenarušené lesní prostředí dostatečné velikosti. Při poklesu podílu lesních stanovišť pod 30 % rozlohy krajiny dochází obvykle k výraznému poklesu druhové diverzity. (Upraveno podle: Rybicki et al., 2020.)

Box 2: TEORIE A KVANTIFIKACE BIODIVERZITY

Biodiverzita je velmi široký pojem, kterým se označuje veškerá biologická rozmanitost přírody na různých úrovních (od genetické přes druhovou až po ekosystémovou) a prostorových škálách (od lokální přes regionální až po globální). Stejnou úroveň biodiverzity na dané prostorové škále můžeme navíc vyjadřovat různými způsoby, z nichž každý nabízí jinou perspektivu vnímání biodiverzity a žádný není sám o sobě univerzální. Nejčastěji se setkáme s **kompoziční diverzitou**, která vyjadřuje přítomnost druhů, popřípadě jejich početnost. **Fylogenetická diverzita** se namísto druhů zaměřuje na variabilitu konkrétního společenstva organismů z pohledu evolučního vývoje. **Strukturní diverzita** popisuje jak se genetická, druhová či ekosystémová skladba projevuje v přítomnosti ekologicky významných struktur. Stále více využívaná **funkční diverzita** charakterizuje variabilitu určitých konkrétních funkcí (či procesů), které zajišťuje daná genetická, druhová či ekosystémová skladba.

Význam prostorové škály lze dobře dokumentovat na příkladu kompoziční diverzity. Tu běžně dělíme na **α -diverzitu** (počet druhů na úrovni lokality), **β -diverzitu** (ne/podobnost druhového složení společenstev dvou lokalit) a **γ -diverzitu** (celkový počet druhů na úrovni krajiny). Podstata α - a γ -diverzity je stejná – jde o počet druhů, jen na odlišné škále –, proto jsou někdy označovány jako inventární diverzita. Kromě počtu druhů se k vyjádření lokální druhové bohatosti využívá i indexů, které v různé míře zohledňují abundanci jednotlivých druhů a jejich vzájemnou vyrovnanost. Některé indexy (např. Shannonův index diverzity) kladou vyšší důraz na počet druhů, jiné na vyrovnanost (např. Simpsonův index diverzity). K popisu rozdílů v druhovém složení společenstev dvou lokalit se používají dva typy indexů. **Klasické indexy** vycházející jen z počtu druhů na lokální a regionální úrovni (např. Whittakerův index diverzity udává, kolikrát bohatost regionu převyšuje bohatost vzorku). **Indexy ne/podobnosti** v druhovém složení mezi lokalitami analyzují rozdíly přímo v druhovém složení společenstev srovnávaných lokalit (např. Jaccardův, Sørensenův či Bray-Curtisův index nepodobnosti). Rozdíly v druhovém složení společenstev v různých lokalitách můžeme dále rozdělit na dvě složky: (1) **obrat druhů** (*turnover*) – změna druhů podél ekologického, prostorového či časového gradientu – a (2) **vnořenost společenstev** (*nestedness*) – míra, v jaké jsou druhy jednoho společenstva podmnožinou druhů druhého společenstva.

Zjednodušování druhové, věkové a prostorové struktury lesních porostů vlivem hospodaření, přeměna specifických stanovišť při okrajích gradientů podmínek prostředí (např. odvodňování mokřin, zalesňování přirozených nelesních enkláv) a změny prostorového uspořádání a využití krajiny vedou ke ztrátě heterogenity přírodních podmínek stanovišť. Snížení heterogenity v lesích, pokračující fragmentace jednotlivých stanovišť, usnadnění šíření rychle kolonizujících druhů a další člověkem vyvolané změny (např. eutrofizace stanovišť atmosférickou depozicí reaktivních forem dusíku, přímým splachem hnojiv z polí, ale i rozkladem v ekosystému vytvořené a ponechané biomasy) vedou k ochuzování druhové diverzity na úrovni krajiny – tzv. **homogenizaci druhů** na úrovni krajiny nebo také funkční homogenizaci (při klesajícím podílu specializovaných druhů se specifickými vlastnostmi; Clavel et al., 2010).

Nepříznivé důsledky fragmentace lesních stanovišť a s nimi spojeného okrajového efektu na druhovou diverzitu jsou zesilovány probíhajícími klimatickými změnami. V jejich důsledku se mohou v krátké době výrazně měnit rozlohy a lokalizace stanovišť s příznivými podmínkami pro trvalou existenci jednotlivých druhů organismů. V podmínkách fragmentovaných a vzájemně izolovaných stanovišť to může vést k ohrožení druhů s limitovanými kolonizačními schopnostmi. Vědomí nutnosti ochrany dostatečné rozlohy (lesních) stanovišť pro zastavení poklesu biodiverzity v Evropě vedlo k začlenění požadavku na ochranu 30 % území členských států EU a přísnou ochranu (tj. zastavení hospodářského využití) 10 % území členských států EU jako opatření pro zastavení poklesu biologické rozmanitosti EU do roku 2030 (podrobněji viz *Strategie biologické rozmanitosti EU do roku 2030*).

2.2.2 Disturbance

Lesní ekosystémy jsou spoluutvářeny přírodními podmínkami konkrétních stanovišť a zároveň lesní ekosystémy stanovištní podmínky zpětně ovlivňují. Jedním z nejvýznamnějších faktorů (podmínek) ovlivňujících strukturu a druhové složení lesních ekosystémů jsou **disturbance** (McDowell et al., 2020). Disturbance neboli narušení v pojetí ekologie lesa jsou nedílnou součástí vývoje lesů a událostmi, které tvoří řadu nezbytných strukturních prvků. Disturbance je v čase ohraničená, relativně krátkodobá událost, která způsobí změnu ve struktuře lesa a uvolní zdroje pro další vývoj lesa (Pickett a White, 1985). To znamená, že zatímco vývoj lesa, se odehrává v řádu staletí, disturbance trvají hodiny, dny či nanejvýš jednotky let. Přírodní disturbance většinou zapříčiní odumření dominantních stromů v lese, což způsobí, že zdroje (sluneční záření, půdní prostor apod.) dříve využívané těmito jedinci jsou poté k dispozici pro další jedince či organismy. Zároveň přírodní disturbance vytvářejí v lese strukturní prvky, které by jinak nevznikly – těm se říká **biologické dědictví disturbance**. Na přírodní disturbance lze pohlížet jako na faktor přírodního prostředí a stejně tak, jako se organismy během evoluce přizpůsobily určitým teplotám, vlhkosti či chemismu prostředí, se přizpůsobily i vlivům přírodních disturbance a řada z nich je přímo závislá na podmínkách a strukturních prvcích, které přírodní disturbance vytvářejí.

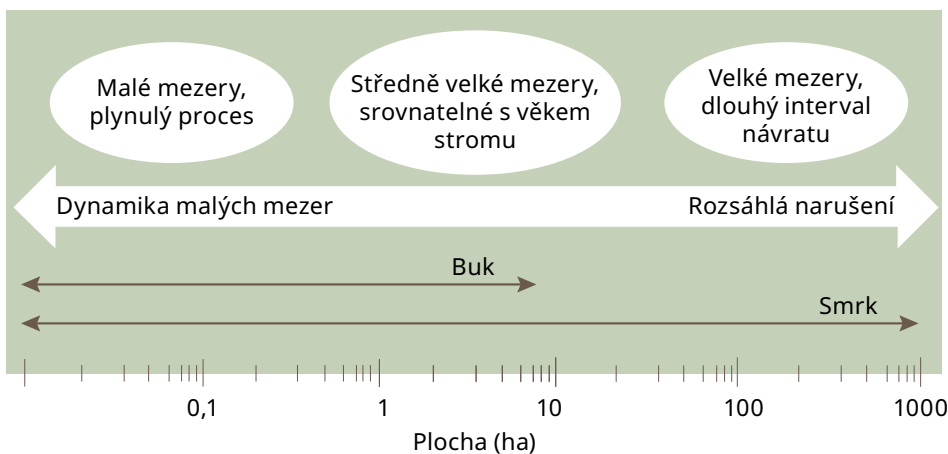
Nejčastějšími činiteli **přírodních disturbancí** v lesích jsou vichřice, požáry, gradace hmyzu či v posledních letech stále aktuálnější epizody extrémního sucha a řada dalších faktorů. Adaptace stromů na působení přírodních disturbancí je dobře patrná v případě požárů, kdy stromy adaptované na požáry mají tlustou borku (typicky duby a borovice), aby ochránila citlivá pletiva pod ní, nebo vytvářejí serotinní šišky (některé druhy borovic), které zůstávají na stromě a otevírají se a uvolňují semena až působením tepla požáru. Podobně ovšem druhy přizpůsobené vichřicím či gradaci hmyzu vytvářejí **banku zmlazení**, tj. zásobu mladých stromů, které v podrostu vyčkávají i řadu desetiletí na svoji příležitost po odumření dospělých stromů. Dlouhodobé přežívání ve značně stinném prostředí interiéru lesa může být umožněno i tzv. „efektem chůvy“ či „mateřských stromů“ ([kap. 3.2](#)).

Přírodní disturbance jsou tedy neodmyslitelnou součástí vývoje každého lesa, jsou všudypřítomné. Zároveň však zásadně ovlivňují druhové složení a strukturu lesů. Není v tom rozpor? Není, disturbance se totiž od sebe liší svým charakterem. Jednak odlišně působí různí činitelé disturbancí (požár, vichřice, hmyz atd.), ale zároveň i v rámci jednotlivých činitelů mají různý efekt disturbance s různou **četností** (frekvencí), závažností (severitou) a **rozsahem**. Četnost, závažnost a rozsah disturbancí jsou proměnlivé v čase a prostoru a v jednom typu lesa působí přírodní disturbance rozmanitého charakteru, které v souhrnu určují celkový charakter **režimu disturbancí** v daném typu lesa. Charakteristiky disturbancí se mění v závislosti na nadmořské výšce, stanovištních a klimatických podmínkách jak v prostoru, tak v čase v souvislosti např. s klimatickými změnami (Senf a Seidl, 2021).

Rozsah působení přírodních disturbancí se může pohybovat od **maloplošného**, tj. vývratu jednoho stromu (nebo jeho porážení bobrem), kterým vzniká v souvislém korunovém zápoji „díra“, běžně označovaná anglickým výrazem *gap*, až po **velkoplošný** rozsah, tj. odumření stromů v korunovém patře (nejstarší etáži) v měřítku krajiny (i na rozloze mnoha kilometrů čtverečních; [obr. 2.2.3](#)). Frekvence přírodních disturbancí je obecně nepřímo úměrná jejich závažnosti a rozsahu. To znamená, že závažné a na velké ploše působící přírodní disturbance se v přírodních podmínkách vyskytují mnohem méně často než maloplošné přírodní disturbance. Navzdory nízké frekvenci poznamenávají velkoplošné disturbance vývoj lesních stanovišť dlouhodobě, i po staletí ([obr. 2.2.3](#)).

Přírodní disturbance jsou nedílnou součástí vývoje lesních stanovišť, jemuž je více či méně přizpůsobená většina druhů lesních dřevin. Ačkoli disturbance zpravidla provází zvýšená mortalita stromů, představuje současně jedinečnou příležitost pro podstatnou část lesních organismů (zejména saproxylických či lignikolních, tj. dřevozijných), které právě jen po narušení souvislého korunového zápoje nacházejí v lesním prostředí dostatek zdrojů a vhodné podmínky pro život. Například řada lesních druhů bezobratlých potřebuje ke svému vývinu osluněné mrtvé kmeny stromů, řada rostlin klíčí pouze na plochách zbavených vegetace atd. Veškeré strukturní prvky, které se spontánně vytvářejí v průběhu vývoje lesa v důsledku působení přírodních disturbancí, označujeme jako **biologické dědictví disturbancí** (Franklin et al., 2000). Tyto struktury zahrnují zraněné, odumírající či odumřelé stojící i ležící stromy a jejich části (tj. mrtvé dřevo různých forem), ale i kořenové vývraty, přirozené změny vod-

ního režimu (dočasné tůně vzniklé přehrazením vodotečí), slunci vystavený a různě narušený půdní povrch, přeživší stromy apod. (podrobněji viz [kap. 2.2.3](#)). Přítomnost biologického dědictví je zásadním předpokladem pro existenci velké části lesních organismů, tzn. lesní biodiverzita je úzce vázána na diverzitu biologického dědictví.



Obr. 2.2.3 Rozsah působení přírodních disturbancí ve středoevropských lesních ekosystémech

Z výše uvedeného vyplývá, že z pohledu lesního ekosystému je nepatřičné označovat přírodní disturbanci pojmem „kalamita“ (tímto pojmem však lze označit velkoplošný rozpad stanovištně nevhodných a silně zjednodušených hospodářských porostů vlivem imisní zátěže, klimatických změn atd.). Zároveň nám pochopení významu disturbancí historicky určujících charakter lesa (tento koncept je možné použít i pro lesy obhospodařované historicky tzv. tradičním způsobem hospodaření) a související lesní diverzitu pomáhá porozumět důvodům, proč v hospodářských lesích často došlo k zásadnímu úbytku lesní diverzity. Je to dáno jednak faktem, že četnost, závažnost i rozsah přírodních disturbancí se zásadně liší od četnosti, závažnosti a rozsahu těžebních zásahů při hospodaření. A ještě důležitější je výrazný rozdíl v charakteru biologického dědictví mezi hospodářskými zásahy a působením přírodních disturbancí.

To můžeme ilustrovat na příkladu nedávných disturbancí v horských smrčínách v Národním parku Šumava i jinde. I přesto, že množství odumřelých stromů (tedy závažnost a rozsah disturbance) mohlo být v částech lesa, kde probíhaly nebo neprobíhaly asanační zásahy (těžba „kůrovcem“ napadených stromů), mnohdy srovnatelné, byla biologická rozmanitost nepoměrně vyšší v místech, kde k asanačním zásahům nedošlo. Důvodem je právě rozdíl v charakteru biologického dědictví, respektive v likvidaci biologického dědictví přirozené disturbance v případě provedení asanačního zásahu. Například odvoz dřeva, pokácení, odkornění či odvětvení odumírajících stromů vedlo k tomu, že druhy, které jinak v těchto strukturních prvcích

mohou přežít, z lokality vymizely. Narušení půdního pokryvu při vyklizování a odvozu dřeva zase vedlo k poškození nových obnovujících se stromů a ovlivnilo i další vývoj porostu tím, že místo pozdně sukcesním dřevinám (smrku, buku) dalo daleko větší příležitost pionýrským dřevinám, jako jsou břízy, osiky či vrby. Pracovat s těmito poznatky může velmi dobře i lesník, který se stará o hospodářský les a zajímá ho zachování biodiverzity a dalších funkcí lesního ekosystému.

Působení přírodních disturbancí v kulturních lesních porostech rovněž velmi účinně napomáhá zvýšení jejich druhové diverzity a díky uvolnění prostoru pro přirozenou dynamiku může přispívat ke vzniku porostů adaptovanějších na klimatickou změnu. Hospodaření člověka v krajině změnilo nejen rozlohu, druhovou skladbu a strukturu lesních stanovišť ve střední Evropě, ale i povahu a dynamiku přírodních disturbancí. Některé v minulosti pravděpodobně běžnější činitelé disturbancí (jako např. požáry) byly v podmínkách střední Evropy v uplynulých několika staletích poměrně účinně eliminovány. Na druhou stranu díky změně druhového složení lesů a klimatické změně dochází k bezprecedentnímu nárůstu rozsahu gradací kůrovců. V každém případě představují disturbance klíčový faktor usměrňující dynamiku lesů, zároveň jsou faktorem, jehož prostřednictvím na lesy působí další vnější vlivy, a v neposlední řadě se jedná o proces, který je ovlivňován zpětně i strukturou a druhovým složením samotného lesa.

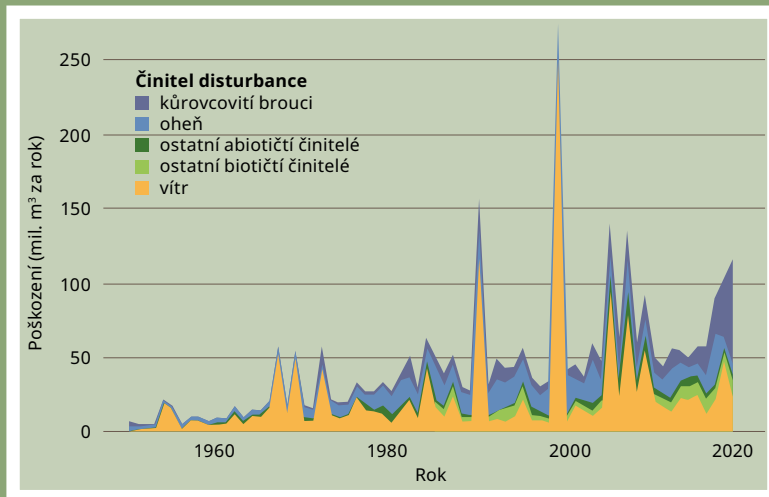
Box 3: PŘÍRODNÍ DISTURBANCE A ZMĚNA KLIMATU

Činitel přírodní disturbance je pravděpodobně nejdůležitější charakteristikou, která určuje, jaký vliv bude mít konkrétní disturbance na les (požár např. vždy ovlivní podrost, kdežto víchřice nebo kůrovci naopak nejčastěji zahubí dominantní stromy). Důležitost činitele přírodní disturbance ještě vzroste, pokud nás bude zajímat, jak se mění charakteristiky přírodní disturbance v lesích v souvislosti se změnami klimatu. Poměrně intuitivně je vliv změn klimatu cítit v případě požárů, kdy je zřejmé, že rostoucí teploty a častější a intenzivnější sucha zvyšují frekvenci požárů. Taková změna může přinést zásadní změnu v druhovém složení lesa (ve prospěch druhů odolnějších vůči požárům), či dokonce změnit lesní společenstvo na nelesní tam, kde jsou požáry velmi časté. Globálně jsou požáry možná nejdůležitějším činitelem přírodních disturbancí, z čehož vyplývá, že i rozsah, závažnost a frekvence disturbancí obecně globálně roste a pravděpodobně bude růst i v budoucnu (Seidl et al., 2020).

Teploty a sucho mají zásadní vliv i na gradace kůrovců. Vyšší teplota urychluje životní pochody kůrovců. Co ale nejvíce ovlivňuje rozsah kůrovcových disturbancí, je citlivost samotných stromů. Jejich náchylnost přitom roste, pokud jsou stresovány suchem (případně i jinými faktory). Také narušení kůrovci může vést ke změně druhového složení lesa zejména ve smíšených lesích.

Na druhou stranu po kůrovcové disturbanci (na rozdíl od požáru) je les na delší období odolný vůči dalšímu narušení kůrovcem (kůrovci napadají většinou větší a starší stromy) a také případná změna druhového složení vede k omezení rozsahu dalších disturbancí způsobených kůrovci. V dlouhodobém horizontu proto zřejmě dojde k určité stabilizaci a nárůst kůrovcových disturbancí nebude pokračovat.

Disturbance větrem naopak nejsou přímo závislé na teplotě či suchu. Předpokládá se ovšem, že i frekvence a intenzita větrných narušení bude globálně růst, protože nestabilita a výrazné prostorové rozdíly v teplotě a tlaku v atmosféře vedou k intenzivnějším větrům. To je možné pozorovat na zvyšující se intenzitě a frekvenci tornád na jihovýchodě Severní Ameriky či ve východní Asii. Ve střední Evropě zatím nebyl potvrzen nárůst frekvence či intenzity vichřic. Závažnost větrných narušení se tak může případně měnit spíše v souvislosti s náchylností lesů vůči vichřicím (např. v souvislosti se změnou struktury, druhového složení lesa či stavu půdy). Vichřice přitom představovaly historicky nejvýznamnější faktor disturbancí v řadě lesů střední Evropy (např. v horských bučinách, případně i smrčinách). Pokud v těchto lesích bude v budoucnu docházet ke změnám, bude to zřejmě souviset spíše se zvyšujícím se významem činitelů disturbancí či příchodem úplně jiných faktorů. Příkladem za všechny může být zvyšující se mortalita způsobená vlnami sucha a veder, která recentně ovlivňuje bučiny, a to zejména na okraji jejich areálu.



Obr. 2.2.4 Celkové množství lesa (udávaný v celkovém objemu dřeva) ovlivněného různými činiteli disturbancí v období 1950–2019 (Upraveno podle: Patacca et al. 2022.)

2.2.3 Klíčové biologické dědictví: mrtvé dřevo a hospodaření s ním

Význam mrtvého dřeva v našich lesích

Jedním z nejdůležitějších prvků biologického dědictví disturbancí udržujících biodiverzitu na vysoké úrovni je **mrtvé dřevo** (Lachat et al., 2013). Mrtvé dřevo je strukturním prvkem charakteristickým výlučně pro lesní ekosystém. Typicky lesní organismy jsou proto spjaté s existencí mrtvého dřeva. Mrtvým dřevem rozumíme různé formy tlejícího stojícího či ležícího dřeva, vznikajícího odumřením stromů nebo jejich částí. Do mrtvého dřeva zahrnujeme suché větve nebo dutiny kmenů na živých stromech, stojící mrtvé stromy (souše), pahýly, celé ležící kmeny, ležící silné a slabé větve, ale i ležící kusy fragmentovaného dřeva a pařezy (vzniklé pokácením stromu).

Mrtvé dřevo prochází složitým procesem rozkladu, vyznačujícím se mnoha biologickými a fyzikálními jevy, a je postupně obsazováno různými organismy (významné jsou obzvláště dřevokazné houby). Rozklad mrtvého dřeva je ovlivňován okolní vlhkostí, teplotou, poměrem O_2 a CO_2 v prostředí a dále také kvalitativními vlastnostmi (tloušťka, druh) dřeviny a na ni vázanými organismy (Bače a Svoboda, 2015; srovnej rovněž [kap. 2.3](#)). Vývoj lesních ekosystémů po desítky milionů let spolu s produkcí mrtvého dřeva a jeho návratem do koloběhu živin způsobil vyvinutí mnoha důležitých vazeb na mrtvé dřevo jako např. substrát pro semenáčky dřevin, biotop pro různé druhy organismů, přírodní hnojivo či ochrana proti erozi.

Mrtvé dřevo obvykle tvoří 5–30 % porostní zásoby v opadavých lesích mírného pásma, což je zhruba 40–200 m^3ha^{-1} . V přírodní bučině je zásoba mrtvého dřeva průměrně 130 m^3ha^{-1} (Christensen et al., 2005). Krátce po silné disturbanci se však může zásoba mrtvého dřeva zvýšit až na 700 m^3ha^{-1} (Müller et al., 2010). Kromě disturbancí ovlivňuje objem mrtvého dřeva v lese i produktivita stanoviště včetně klimatických podmínek, druhová skladba lesa a v hospodářských lesích hlavně hospodářské zásahy. Množství mrtvého dřeva je základním strukturálním znakem odlišujícím hospodářské lesy od přirozených lesů, jelikož v hospodářských lesích je obecně akutní nedostatek mrtvého dřeva.

Zvýšení množství mrtvého dřeva v lese vede ke zvýšení počtu a denzity druhů a k diverzifikaci druhového složení. Větší množství mrtvého dřeva vede k většímu povrchu, který mrtvé dřevo v lese zaujímá, a tedy k vyšší dostupnosti zdroje. Větší povrch také znamená větší možnost diferenciaci povrchu, což přináší větší pestrost různých mikrostanovišť, a tedy více nik (viz níže; Müller a Bütler, 2010). Zvýšení množství mrtvého dřeva (nejen lokálně) zvýší druhovou bohatost a zároveň sníží riziko vymření druhu navýšením celkové populace druhu. Přítomnost větší populace tedy snižuje riziko vymření nebo nežádoucí ztráty genů, k čemuž dochází při dlouhotrvajícím poklesu početnosti populace ze stochastických a ekologických důvodů.

Hospodářská opatření ohledně mrtvého dřeva v lesních porostech

Následující text je shrnutím klíčových hospodářských opatření, která napomáhají k udržení a zlepšení kvantity a kvality důležitého biologického dědictví – mrt-

vého dřeva – v našich lesních ekosystémech a která jsou inspirována výzkumem v přirozených i komerčních lesích.

Ponechání skupiny stromů či jednotlivců

Ponechávání skupinky stromů k dožití na okrajích obnovovaných ploch je neefektivnějším opatřením ke zvýšení množství mrtvého dřeva (obr. 2.2.5). Tyto skupiny stromů postupně dospějí do fáze veteránského stromu, následně do fáze stojící souše či vývratu a později do přirozeně se rozkládajícího kmene (Vítková et al., 2018). Vybraná skupina stromů by měla být přednostně umístěna v místě trvale vyššího oslunění a otevřenosti prostředí. Nejlépe tak mezi porostem a nelesním nebo trvale rozvolněným neproduktivním porostem; např. hranice porostu s polem, loukou, vodním ekosystémem, sadem, zahradou atp. V souvisle lesnaté krajině je možné využít bezlesé prvky (lesní pastviny, lesní průseky, políčka pro zvěř, drobné vodní plochy). Ponechávání skupiny stromů je nejprospěšnější u kraje plochy tak, aby se snížila ztráta v produkci a kvalitě porostů. Přednost by měla být dána nejstarším a nejsilnějším stromům, nejlépe těm s dutinami, nebo stromům nesoucím části mrtvého dřeva.

Mohutné a staré odumírající stromy, nesoucí množství vhodných mikrostanovišť pro specifické druhy, se zpravidla nazývají *habitat trees* (Bütler et al., 2013). Tento termín zahrnuje také stojící živé stromy a souše se specifickými prvky (mikrostanovišti), kterými jsou dutiny, silné odumřelé větve, skuliny pod kůrou, epifytické organismy (hlavně mechorosty a lišejníky), praskliny, korní spály a hniloby kmene. Podle rozličných charakteristik těchto stromů se dále rozlišují následující názvy: veteránské (*veteran*), prastaré (*ancient*) a mohutné (*monumental*) stromy. Za doupné stromy potom považujeme ty, jež hostí datlovité ptáky a jiné druhy hnízdící v dutinách.

Tloušťka ponechaného mrtvého dřeva

Mnohé studie potvrdily výrazně pozitivní vliv velkých částí mrtvého dřeva na biodiverzitu (např. Juutilainen et al., 2014, Doerfler et al., 2017). Tloušťka segmentů mrtvého dřeva předčí pozici mrtvého dřeva (tj. stojícího či ležícího), co se druhové diverzity týká (Bouget et al., 2012). Velký počet kmenů malých dimenzí nemůže nahradit několik velkých kmenů, jelikož mnoho druhů nemůže existovat pod určitou prahovou hodnotou tloušťky mrtvého dřeva (Kraus a Krumm, 2013). Za vhodnou funkční variantu po stránce ekonomické i po stránce biodiverzity může být považováno ponechávání vysokých torz či vysokých pařezů (např. výška minimálně 1,5 m a výčetní tloušťka minimálně 30 cm) spolu s těžbou klestu.

Druh ponechávané dřeviny

Jednotlivé druhy dřevin se liší celkovým počtem na ně vázaných (i saproxylických) druhů, a proto je druh dřeviny nejvýznamnějším faktorem ovlivňujícím výskyt druhů saproxylických organismů. Dřevokazné houby jsou vázané na určité druhy dřevin a téměř všechny rody stromů mají své vlastní monofágní druhy bezobratlých. Je

správné ponechat dřeviny, které se v obnovovaném místě a okolních porostech vyskytují vzácněji, avšak jsou stanovištně původní. Neměli bychom vylučovat druhy pozdně sukcesní (např. buk) ani druhy pionýrské (např. břízy, topoly, vrby), čímž docílíme větší diverzity dřevin k ponechání, a to i s podporou zřídka se vyskytujících druhů.

Pozice ponechaného mrtvého dřeva

Výhodou je ponechání všech stojících souší větších dimenzí. Výjimkou však mohou být souše, které jsou překážkou pro přibližovací techniku, představují riziko pro ochranu lesa nebo ohrožují bezpečnost veřejnosti či personálu (v blízkosti cest a pěšin se zvýšenou rekreační zátěží, během těžby nebo vyznačování atp.).

Zachování veškerých ležících kmenů je taktéž prospěšné. Nicméně toto pravidlo nemusí být nutně dodrženo, pokud ležící mrtvé dřevo vzniklo během kalamitní události (např. vývraty a zlomy větrem), které se běžně zpracovávají nahodilými těžbami. Nepředstavuje-li mrtvé dřevo vzniklé disturbancemi riziko z hlediska ochrany lesa před kalamitními škůdci, vyvrácené stromy mohou být využity k navýšení množství mrtvého dřeva. Vývraty hostí další významná mikrostanoviště pro biodiverzitu v podobě vývratových kup a děr. Navíc mají pro lesy význam ve smyslu přirozeného formování půdy (Šamonil et al., 2014). Během asanační těžby je výhodné ponechávat delší pahýly u vývratových talířů, aby nedocházelo k jejich „zaklapávání“ zpět do původní polohy před disturbancí. Pozice dřeva (tj. stojící či ležící) je významným faktorem ovlivňujícím některé bezobratlé druhy, jako je např. lesák rumělkový (*Cucujus cinnaberinus*). Tento ohrožený druh dává přednost osluněnému mrtvému dřevu se silnější kůrou ve středním stádiu rozkladu a ke svému vývoji vyžaduje dostatečné množství stojících nebo padlých zejména listnatých stromů (Čížek et al., 2015).

Prostorové uložení mrtvého dřeva

Hospodaření s mrtvým dřevem by v prostorovém umístění mělo zajistit, že je mrtvé dřevo nerovnoměrně rozmístěno napříč jednotkami prostorového rozdělení lesa. Úsilí o zvýšení podílu mrtvého dřeva by také mělo být soustředěno do míst, kde je to nejvíce potřeba (viz níže). Na rozdíl od roztroušeného výskytu biotopových stromů poskytuje shlukovitost biotopových stromů lepší habitat pro ptáky. Rovněž pro lišejníky je příhodnější ponechat skupinku stromů než roztroušené jedince. Pokud se však nabízí vhodné (biotopové) stromy k ponechání pouze roztroušeně, můžeme využít je.

Výběr míst pro ponechání mrtvého dřeva by se měl soustředit na lokality s vyšší ekologickou hodnotou, kde se mrtvé dřevo již vyskytuje a kde je dobrý potenciál k propojení habitatů se zvýšeným množstvím mrtvého dřeva. Je důležité se snažit o to, aby v dlouhodobém výhledu bylo více mrtvého dřeva koncentrováno v porostech s větší ekologickou hodnotou a aby ve zbývajících porostech a lesních celcích bylo mrtvé dřevo alespoň částečně navýšeno. Pro existenci některých druhů může být pozitivním předpokladem i malé navýšení mrtvého dřeva.

V bezzásahových rezervacích je množství mrtvého dřeva minimálně o řád vyšší ve srovnání s hospodářskými lesy a taková místa slouží jako refugia saproxylic-

kých organismů a jsou zdrojem pro saproxylické specialisty se zvýšenými nároky na množství mrtvého dřeva (Gossner et al., 2013). Mrtvé dřevo by mělo být ponecháno v okolí stávající rezervace, aby byla posílena blízká populace saproxylických druhů a možnost jejich dalšího šíření.

Kontinuita a diverzita mrtvého dřeva v čase

S časovou kontinuitou výskytu mrtvého dřeva musí být zajištěna i dostatečná prostorová kontinuita (s velkým prostorovým měřítkem) vzhledem k nárokům jednotlivých druhů. Za dobrou indikaci kontinuity je považována přítomnost mrtvého dřeva silných dimenzí, protože takové dřevo se rozkládá pomaleji. Kontinuita výskytu mrtvého dřeva může být dále indikována přítomností odumírajících starých, mohlutných stromů. Kontinuita výskytu mrtvého dřeva v čase se pozná podle přítomnosti mrtvých kmenů v různých stádiích rozkladu, od kompletně netknutých kmenů přes stadium odpadající kůry a rozpadající se bělí a posléze jádra až po úplnou ztrátu vnitřní pevné struktury a zapravování do půdy. Proces rozkladu mrtvého dřeva je ovlivňován vlhkostí, teplotou, poměrem O_2 a CO_2 v prostředí. Proces rozkladu dále ovlivňují kvalitativní vlastnosti, jako např. tloušťka, způsob odumření nebo druh dřeviny. Jen samotný druh dřeviny má značný vliv na rychlost rozkladu původní biomasy. Konkrétní čas rozkladu původní biomasy se však liší podle podmínek druhu, prostředí, pozice dřeva a způsobu odumření. Pomalou rychlost rozpadu má dub, který se oproti smrku rozkládá 1,4 krát pomaleji, oproti borovici 1,6 krát pomaleji a oproti buku 1,8 krát pomaleji (Rock et al., 2008). Valná většina původní biomasy kmene borovice lesní se proto v chladné boreální zóně rozloží v průměru za 280 let, smrk a jedle za 240 let a osiky a břízy za 110 let (Shorohova a Kapitsa, 2014).

V oblastech s absencí biotopových stromů a souší je proto dobré vybírat vhodné jedince s dobrým předpokladem, že v budoucnu mohou nést vhodná mikrostanoviště. V místech již stávajících odumírajících biotopových stromů je velmi žádoucí vybrat další kandidáty, kteří by je mohli nahradit, aby v budoucnu nedocházelo ke snižování počtu potřebných stromů. Je patřičné poznamenat, že zvyšující se diverzita různých typů mrtvého dřeva zvyšuje ekologickou hodnotu porostu z hlediska počtu habitatů.

PONECHÁNÍ STROMŮ S MIKROHABITATY



- Stromy s již vyvinutými mikrohabitaty
- Nejlépe starší stromy
- Stromy s potenciálem k rozvoji mikrohabitátů
- Různé druhy dřevin, velikostí, fází rozpadu na různých místech

POZICE A USPOŘÁDÁNÍ



- Poloha vystavená slunci
 - Umístění ve stínu
 - Stojící mrtvé dřevo
 - Ležící mrtvé dřevo
 - Různá stadia rozkladu
 - Různé druhy dřevin
-

DRUHY STROMŮ



- Původní druhy
- Dřeviny s pomalým rozkladem
- Vzácně se vyskytující druh dřeviny
- Dřeviny s větším počtem mikrohabitátů

VELIKOST PONECHANÉHO DŘEVA



- Všechny možné velikosti, ale nejlépe větší segmenty
- Různé typy a pozice mrtvého dřeva (stojí a ležící mrtvé dřevo)

FÁZE ROZKLADU



- Všechna stádia rozpadu (rané, středně pokročilé, pokročilé)
 - Různé druhy dřevin
 - Různé typy a pozice mrtvého dřeva (stojí a ležící mrtvé dřevo)
-

Obr. 2.2.5 Klíčové faktory hospodaření s mrtvým dřevem a hlavní body důležité při zvažování hospodaření s mrtvým dřevem (Zdroj: Vítková et al., 2018.)

2.2.4 Ekologické lesnictví: koncept lesního hospodaření zahrnující přírodní disturbance a důležitá biologická dědictví

Česká lesnická odbornost je zaměřena na zakládání, pěstování, ochranu a obnovu porostů lesních dřevin, respektive na udržitelnou produkci dřeva v co nejvyšší kvantitě a kvalitě. Toto paradigma přetrvává od doby, kdy vzniklo lesnictví jako sofistikovaný obor v reakci na krizový nedostatek dříví, tehdy strategické suroviny. Současný lesnický sektor čelí jiným krizím a výzvám, než je nedostatek dříví. Jde zejména o krizi klimatickou a krizi biodiverzity. Má odborný lesní hospodář kam sáhnout ve svém „nástrojovém kufříku“, pokud by zadáním bylo vytvoření podmínek pro zvýšení přirozené rozmanitosti lesních společenstev, aniž se v lese přestane hospodařit? Někdejší předpoklad, že prostým plněním produkční funkce lesník automaticky zajišťuje i všechny funkce ostatní, totiž neplatí a klimatická změna tuto skutečnost ještě více zvýraznila. Ekologické lesnictví však ze své podstaty klade důraz i na další ekosystémové funkce.

Základní myšlenka ekologického lesnictví

Základní myšlenkou tohoto přístupu je zohlednění přírodní dynamiky a zachování biodiverzity při hospodaření. Ekologické lesnictví respektuje a napodobuje

režim přírodních disturbancí, které v daném regionu předcházejí antropogenním změnám krajiny, a napodobuje jejich režim. Ekologické lesnictví tedy vychází z předpokladu, že původní druhy organismů se vyvíjely v určitém disturbančním režimu, a přečkají proto snáze lidské hospodářské zásahy, pokud se tyto zásahy přírodním disturbancím svým efektem podobají (Franklin et al., 2007). Disturbanční režim lze napodobovat zejména tím, jak často (četnost) a jak silně (intenzita) dochází v daném lesním prostředí k narušení porostů a co po těchto narušeních v lese zůstává (biologické dědictví).

Koncepce ekologického lesnictví vznikla v Severní Americe. Nabízí se tedy otázka, je-li daný přístup přenosný do Evropy. Ekologické lesnictví spočívá v principu, nikoli v konkrétním univerzálním receptu. Disturbanční dynamiku velkoplošných požárů ze západu USA, po nichž zůstává biologické dědictví tisíců stojících ohořelých souší, budeme v Česku imitovat jen stěží. Zkušenosti ze smíšených lesů na pomezí USA a Kanady již lze uplatnit mnohem lépe. Důležitý je princip zohlednění a napodobování přirozené dynamiky, v České republice logicky té střeoevropské.

Ve střední Evropě jsou nejčastější mírné disturbance, a lesnický management by se měl proto zaměřit právě na ně. Zároveň je však třeba opatření plánovat v krajině měřítku, což je důležité pro zajištění funkční sítě biotopů. Postupně probíhá přenos poznatků a zkušeností souvisejících s ekologickým lesnictvím mezi kontinenty. Ve střeoevropském prostoru zatím nenajdeme mnoho lesních majeteků, kde by se dalo hovořit o plnohodnotné aplikaci. Blízko k dané koncepci má např. bavorský Ebrach (Mergner a Kraus, 2020). V České republice jsou principy ekologického lesnictví rozvíjeny např. v zásahových zónách Národního parku Šumava. V roce 2022 byl pak za účelem důsledné aplikace ekologického lesnictví v hospodářském lese založen u LČR, s. p., demonstrační objekt Samechov ([obr. 2.2.6](#)).

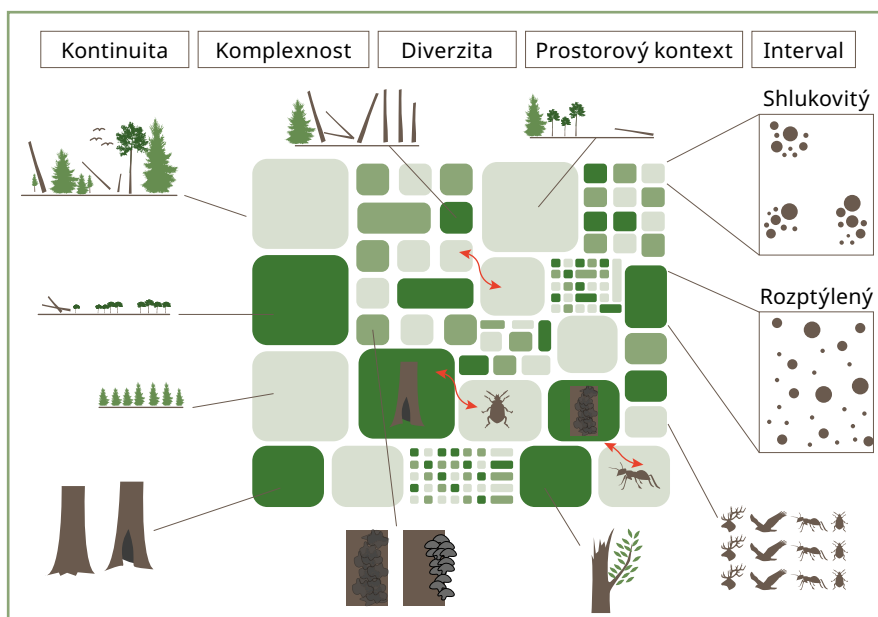


Obr. 2.2.6 Probírka s variabilní intenzitou ve čtyřicetileté borové monokultuře (těsně po těžbě). Zásah byl kombinací tvorby mezer, standardní podpory kvalitních jedinců a po-

nechání vybraných částí porostu bez těžby. Těžbou došlo k uvolnění přirozené obnovy listnatých dřevin a vyskytující se borové souše byly ponechány k rozpadu; Demonstrační objekt ekologického lesnictví Samechov (LČR, s. p.) v České republice. (Foto: P. Kjučukov.)

Základní principy ekologického lesnictví

Hlavními principy ekologického lesnictví jsou **kontinuita**, **komplexnost** a **diverzita**, **interval** a **prostorový kontext** (Palik et al., 2020; [obr. 2.2.7](#)). Posledně jmenovaný prostorový kontext je zastřešujícím principem, ostatní principy se uplatňují na úrovni stromu, porostu i krajiny. To vše stručně řečeno znamená, že v obhospodařovaném lese se kontinuálně vyskytují prvky strukturálně komplexních (přirozených) lesů, typicky biotopové, staré, dožívající stromy a mrtvé dřevo. Prostředí je vertikálně i horizontálně variabilní. Interval těžeb imituje průměrnou dobu mezi přírodními disturbancemi. Těžby imitují intenzitu obvyklých disturbancí. Převažují poměrně časté zásahy mírné intenzity. V rámci těžebních prvků je ponecháváno či vytvářeno biologické dědictví – přeživší část porostu a mrtvé dřevo. U některých porostů (nebo jejich částí) je interval výrazně prodloužen, a to až do dožití a rozpadu, protože i v rámci přirozeného disturbančního režimu se mnoho stromů dožívá fyziologického věku (ani velmi silná narušení zpravidla neusmrtí všechny stromy). Lesnické činnosti jsou plánovány tak, aby v krajinném kontextu existovala provázaná síť (základní filtr) důležitých biotopů (Hunter, 1999). V případě, že někde schází přirozeně vzniklé biologické dědictví (např. v homogenních mladých porostech na velké ploše), mohou být biotopy vytvářeny i uměle.



Obr. 2.2.7 Složitá mozaika reprezentující nedílné součásti funkčního lesního ekosystému, které se ekologické lesnictví snaží udržovat, chránit či utvářet.

Přírodě blízké lesnictví na půli cesty

Mohlo by se zdát, že ekologické lesnictví není u nás vlastně ničím převratné. Středoevropské přírodě blízké lesnické přístupy rovněž skloňují diverzitu, přírodní dynamiku, přírodní procesy, přirozenou obnovu, dokonce i ponechávání doupných stromů a mrtvého dřeva. Je ovšem nutné vyhodnocovat, co se jednotlivými termíny v různých koncepcích myslí a v jaké šíři jsou uvažovány a uplatňovány. Všechny dosavadní středoevropské lesnické koncepce jsou založeny primárně na produkci dříví, přičemž se od sebe liší tím, jak moc přírodě blízce a k přírodě šetrně je tato produkce zajišťována. Pokud je využívána např. přírodní dynamika lesa, pak zpravidla pouze úzký výsek z její komplexní šíře. Typickým příkladem je výběrné hospodaření či výběrný les, doména přírodě blízkého lesnictví, v jehož rámci je udržována a trvale zacyklena produkčně výhodná fáze dorůstání.

Ekologické lesnictví bere v úvahu všechny vývojové fáze a sukcesní stádia lesa. Ponechávání stromů k dožití a mrtvého dřeva k zetlení je integrálním nástrojem při každé přírodní disturbanci i těžebním zásahu, nikoli jen namátkovým a „přiměřeným“ bonusem. Středoevropské přírodě blízké lesnictví je pro intenzivní hospodářské lesy dobrou alternativou oproti holosečně obhospodařovaným stejnověkým monokulturám, ovšem pro lesy s převažujícím zájmem na ochraně přírody má značné rezervy.

V poslední době je i v Evropě vědecky zkoumána míra podobnosti (překryvu) současných lesnických systémů s režimy přírodních disturbancí. Podobnost se posuzuje zejména pomocí plošné intenzity události (těžby), intervalu mezi událostmi a biologického dědictví po události (např. podílu ponechaných stromů po těžbě) (Aszalós et al., 2022). Hospodářské způsoby založené na stejnověkých porostech (holosečný a podrostní způsob) vykazují ve svých efektech pouze 7% překryv s přirozenými disturbancemi. Lapidárně řečeno, ke vzniku holých ploch (či ploch s iniciálním porostem) ve stoletém intervalu a s odebráním veškeré biomasy v lesích přirozeně nedochází. Oproti tomu systémy založené na nestejnověkosti porostů (přírodě blízké, nepasečné hospodaření) dosahují až 53% překryvu s přirozenými disturbancemi (Aszalós et al., 2022). To je slušné, ale stále „na půli cesty“. Průnik ekologického a přírodě blízkého lesnictví lze spatřovat především v těžebním postupu, neboť jednotlivý a skupinový výběr stromů k těžbě imituje časté disturbance s nízkou intenzitou. I v nepasečném lese však systematicky chybějí staré a mohutné stromy. Základem výběrné těžby je kvalitativní výběr, přičemž nežádoucí, přednostně těžení jedinci jsou zároveň často biotopovými stromy. Nedostatečně zastoupené je tlející dřevo. Prostředí výběrného lesa (výběrný les *sensu stricto*) má nižší horizontální variabilitu, chybějí v něm více prosvětlené plochy imitující silnější disturbance.

Základní doporučení pro ekologické lesnictví ve středních a vyšších polohách České republiky

Pro lepší představu o tom, co by ekologické lesnictví mohlo obnášet ve středních a vyšších polohách České republiky, tedy v pásmu bučin a smrčín, uvádíme tato základní doporučení, která jsou inspirována výzkumem evropských pralesů.

Probírky s variabilní intenzitou v mladých porostech

V mladých porostech je potřebné zachovat a podporovat diverzitu dřevin (včetně hospodářsky necílových). Přírozená obnova je oproti umělé obnově primárním nástrojem. Výchovou se standardně usměřňuje kvalita produkce, ale neaplikují se schematické a plošně homogenní zásahy, plecí seče či výřez nežádoucích dřevin. Podporuje se **variabilita** a **heterogenita** prostředí a struktury porostu (obr. 2.2.7). Vytváří se mozaika ploch různé růstové dynamiky, např. s velikostí zrna 0,01 hektaru, s přítomností hustých, a naopak velmi světlých částí porostu (obr. 2.2.6).

Imitace maloplošných disturbancí

Klíčovým „těžebně-imitačním“ nástrojem (imitujícím časté maloplošné disturbance) je jednotlivě a skupinově výběrná těžba, odpovídající na porostní úrovni dynamice ztráty zápoje do 10 % za decennium. Jednotlivé stromy a jejich skupiny jsou ponechávány k dožití v rámci obnovních prvků – mezer. Výměra mezer by zpravidla neměla přesahovat 0,05 hektaru.

Imitace středně silných disturbancí

Středně silné disturbance mohou být imitovány variabilní clonnou sečí s nepravidelnou intenzitou (obr. 2.2.8) a s ponecháním vybraných částí a struktur původního porostu. Průměrná výměra variabilní clonné seče může být přibližně do 15 hektarů (záleží na velikosti majetku a charakteru porostu).



Obr. 2.2.8 Variabilní clonná seč s nepravidelnou intenzitou a s retencí mrtvého dřeva; Vermont, USA. (Foto: P. Kjučukov.)

Zachování (retence) biologického dědictví

Má-li narušení porostu těžbou napodobovat narušení přirozené, je nezbytné si uvědomit, že po přírodních disturbancích v lese veškerá narušená biomasa zůstává. Vyklizená holina se od narušeného porostu diametrálně liší. V drtivé většině, dokonce i po těch nejsilnějších disturbancích, navíc část porostu přežívá. Při veškerých těžebních zásazích tak musejí být systematicky ponechávány stromy k dožití a mrtvé dřevo k zetlení. Tato tzv. **retence** by měla být realizována s co největší variabilitou typu a kompozice ponechaných struktur.

Hlavním nástrojem je ponechání skupiny stromů k dožití a rozpadu. Zaměřujeme se na ekologicky hodnotné (a zároveň ekonomicky méněcenné) stromy – netvárné, doupné a biotové jedince, stromy poškozené přirozeně či těžbou. Dále cílíme na retenci mrtvého dřeva rozličných forem, toho mohutného obzvláště. Ideální je využít přirozeně vzniklé struktury (např. vývraty, torza, souše; [obr. 2.2.9](#)).



Obr. 2.2.9 Retence zlomů (torz) po vichřici; Mníšek pod Brdy (LČR, s. p.), Česká republika. (Foto: P. Kjučukov.)

Retence konkrétního prvku může být i částečná – např. z vyvráceného stromu je ponechána koruna a segment vývrátového balu s dostatečně dlouhou bází kmene (tak aby se vývrát nezaklapl), zatímco střední část kmene je vytěžena. Biologické dědictví může být uměle vytvářeno též při těžbě, pokud to přirozené schází; do této

kategorie spadá např. vytváření souší kroužkováním (obvodové proříznutí kambia vedoucí k odumření stromu), harvestorová těžba na vysoké torzo či strojové vyvracení stromů (obr. 2.2.10).

Je žádoucí stanovit si kvantifikaci retence. Ta může kolísat dle charakteru lesního celku, a rovněž mezi porosty tohoto lesního celku, např. na škále 0–20 % biomasy. Základním východiskem by měly být prahové hodnoty množství mrtvého dřeva pro přežití na něj vázané bioty, které se pohybují v průměru kolem $30 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$ (Müller a Büttler, 2010). Co se stromů ponechaných k dožití týče, doporučuje se průměrné množství deseti jedinců na hektar (Mergner a Kraus, 2020).

Přírodě vzdálené porosty

Principy ekologického lesnictví lze adekvátně využít i v nepřírozených porostech výrazně utvářených člověkem, např. ve stejnověkových smrkových monokulturách mimo přirozený areál smrku. Tyto porosty bývají labilní a náchylné k velkoplošnému rozvratu. To ovšem není přirozený disturbanční režim, jenž by měl být imitován. Je třeba se přidržit smíšeného režimu disturbancí (s převahou těch mírných) a využít každou příležitost k diverzifikaci prostředí, čímž se myslí např. přirozená obnova celého spektra dostupných dřevin včetně těch pionýrských, podpora vtroušených dřevin, ponechávání mrtvého dřeva neatraktivního pro kůrovcovité (box 4), probírky s variabilní intenzitou apod.



Obr. 2.2.10 Výběrná těžba jednotlivých stromů spojená se strojovou tvorbou vývrátů a s kroužkováním z důvodu nedostatku mrtvého dřeva v porostu; Vermont, USA. (Foto: P. Kjučukov.)

Box 4: MOŽNOST PONECHÁNÍ (RETENCE) MRTVÉHO DŘEVAVE SMRKOVÝCH POROSTECH PŘI ASANACI HMOTY ATRAKTIVNÍ PRO KŮROVCOVITÉ

- Loupání a drážkování kůry (drážkování je přírodě bližší)
- Ponechání bazální a vrcholové části kmene v kůře na místě
- Zabránění zavírání (zaklapování) vývratů ponecháním delší báze
- Odkorňování nastojato
- Těžba na vysoký pařez či torzo

V případě přírodního narušení takového porostu větrem, kůrovcem či suchem je nezbytné aplikovat částečnou retenci sterilních souší pro zabránění vzniku velkoplošných holin, např. ve skupinách, v porostních žebrech či ve shlucích kolem listnatých výstavků, se zohledněním provozní bezpečnosti. Při harvesterových těžbách je vhodné kácení na vysoká torza, která se podobají zlomům a nejsou riziková pro vývoj kůrovců.

Ekologické lesnictví a adaptace na klimatickou změnu

Klimatická změna přispívá k častějším a závažnějším přírodním disturbancím, tento efekt je zesílen historií managementu a stavem hospodářských lesů. Ekologické lesnictví se sice odkazuje na přírodní disturbance a zohlednění jejich přirozeného režimu a dědictví, ovšem výsledkem takového hospodaření je pestrost a variabilita prostředí. Jde tak o prevenci proti působení silných disturbancí, majících částečně antropogenní pozadí.

Čtyři základní principy ekologického lesnictví (kontinuita, komplexnost a diverzita, načasování, kontext) jsou využitelné též pro adaptaci lesů na globální klimatickou změnu. Pro tento předpoklad lze uvést následující argumenty (D'Amato a Palik, 2021, Palik et al., 2020):

Kontinuita

- zachování podmínek pro přirozenou obnovu v době nejistoty
- zlepšení environmentálních podmínek stanoviště, např. zastíněním podrostu a přítomností tlejícího dřeva
- ochrana genetické diverzity
- zachování ekologické paměti

Komplexnost a diverzita

- snížení náchylnosti k disturbancím prostřednictvím prostorové variability hořlavé biomasy, výškové heterogenity ve vztahu k větru, dřevinné diverzity ve vztahu ke hmyzu a chorobám, heterogenity velikosti stromů ve vztahu ke škůdcům a toleranci ke stresu

- mnohočetné obnovní a vývojové dráhy s ohledem na diverzitu zdrojů semen a zachovalé přirozené obnovy
- narůstající hojnost ekologických funkcí, vyvažující úbytek druhů
- vysoká úroveň potenciálu mitigace (ukládáním uhlíku) oproti intenzivním lesnickým formám

Načasování

- dlouhodobá podpora adaptačních alternativ díky přítomnosti stávajících druhů dřevin horní etáže
- dlouhodobé zlepšování extrémních podmínek podrostu
- snížená pravděpodobnost sloučeného vlivu těžby a dalších stresorů či disturbancí
- akumulace uhlíku

Kontext

- snížení rizika působení stresorů (sucha) a disturbancí (hmyz, oheň, vítr) na krajinné úrovni
- široká škála adaptačního potenciálu
- širší škála podmínek pro přirozenou obnovu nových druhů díky lokální a krajinné strukturní heterogenitě
- tvorba funkční sítě prostřednictvím strategického zachování a zavádění v budoucnu adaptovaných druhů napříč krajinou

Ekologické lesnictví plně zapadá do kontextu aktuálně rozvíjených adaptačních strategií, které apelují na podporu multifunkčnosti lesů a na variabilitu prostředí a managementu. Může přispívat nejen k adaptaci lesů a hospodaření s nimi na klimatickou změnu, ale i ke zmírňování efektů této změny.

Box 5: PŘIROZENÁ OBNOVA V NAŠICH LESÍCH

Měli bychom upřednostňovat v maximální možné míře přirozenou obnovu lesa a naopak omezit velkoplošné vysazování cílových dřevin. Umělá výsadba (často zdánlivě) ekonomicky rentabilních dřevin s sebou nese značnou míru rizika budoucí nestability lesa. Poslední roky jasně ukazují na riziko velkoplošných rozpadů u stejnověkých porostů z umělé obnovy (Seidl et al., 2011). Varovat by nás měla skutečnost, že kalamity postihly také nejmladší stádia vysázených (často jehličnatých) kultur, u kterých nemohla být ztráta kompenzována rentabilní těžbou.

Mezi umělou a přirozenou obnovou je několik rozdílů týkajících se budoucího vývoje porostu. Jeden ze zásadních rozdílů se týká prostorového uspořádání obnovy, kdy struktura přirozené obnovy se téměř nikdy neblíží pravidelnosti umělých výsadeb. Důvodů nepravidelnosti výskytu přirozené obnovy v ploše je celá řada.

Přírodní proces úspěšného založení přirozené obnovy sestává z dostupnosti zdroje semene, dopadu semene na zem, ulpění semene na vhodném mikrostanovišti, predančního tlaku na semeno, vyklíčení semene, úmrtnosti klíčícího jedince, která bývá nejvyšší na samotném začátku a postupně se snižuje, jak se rozrůstá kořenová soustava. Mezi hlavní faktory přežití a úspěšného růstu po celou dobu vývoje jedince patří: symbióza s houbami či bakteriemi (kap. 3.2, 4.1 a 6.1); kompetice ostatních cévnatých druhů rostlin (kap. 4.9), ale i mechorostů (Harmon a Franklin, 1989); predanční tlak ze strany herbivorů (kap. 4.6); facilitační interakce s ostatními dřevinami (kap. 4.9) a také limitující faktory prostředí (např. nedostatek vláhy, světla či nutričně významných prvků; kap. 5.2 a 6.3). Výsledkem všech těchto procesů je velice nepravidelná prostorová struktura zmlazení jednotlivých druhů dřevin, které kromě dostupnosti semen odrážejí i vhodnost konkrétního mikro-standoviště a mezo-standoviště na obnovované ploše (Gratzer et al., 2022). Zejména pro druhy se silnou vazbou na specifická mikro-standoviště platí, že mají silně agregovanou strukturu.

Pro lesní hospodářství je velmi podstatná také společná ochrana jedinců ve shluku proti predaci. Avšak nejdůležitější je fakt, že přirozená prostorová struktura obnovy v následném dlouhém vývoji porostu zmírňuje riziko výskytu nežádoucích kalamit. Je to díky ohromnému selekčnímu tlaku prostředí na přeživší jedince a vytváření plošně heterogenního prostředí ve společenstvu, které má po disturbancích všeho druhu větší odolnost a schopnost rezilience.

V rámci podpory přirozené obnovy bychom se měli soustředit na podporu (zachování či vytváření) vhodných mikrostanovišť (přirozené výškové variability reliéfu, vývratových depresí a kup, mrtvého dřeva, narušených míst s odhalenou minerální půdou aj.) pro uchycení semenáčku (Taerøe et al., 2019). Klíčový je správně nastavený management zvěře, jakožto sice málo viditelný, ale přesto nejdůležitější faktor úspěchu přirozené obnovy, který můžeme nejsnadněji ovlivnit. Při hospodaření v konkrétním porostu bychom měli vycházet ze skutečnosti, že většina druhů našich dřevin se uchycuje zpravidla před hlavním narušením horního stromového patra (Taerøe et al., 2019). Proto bychom v podrostu měli vytvářet vhodné světelné podmínky podle konkrétní dřeviny a lokality ještě před mýtní těžbou. Při absenci přirozené obnovy (např. z důvodu předešlé nevhodné dřevinné skladby či přílišného tlaku kopytníků) na rozsáhlých kalamitních lokalitách je vhodné přiměřeným narušením (např. lesním pluhem) odhalit minerální vrstvy půdy a výsevem nastartovat sukcesí pionýrských dřevin.

2.2.5 Souhrn: Využití hlavních principů přírodních disturbancí a biologického dědictví v lesnictví

Vlivem působení disturbancí je lesní prostředí velmi dynamické a v čase proměnlivé. Přírodní disturbance napomáhají udržovat v lese pestrou škálu struktur a zvyšovat variabilitu prostředí, tedy tzv. biologické dědictví. Jedná se např. o podporu vertikální i horizontální struktury porostu, přítomnosti starých, pomalu odumírajících i odumřelých stromů a ležícího mrtvého dřeva různého charakteru, ale i přirozené obnovy dřevin apod. Úkolem lesníka, jehož les má kromě produkce dřeva dlouhodobě udržitelně plnit i další ekosystémové funkce, by mělo být zajištění pestřejšího a odolnějšího lesa se stabilní biologickou diverzitou. Toho nelze docílit jinak než zajištěním přítomnosti klíčových strukturních prvků (tj. biologického dědictví disturbancí) a hospodařením v souladu s působením disturbancí v minulosti (tj. jejich četností, silou a rozsahem), čímž je možné dosáhnout optimálního zastoupení porostů a stromů různého stáří (včetně starých a odumírajících stromů). Cílem proto není plošná aplikace jednoho ideálního typu lesnického hospodaření, ale promyšlené využívání reálných stanovištních podmínek a přírodních procesů. Například koncept ekologického lesnictví nabízí široký návod, jenž usiluje o zachování produkční funkce lesů, ale také o udržení biodiverzity – klíčový střípek složité mozaiky funkčního ekosystému. Podstatné je nahlížet na hospodaření s lesním ekosystémem komplexně a brát v potaz všechny jeho důležité součásti, což je velmi významné hlavně v době globální změny klimatu.

2.3 DYNAMIKA PŘIROZENÉHO TEMPERÁTNÍHO LESA EVROPY A JEJÍ MOŽNÉ APLIKACE V LESNICKÉM HOSPODAŘENÍ

Tomáš Vrška, Kamil Král, David Janík

2.3.1 Proč má smysl studovat samovolnou dynamiku

Samovolná dynamika temperátního lesa Evropy je ve světle nových poznatků o vlivu člověka na přírodu minimálně v holocénu často vnímána jako proces, který vlastně není „původní“, neboť nižší a střední polohy starého kontinentu jsou člověkem ovlivňovány tisíce let, byť v různé intenzitě. Samovolnou dynamiku je třeba vnímat především jako synergii ekosystémových vztahů v současných podmínkách prostředí, jako aktuální zrcadlo vztahů na vnitrodruhové i mezidruhové úrovni, dřevinami počínaje (jakožto determinantami temperátních lesů) a bakteriemi a mikrobiálním životem konče. Její studium odhaluje naše mezery ve znalostech např. kompetičních vztahů dřevin a často bourá zavedené mýty o tom, co v lesnictví nelze učinit. Poznání samovolné dynamiky je tedy důležité, stejně jako je důležité mít síť zvláště chráněných území, kde samovolný vývoj probíhá, i když víme, že sekundární antropické vlivy (např. depozice dusíku, změněný vodní režim krajiny, globální změna klimatu apod.) nedokážeme odbourat. Podobně znalost vlivu dynamických procesů na změny v biologické rozmanitosti nám umožňuje volit do budoucna správný management lesů tam, kde bude udržení biologické rozmanitosti prioritní (na některých zvláště chráněných územích) anebo integrovaná (zejména v hospodářských lesích) záležitost. Zde zásadně vystupuje do popředí fenomén tlejícího dřeva, neboť jeho absence mimo malé zbytky přirozených lesů dlouhodobě ponechaných samovolnému vývoji je očividná, přičemž pro biologickou rozmanitost i pro jejich plnou funkční kapacitu je naopak nezastupitelná.

A proč zdůrazňujeme, že se jedná o evropské temperátní lesy? Jejich samovolná dynamika totiž není zcela totožná se samovolnou dynamikou temperátních lesů na severní hemisféře amerického kontinentu. Tam se souběžně uplatňují i požárové disturbance, hurikány a také druhová bohatost, ekologické vlastnosti a strategie řady dřevin jsou jiné než v Evropě. Evropským temperátním lesům se mnohem více blíží dynamika např. temperátních lesů Korejského poloostrova nebo severního Japonska. Ostatně to je dáno i podobnějším vývojem přírody na eurasijském kontinentu.

2.3.2 Přehled vývoje hlavních teoretických konceptů dynamiky evropských temperátních lesů

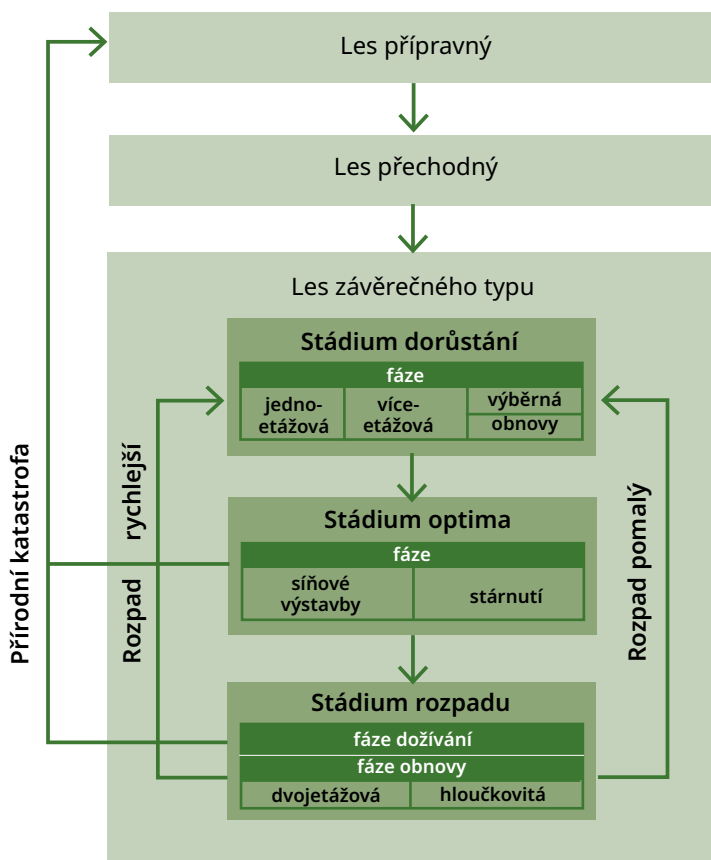
Dynamika porostních mezer

Současný pohled na samovolnou dynamiku lesů vychází z přelomové ideje Alexe Watta (Watt, 1947), který vnímal rostlinné společenstvo jako dynamickou mozaiku různě velkých plošek v různých fázích vývoje. Jádra těchto nestálých plošek vznikají v lesním ekosystému vlivem disturbancí – náhlých událostí, způsobujících odumření jednoho stromu nebo libovolně většího množství stromů, spojených s výraznějším uvolněním růstového prostoru. V ekosystémech, v nichž převažují disturbance malého rozsahu (a tím je i evropský temperátní les), se tato představa vyvinula do konceptu tzv. dynamiky porostních mezer (*gap-dynamics*). Zde odumření jednoho stromu nebo malé skupiny stromů způsobí rozvolnění korunového zápoje, vytvoří se *gap* (mezera, díra), kde nový gradient světelných, teplotních a vlhkostních podmínek a také dostupnosti živin zpravidla umožní nástup nové generace dřevin.

Plošková dynamika – koncept lesního cyklu

Zřídka, avšak o to silnější a dlouhodobější působení větších disturbancí na ekosystémy a neuspokojivé vysvětlení dynamiky lesa založené na rozložení porostních mezer (*Forests are not just Swiss cheese*, volně přeloženo: Lesy jsou přece více než ementál, Liebermann a kol. 1989) vedlo ke vzniku teorie ploškové dynamiky (*patch dynamics*). Autoři v ní poukázali na plochy definované na větším prostorovém měřítku, než je prostá distribuce *gapů* v lesním porostu. Vzali v úvahu i další procesy, které se podílejí na vytváření textury lesa – např. schopnost uzavírat *gapy* růstem bočních větví, přítomnost podúrovňových jedinců či větší citlivost stromů na okrajích *gapu* způsobující jeho rozšiřování. Toto celistvé vnímání lesní textury dalo v druhé polovině 20. století vzniknout několika konceptuálním modelům lesního cyklu (např. Mayer 1989; podrobně viz seriál Igora Míchala v časopise *Živa* 1983, 1–6; [obr. 2.3.1](#)). Ve střední Evropě, zahrnující české i slovenské pralesy, se stal populárním zejména model vývojových stadií a fází (Korpeľ 1989, 1995, Míchal a Petříček, 1999).

V něm jsou fáze vývoje lesního ekosystému sdružené do třech hlavních stadií – dorůstání, optima a rozpadu. Tato stadia byla definována na základě lokální tendence v přírůstu/úbytku živé biomasy, která je úzce spjata s lokální distribucí stromů různých velikostí, potažmo tedy se specifickou porostní strukturou, jež definuje jednotlivé vývojové fáze. Slabinou těchto modelů však byla jejich volná, a tedy i rozmanitá definice, vedoucí k subjektivnímu přiřazování jednotlivých stadií a fází. Tuto nevýhodu se podařilo odstranit vyvinutím strojové klasifikační metody, založené na rozpoznávání stadií a fází pomocí umělých neuronových sítí a jejich mapováním na základě exaktně měřených, prostorově orientovaných dat (Kráľ a kol., 2010, 2014). Aplikace této metody tak pomohla popsat texturu (nejen) českých pralesů s průměrnou velikostí plošky pohybující se v poměrně úzkém rozpětí 570–800 m² ([obr. 2.3.2](#)). Výrazně větší plošky se objevují ve stadiu dorůstání, tvořícím tak tvarově komplexní matici pozorované mozaiky, a znatelně menší plošky jsou typické pro stadium rozpadu, které se naopak projevuje prostřednictvím jednoduchých izolovaných ostrůvků.



dle Korpel r. 1989

Obr. 2.3.1 Schéma velkého a malého vývojového cyklu přirozeného evropského temperátní lesa. Malý vývojový cyklus se odehrává v rámci lesa závěrečného typu - vývojově nejpokročilejším typu velkého vývojového cyklu. (Upraveno podle: Korpel, 1989.)

Tyto studie rovněž nově popsaly stadium vysoké stability (nazývané **Steady State; dynamická rovnováha**), charakterizované bohatou porostní strukturou tvořenou lokální přítomností stromů všech velikostí. Tato struktura pravděpodobně hraje v dynamice evropských temperátních lesů důležitější roli, než se dříve předpokládalo. Uvedené stadium vysoké stability, tedy „vše v jednom“, více odpovídá modernějšímu vnímání dynamiky lesa, jež se posouvá od plošně definované dynamiky k interakcím mezi jednotlivými stromy – tzv. sousedské dynamice.

Mapa vývojových stádií v Žofínském pralese po vichřici Kyrill z ledna 2007.



Obr. 2.3.2 Mapa vývojových stádií v Žofínském pralese po vichřici Kyrill z ledna 2007. Zřetelné jsou větší plochy stadia dorůstání, které vzniklo po rozpadu hlavní porostní vrstvy vlivem orkánu. Postupně jemně disturbovaný prales si však vytvořil vrstvu mladších kohort, takže ani orkán nezpůsobil vznik ploch bez nárostů dřevin. (Upraveno podle: Král et al., 2010.)

Necyklický vývoj převažuje

Celá věc s pozorovanou porostní texturou (ploškovitostí) přirozených teperátních lesů je však mnohem složitější, než by se mohlo na první pohled zdát. Výše popsaný tradiční koncept vývojových stádií a fází totiž přirozeně předpokládá jejich převládající časovou posloupnost od regenerace a růstu přes zralost a stárnutí až po rozpad a opětovnou regeneraci. Nepravidelnou mozaiku plošek v různém stadiu vývoje, která takovému pojetí odpovídá, v našich přirozených lesích skutečně nacházíme (od nich byl ostatně koncept odvozen). Je však zásadní rozdíl mezi ploškovitostí jako deterministickou („příčinnou“) charakteristikou lesa vyplývající z prostorové a časové korelace ekologických procesů na straně jedné a nepravidelným výskytem méně nebo více homogenních plošek, které mohou být výsledkem poměrně náhodných přírodních jevů (disturbancí – o biologickém dědictví disturbancí pojednává rovněž [kap. 2.2](#)), na straně druhé. Jinými slovy otázkou je, zda skutečně existuje konceptem předpokládaná časoprostorová souslednost vývojových stádií a fází. Nejnovější výsledky

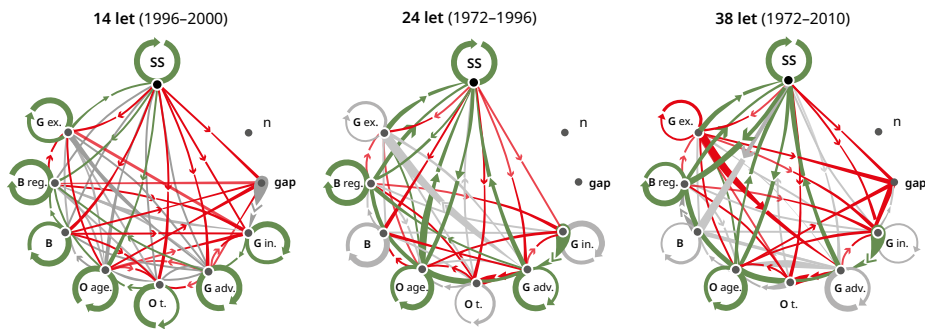
ukazují, že většinou nikoliv. Poměr pozorované souslednosti/nesouslednosti modelem předpokládaných fází totiž vychází v průměru 2 : 3 (Král et al., 2018). Znamená to, že cca 40 % plochy dlouhodobě (40leté datové řady) zkoumaných pralesních porostů se vyvíjí podle teoretické trajektorie, ale cca 60 % nikoliv. Jako poměrně předvídatelný se ukázal být pouze vývoj nejranějších fází, jež vykazují menší náchylnost k disturbancím a jejichž růst – samoproředování a stárnutí – je do jisté míry nevyhnutelný. Rozsáhlejší výskyt porostních mezer (gapů) nebo výskyt malých stromků bez současné přítomnosti dospělých stromů však ve středoevropských přirozených lesích najdeme spíše zřídka (obr. 2.3.3). Naopak ve většině přirozených porostů, bez ohledu na stanoviště, snad s občasnou výjimkou (vysoko)horských smrčín, se vyvíjí přirozené podúrovňové zmlazení ještě před rozpadem předchozí generace (obr. 2.3.4). Počet a biomasa živých stromů tedy jen málokdy poklesne k nule, a to i v lokálním měřítku. Nejranější vývojové fáze tak nejen bývají zpravidla přeskočeny, ale pokud k nim dojde, většinou pocházejí z jiných stadií než z rozpadu, což naznačuje, že jsou spíše výsledkem neočekávaných (stochastických) disturbancí než postupného rozpadu stárnoucího porostu předpokládaného konceptem lesního cyklu. Vývoj pokročilejších fází se pak v lokálním měřítku stává víceméně nepředvídatelným, protože ho s rostoucí velikostí stromů stále více určuje osud jedinců, jenž je z podstaty mnohem náhodnější (obr. 2.3.5).



Obr. 2.3.3 Porostní mezery bez starých živých stromů najdeme v přirozených temperátních lesích jenom zřídka – jako např. v Žofínském pralese po orkánu Kyrill (2007), kdy v místech, kde poryvy orkánu narážely na povrch korun, došlo k plošnému vyvrácení všech stromů v úrovni a nadúrovni. (Foto: Tomáš Vrška.)



Obř. 2.3.4 Spontánně se vyvíjející nová generace přirozeného lesa pod částečně narušeným krytem stromů hlavní úrovně v Milešickém pralese. Je zde patrná i ploškovitost zmlazení – s ohledem na dostupnost světla a v případě zmlazení smrku i vhodného substrátu pro obnovu – tedy tlejícího dřeva v dostatečně pokročilém stupni rozkladu. (Foto: Tomáš Vrška.)



Obř. 2.3.5 Dynamika střídání stadií a fází v Boubínském pralese v různých obdobích. n =žádná událost; gap=porostní mezera po distorbanci; G in.=iniciální fáze stadia dorůstání; G adv.=pokročilá fáze stadia dorůstání; O t.=stadium optima; O adv.=vrcholná fáze stadia optima; B=stadium rozpadu; B reg.=stadium rozpadu, fáze zmlazování; G ex.=stadium dorůstání, fáze dožívání; SS=stadium nejvyšší stability. Šipky vyjadřují dynamiku přechodů jednotlivých plošek do různých vývojových stadií a fází v Boubínském pralese v různých obdobích. Tloušťka šipek se zvětšuje se zvyšováním frekvence přechodu. U zelených šipek je frekvence přechodu vyšší než náhodný model, u červených naopak nižší. Z analýzy po 38 letech (schéma napravo) je zřejmé, že G adv. nejčastěji přechází do SS, a pokud v něm dojde k nějakému narušení, které vytvoří ploškovitou texturu, přechází nejčastěji do B reg. odkud se ovšem nejčastěji vrátí zase do SS. Kompletní cyklický vývoj, který by představovaly zelené šipky po obvodu je pouze menší podmnožinou jiných vý-

vojových posunů a proto nelze o dynamice přirozených temperátních lesů hovořit jako o převážně cyklické. (Upraveno podle: Král et al., 2018.)

To také dobře koresponduje s popsányými pozitivními prostorovými vazbami mezi mladšími jedinci, kteří častěji tvoří shluky. S rostoucí velikostí stromů se prostorové vazby mění v asociace náhodné až negativní (Janík et al., 2016). Pokročilé vývojové fáze s jednovrcholovou distribucí tlouštěk stromů (křivka závislosti počtu stromů na jejich tloušťce má tedy přibližně tvar zvonu; např. typická fáze stadia optima a počáteční fáze stadia rozpadu) jsou také spíše výjimečné (obr. 2.3.5, 2.3.6 a 6.3.2). Pokud se vyskytnou, bývají nestabilní a obvykle se rychle přemění v nejbližší vývojovou fázi s výskytem podúrovňových stromů. Naopak pokročilé fáze s vícevrstevnou (patrovitou) strukturou zpravidla tvoří většinu porostů a v podstatě působí jako rozcestníky různých možností dalšího vývoje, z nichž jen menší část sleduje teoreticky předpokládaný cyklus. V terminologii tohoto konceptu se nejčastěji střídá stadium vysoké stability (*Steady State*) s pokročilým stadiem dorůstání s občasnou odbočkou do stadia rozpadu a zpět – čili neustálé dorůstání po neúplném rozpadu.



Obr. 2.3.6 *Stadium optima s plným zápojem a minimální obnovou nové generace v Žofínském pralese. Tento stav netrvá dlouho (nanejvýš nižší desítky let, což není v cyklu lesa dlouhá doba) a při prvním odumření jednotlivého stromu se vytvářejí světlené podmínky pro přirozenou obnovu – tím vzniká i budoucí ploškovitost vývojových stadií a fází. (Foto: Tomáš Vrška.)*

Dynamika sousedských interakcí

Z výše uvedeného vyplývá, že ačkoli velkoplošná disturbance může vytvořit rozsáhlejší plochy se shodnou vývojovou trajektorií, nejpozději při dosažení hlavní porostní úrovně se společný vývoj kohorty (společně vyrůstající skupina stromů po-

dobného původu, věku a velikosti, typicky třeba po požáru) začíná drobit. To znamená, že různé části porostu vzniklého po větší disturbanci se z pohledu vývojového cyklu ubírají od určité fáze různým směrem. Z pohledu dynamiky tak vznikají nové autonomní plošky, často dokonce odpovídající měřítku jednotlivých vzrostlých stromů. Dynamika těchto nových plošek odpovídá síti vztahů s bezprostředním okolím (tzv. dynamika sousedských interakcí) a dalším mnohem jemnozrnějším procesům, nahromaděným během delšího období. Dlouhodobá synchronnost vývoje různých částí plochy, která v určité fázi působí jako jedno vývojové stadium, je tedy malá.

2.3.3 Dynamika tlejícího dřeva v přirozených temperátních lesích Evropy

Funkce tlejícího dřeva v lese

Začněme nebiologicky – tlející dřevo je nepochybně výrazným estetickým prvkem lesa. Často je však vnímáno negativně, jako „nepořádek“. Jenže tento „nepořádek“ tvoří základ složky lesního prostředí odlišné od té, kterou známe z hospodářského lesa. Je zdrojem druhové rozmanitosti a ekologických interakcí, které jsou absencí tlejícího dřeva na většině plochy lesů silně ohroženy. Dynamika lesního porostu spojená s odumřením stromu má dva hlavní směry:

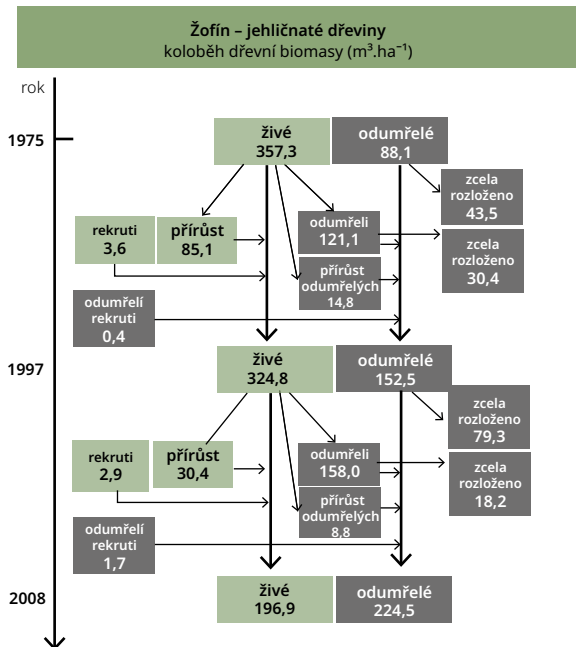
1. vyvrácení (větrem nebo pádem sousedního stromu) a zpravidla následné odumření stromu (s výjimkou listnatých dřevin nižších poloh), kdy se celý půdní profil obrátí (jako při orbě na poli) a vytváří se členitý mikrorelief, jenž zvyšuje rozmanitost podmínek pro obnovu lesa; ležící kmene způsobují svahové akumulace biologického materiálu, které zlepšují zasakování vody na svazích, a obecně mají výrazný biomechanický vliv na dynamiku lesa (Šamonil et al., 2018);
2. odumření stromu nastojato (vlivem fytopatogenů, podkorního hmyzu, kombinací s abiotickými činiteli), kdy odumřelý strom (celý nebo jeho významná část např. po odlomení koruny) zpravidla nižší desítky let stojí a následně padne jako již víceméně nahnílý.

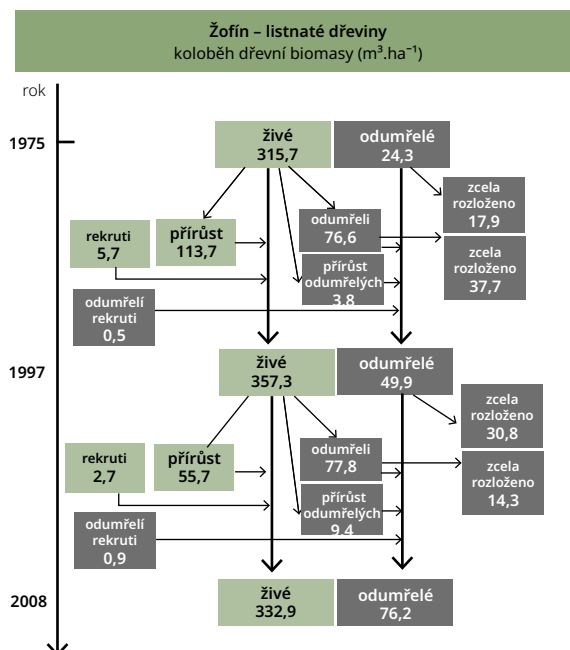
Oba procesy jsou doprovázeny do jisté míry rozdílnou sukcesní sérií organismů, které postupně osidlují povrch i vnitřek kmene – od bakterií přes lignikolní houby, mechorosty, lišejníky až po vyšší rostliny a živočichy (Holec et al., 2020, Lepinay et al., 2021 atd.).

Zároveň se zejména ležící tlející kmene stávají nádržemi na vodu – na rozdíl od živých stromů fungujících jako pumpy (v rámci transpirace) se v tlejícím dřevě voda akumuluje tím, jak je dřevo rozkládáno houbami a bakteriemi. Nahromaděná voda je účinnou klimatizací – ve dne ochlazuje a v noci zahřívá vnitroporostní mikroklima (tedy hlavně v prostoru mezi povrchem půdy a spodními okraji korun). Tlející dřevo představuje rovněž zdroj živin (např. uhlíku a dusíku), jež se při rozkladu dřeva dostávají jak do půdy pod tlejícími kmeny, tak do ovzduší.

Kolik dřeva v pralesích roste a tleje

V nižších horských polohách se ve středoevropských podmínkách nachází přibližně 700–800 m³ dřeva na hektar. Na analýze ze Žofínského pralesa ([obr. 2.3.7](#)) vidíme, že celkový objem dřeva (součet jehličnatých a listnatých dřevin) v letech 1975, 1997 a 2008 dosahoval hodnot 785, 884 a 831 m³/ha (srovnej s [kap. 2.2](#)). Tlející dřevo v uvedených letech zaujímal 14, 23 a 36 % z celkového objemu dřeva v lokalitě. Tento příklad ilustruje, jak dynamickým ekosystémem je přirozený les. Výkyv celkového objemu dřeva v lokalitě není nijak zásadní a představuje jistou ustálenost v celkové bilanci dřeva na určitém typu stanoviště. Naopak nárůst podílu tlejícího dřeva vůči objemu dřeva živých stromů ukazuje na velmi dynamické změny uvnitř ekosystému. Prales nebyl delší dobu silněji disturbován (naposledy koncem 19. století – Šamonil a kol., 2013) a narůstala v něm zásoba živého dřeva, přičemž menší množství odumřelých stromů průběžně tlelo a netvořilo nijak velký podíl. Několik menších disturbancecí mezi lety 1975 a 1997 způsobilo skupinové odumírání smrku, přičemž souběžně odumíraly staré jedle (nárůst tlejícího dřeva jehličnanů na 152,5 m³/ha). V roce 2007 udeřil v Žofínském pralesu orkán Kyrill a výrazným způsobem ovlivnil populaci smrku (jedle se svým mizivým zastoupením zde nehraje roli), neboť během jednoho dne došlo k výraznému nárůstu tlejícího dřeva smrku, a to tak, že ho bylo v pralesu více než dřeva živého (196,9 m³ živého versus 225,5 m³ mrtvého dřeva na hektar). Proti tomu je evidentní jenom mírný vliv orkánu na celkovou populaci listnatých dřevin (kde zcela dominuje buk, i když i ten byl orkánem Kyrill zřetelně disturbován).





Obr. 2.3.7 Dynamika změn objemu živého i tlejícího dřeva v Žofínském pralesi v období 1975–2008. (Zdroj: orig. Petra Doleželová, 2010.)

Všimněme si ještě přírůstu u listnáčů (buku). V období let 1975-1997 činil přírůst $113,7 \text{ m}^3$ na hektar, průměrně tedy $5,1 \text{ m}^3$ na hektar a rok. V období 1997-2008 to bylo $55,7 \text{ m}^3$ na hektar, tzn. $5,06 \text{ m}^3$ na hektar a rok. I přes různé disturbanční události rozestě po ploše pralesa se ve větším prostorovém měřítku tyto události zprůměrují a prales se může jevit jako stálé, kontinuálně se vyvíjející společenstvo. Proto je v ekologii vždy zásadním atributem interpretace dat prostorové měřítko.

Variabilní doba tlení

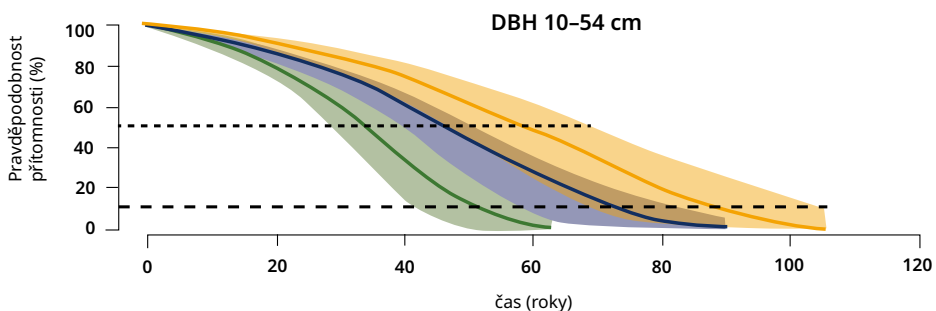
Délku tlení není lehké zobecnit. Závisí na mnoha proměnných. Jsou to:

- *variabilita podmínek prostředí* – mezoklima a makroklima určité oblasti, (ne)ovlivnění stanoviště vodou, orientace svahu atd.;
- *poloha kmene při tlení* – leží na zemi převážně v kontaktu s půdou, tleje ve vzduchu zavěšen na jiném kmeni, tleje ve vodoteči;
- *druh dřeviny* – fyzikální a chemické vlastnosti dřeva;
- *velikost kmene* – výčetní tloušťka, délka, objem;
- *příčina odumření stromu* – vývrát živého stromu, odumření nastojato vlivem samo-proředování nebo působením houbové infekce, podkorního hmyzu apod.

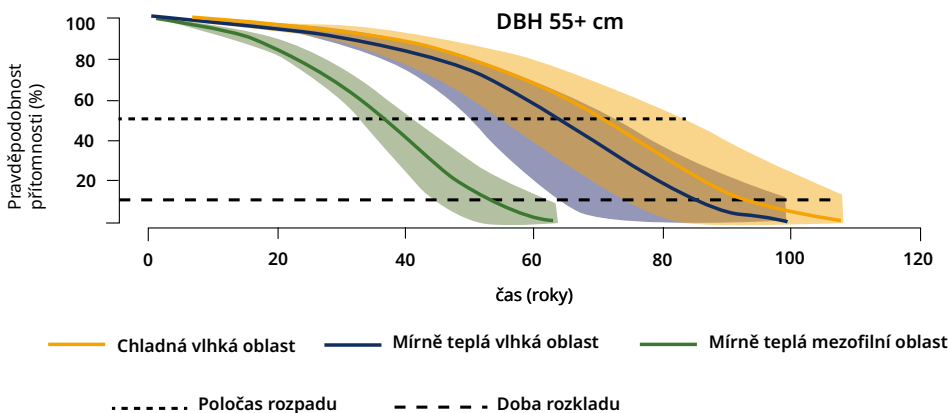
Kombinace těchto proměnných vede k velmi variabilní délce tlení. Na základě analýzy mnoha tisíc tlejících kmenů, měřených třikrát až čtyřikrát po dobu více než

40 let, bylo možno vypočítat průměrné délky tlení se zohledněním hlavních proměnných (tab. 2.3.1, obr. 2.3.8 a 2.3.9). Pro představu jsou uvedeny pouze souhrnné hodnoty podle jednotlivých druhů dřevin. I tak je patrné, jak zásadně ovlivňuje délku tlení hlavní vnitřní faktor – tloušťka kmene a hlavní vnější faktor – klima.

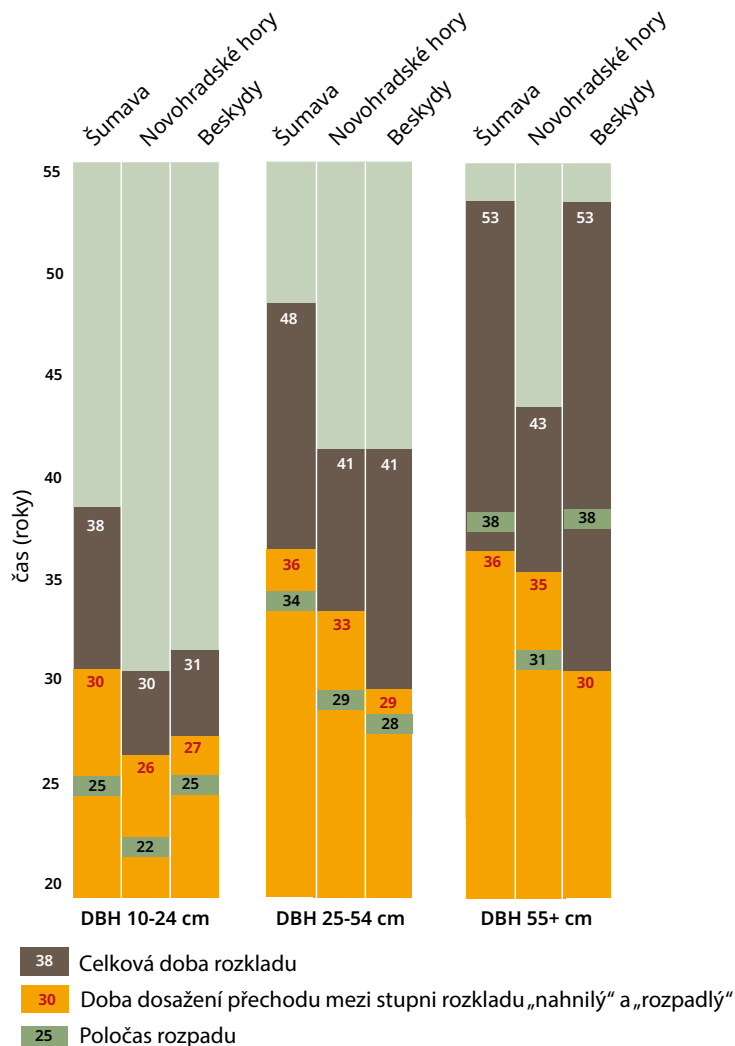
a)



b)



Obr. 2.3.8 Délka tlení jedle v různých mezoklimatických podmínkách. Příčina odumření všech stromů je stejná – vývrát živého stromu. Doba rozkladu se odvozuje od pravděpodobnosti přítomnosti tlejících kmenů, resp. jejich zbytků, v lokalitě – proto je odečítána na úrovni 10 %. Tzn. tam, kde kde černá linie „Doba rozkladu“ protíná barevné silné linie, můžeme konstatovat, že to je průměrná doba tlení jedle v určitém tloušťkovém intervalu a určitém mezoklimatu s tím, že v lokalitě se ještě mohou nacházet části (zbytky) 10 nebo méně procent opakovaně měřených kmenů. Oranžové pásmo = Šumava, modré pásmo = Beskydy, zelené pásmo = Novohradské hory. (Upraveno podle: Přívětivý et al., 2018.)



Šumava – chladná vlhká oblast

Beskydy – mírně teplá vlhká oblast

Novohradské hory – mírně teplá mezofilní oblast

Obr. 2.3.9 Délka tlení buku ve třech mezoklimaticky rozdílných regionech a třech tloušťkových stupních. Hranice mezi oranžovým a hnědým pásmem představuje průměrnou dobu dosažení přechodu mezi stupni rozkladu nahnilý/rozpadlý – tedy nejvýznamnějšího hotspotu biodiverzity na tlejícím dřevě. Zelené hodnoty jsou poločasy rozpadu a bílé hodnoty průměrné doby tlení s tím, že na lokalitě se ještě mohou nacházet části (zbytky) 10 nebo méně procent opakovaně měřených kmenů. (Upraveno podle: Přívětivý et al., 2016.)

Tab. 2.3.1 Délka tlení listnatých dřevin v lužních lesích střední Evropy. (Upraveno podle: Vrška et al., 2015.)

Druh / tloušťkové třídy *	Délka tlení (roky)		Doba dosažení stupně rozkladu „rozpadlý“ (roky)	
	Poločas rozpadu **	Kompletní rozklad ***	50 % kmenů	90 % kmenů
<i>Acer campestre</i>				
Třídy 1–2	20	29	17–18	27–28
Třída 3	22	33	18	28
Třídy 4+	24	39	18	33
<i>Carpinus betulus</i>				
Třídy 1–2	16	24	13	21
Třídy 3–5	22	36	16	27
Třídy 6+	22	37	15–16	27
<i>Fraxinus angustifolia</i>				
Třídy 1–2	19	25	6	19
Třídy 3–7	28	39	22	33–34
Třídy 8+	27	42	21	38–39
<i>Quercus robur</i>				
Třídy 1–2	26	43	24–25	43
Třídy 3–6	31–32	51	29–30	49–50
Třídy 7+	44	73	28	58
<i>Ulmus sp.</i>				
Třídy 1–2	17	23	15–16	20
Třídy 3–6	19	29	16	25
Třídy 7+	17	24	15	22
Všechny druhy				
<i>Acer campestre</i>	22	34		
<i>Carpinus betulus</i>	21	34		
<i>Fraxinus angustifolia</i>	26	40		
<i>Quercus robur</i>	35	62		
<i>Ulmus sp.</i>	19	28		

* Tloušťková třída 1–2 = průměr 10–24 cm; t. třída 3–5 = 25–54 cm, atd.

** Poločas rozpadu znamená, že 50 procent ležících kmenů v příslušné kategorii je stále přítomno (znamená to rovněž, že 50 procent ležících kmenů je rozloženo).

*** Kompletní rozklad znamená, že jen 10 procent ležících kmenů v příslušné kategorii je stále přítomno (tzn., že 90 procent ležících kmenů je rozloženo).

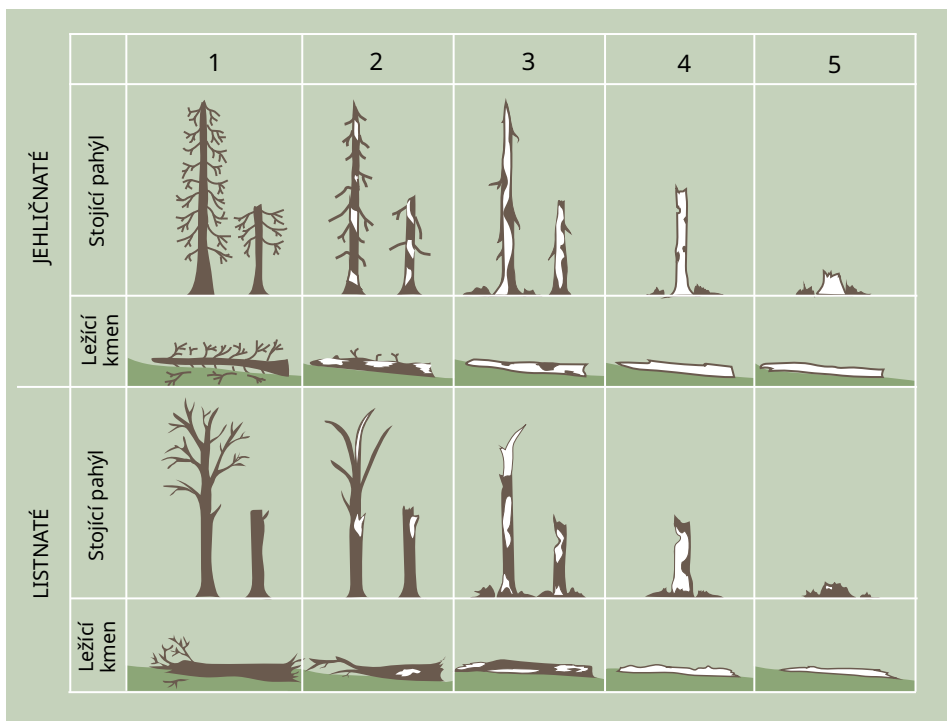
Pro hodnocení průběhu tlení a odvození např. sukcesních sérií různých organismů postupně kolonizujících tlející dřevo potřebujeme nějakou stupnici, abychom dokázali kontinuální proces popsat a umístit jej do časového rámce. Používá se řada indikátorů průběhu tlení – např. změna hustoty dřeva. Dosud však nebyla žádná exaktní metoda natolik dopracována, aby mohla být univerzálně uplatněna. Proto se stále využívají popisné metody jednotlivých stupňů rozkladu dřeva – schémata postupného rozkladu s popisem vlastností dřeva, postupné ztráty kůry, ubývání řádů větví, změny tvaru apod. (obr. 2.3.10). Samozřejmě existuje více stupnic, některé sestavené specificky na základě např. monitorování mechorostů a hub nebo jiné, zohledňující spíše fyzikální a chemické vlastnosti dřeva. Při dlouhodobém výzkumu pralesů v České republice se od roku 1972 používala třístupňová klasifikace (tvrdý, nahnílý, rozpadlý), v některých ohledech byla ale příliš zjednodušená. Z důvodu sjednocování metodických postupů v rámci mezinárodní vědecké spolupráce je upřednostňována pětičlenná stupnice ForestGEO (*The Forest Global Earth Observatory Network*, více na <https://forestgeo.si.edu/>; obr. 2.3.10).

Podívejme se blíže na dominantu řady evropských pralesů – buk. Analýza 4 620 tlejících bukových kmenů sledovaných desítky let ukázala statisticky průkazný rozdíl v délce tlení podle tloušťky kmene a klimatu (obr. 2.3.9). Z porovnání Šumavy, Novohradských hor a Beskyd vyplynulo, že tlení nejrychleji probíhá v oblasti Novohradských hor, a to ve všech tloušťkových kategoriích. Novohradské hory jsou teplotně velmi blízké Beskydům (na rozdíl od chladnější Šumavy), ale srážkově chudší (cca 800 mm/rok, zatímco v Beskydech více než 1 100 mm/rok). Není tedy pravdou, že čím je v lese vlhčeji, tím rychleji se dřevo rozkládá. Za optimum je považováno cca 70 % hmotnostní vlhkosti. Dřevo rozkládají především lignikolní houby a bakterie a novohradské klima jim svědčí nejlépe, neboť i jejich druhové složení je zde pro rozklad dřeva nejlepší ze sledovaných oblastí (Baldrian a kol., 2016).

Prostorová distribuce tlejícího dřeva

Nejenom délka tlení, ale i rozmístění tlejícího dřeva v prostoru má určitou zákonitost. Ve středoevropských podmínkách převažují na většině plochy lesa disturbance menšího rozsahu (zpravidla do 0,05–0,07 ha, viz kap. 2.3.2) s hlavními faktory větrem a ledovkou, následované ve vyšších polohách se smrkem nástupem kůrovcovitých. Jejich působením se strom buď vyvrátí a přitom s sebou strhne několik dalších stromů, nebo poškozené stojící stromy odumřou sekundárním vlivem kůrovcovitých a padají až za 10–30 let. Tím vznikají porostní mezery (gapy), s častými skrumážemi více kmenů. Při plošných disturbancích většího rozsahu, jaké známe z horských smrčín, vznikají i větší souvislé plochy s tlejícím dřevem. Typickou distribuci tlejícího dřeva ilustruje obr. 2.3.11. Na příkladu z Boubínské pralesa si můžeme ukázat shlukovitou distribuci tlejícího dřeva (levá část obrázku), která dobře reprezentuje dlouhodobou dynamiku porostních mezer smíšeného horského lesa. V porovnání s měřítkem mapy je jasné, že jde o plošky menší než 1 ha, a tudíž také interpretace musí odpovídat měřítku. Hnědočervené plošky sice mají potenciální objem tlejícího dřeva přes 1 300 m³/ha, ale jde o lokální hodnoty na malé ploše, takže reálný hektarový objem tlejícího dřeva na úrovni porostu je menší. Mapa změn

za období let 1972–1996 ([obr. 2.3.11](#) vpravo) ukazuje dynamiku rozkladu, ale i nárůstu tlejícího dřeva za 24 let. Opět je patrná shlukovitost jak v případech úplného rozkladu, tak ve vzniku nových porostních mezer s většími objemy tlejícího dřeva. Je zřejmé, že ve sledovaném období nedošlo k žádné disturbanci na ploše větší než 1 hektar. To neznamená, že by zde nemohly být – dne 29. října 2017 se Boubínským pralesem prohnal orkán Herwart a způsobil velmi silné polomy.



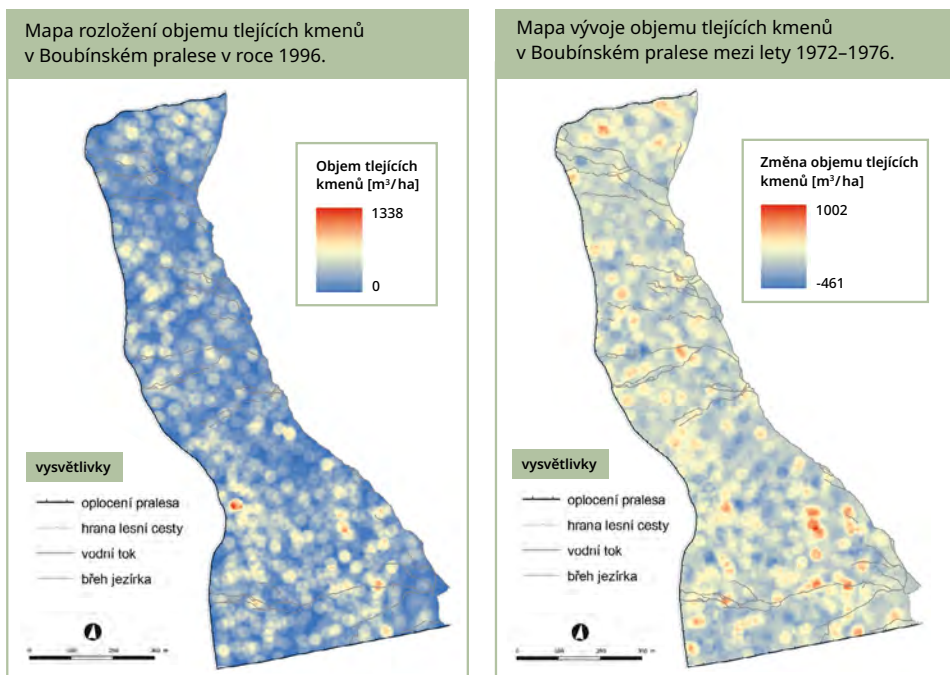
Obr. 2.3.10 Stupně rozkladu tlejícího dřeva, používané k hodnocení procesu tlení v globální výzkumné síti ForestGEO. (Zdroj: orig. Vrška, 2016.)

Tlející dřevo a biodiverzita

Důležitým údajem z hlediska biodiverzity je doba dosažení přechodu stupňů rozkladu nahnilý/rozpadlý. V této fázi tlení dosahuje diverzita různých organismů nejvyšších hodnot, proto jsou tato rozkladová stadia považována za ohniska (hot-spots) biodiverzity na tlejícím dřevě. Z [obr. 2.3.9](#) je také zřejmé, že čím silnější je kmen, tím delší je trvání posledního stadia rozkladu, zjednodušeně označovaného jako „rozpadlý“. V tomto stadiu již dochází k narušení celistvosti buněčných stěn a stavba kmene se hroutí (kmene „sedají“).

Abychom se mohli rozhodnout, jak ponechávání dřeva k zetlení podpořit, potřebujeme znát nároky organismů na tlející dřevo. Od toho můžeme odvodit v jakém množství, v jakých tloušťkových dimenzích, v jakém druhovém složení a v jakém pro-

storovém měřítku dřevo k zetlení vlastně ponechat. Jako hlavní deštníkové skupiny organismů pro ochranu biodiverzity na tlejícím dřevě se zpravidla uvádějí saproxylický hmyz a lignikolní houby. Na základě syntézy publikovaných případových studií sestavili Jörg Müller a Rita Bütlerová (2010) přehled odvozených nebo navržených minimálních prahových hodnot objemu tlejícího dřeva pro hlavní typy lesů ve střední Evropě: 30–50 m³/ha pro nížinné dubo-bukové lesy, 30–40 m³/ha pro smíšené horské lesy a 20–30 m³/ha pro lesy vysokých pohoří. Jde o množství považované za minimum pro přežití populací jednotlivých skupin organismů, a proto by mělo být bráno v potaz i v hospodářských lesích. Asi nepřekvapí, že navazující studie (Gössner a kol., 2013), která je zaměřena na buk, doporučuje ponechávat zejména kmeny s výčetní tloušťkou nad 50 centimetrů. Souběžně je třeba zajistit výskyt všech stupňů rozkladu, protože různé skupiny organismů upřednostňují různá rozkladová stadia – jde tedy zároveň o kontinuitu přísunu tlejícího dřeva.



Obr. 2.3.11 Prostorová distribuce tlejícího dřeva na příkladu Boubínského pralesa. Vlevo je zachycen statický stav v roce 1996. Z něj je zřejmé, že tlející dřevo je distribuováno ve shlukovitých formacích. Pravá část obrázku ukazuje dynamiku změn za 24 let, kde jsou patrné disturbance maloplošného rozsahu – tedy opět vznik shlukovitých kumulací tlejícího dřeva. (Upraveno podle: Adam et al., 2011.)

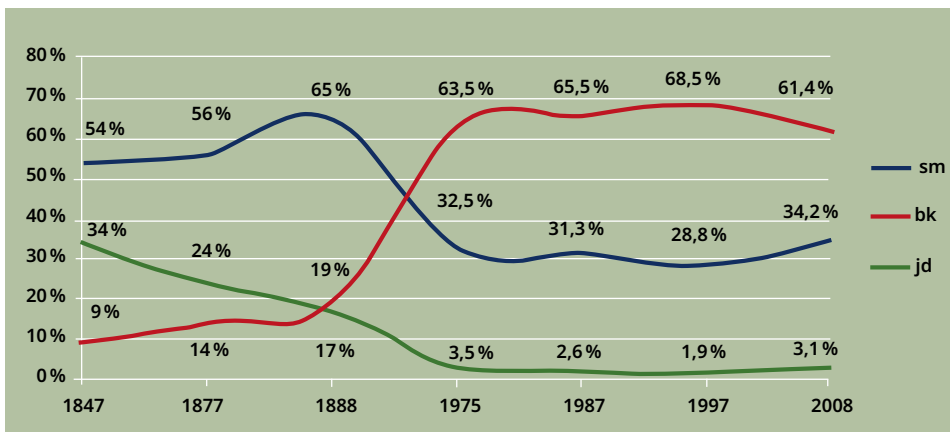
Důležité je také to, které druhy dřevin tvoří skladbu tlejícího dřeva, neboť mezi na ně vázanými organismy najdeme řadu specialistů, kteří např. nemohou využít jehličnaté

dřeviny místo listnatých a naopak (třeba velmi vzácný brouk kornatec velký – *Peltis grossa* –, vázaný na tlející jedlové a smrkové dřevo napadené chorošovitou houbou troudnatcem pásovaným – *Fomitopsis pinicola*). Některé druhy jsou striktně monofágní, jako např. tesařík *Pogonocherus ovatus* vázaný svým vývojem výhradně na jedli.

A právě jedle si zaslouží větší pozornost. V současnosti naše pralesy nabízejí hojnost tlejícího dřeva jedle (obr. 2.3.7 a 2.3.12) – jde o všechny rezervace ve středních polohách s výskytem smíšeného lesa. Jenže zároveň dochází (nejen v České republice, ale i v jiných lokalitách v Evropě) k silnému poklesu zastoupení jedle v pralesovitých rezervacích (Vrška et al., 2009). Tento trend je natolik výrazný, že dnes můžeme s pravděpodobností hraničící s jistotou tvrdit, že tím vzniká extinkční dluh organismů vázaných výhradně na tlející dřevo jedle a tyto organismy budou přibližně za 50 let na pokraji vyhynutí. Příkladem budiž Žofínský prales, kde zastoupení jedle plynule klesá posledních téměř 200 let (Pícha, 2012, obr. 2.3.13). Je tedy třeba začít přemýšlet o tom, jak nahradíme pomalu mizející tlející dřevo jedle. Do pralesovitých rezervací bychom zasahovat neměli – a to ani uvolňováním pomístního zmlazení jedle výřezem buku, abychom vypěstovali novou generaci stromů, která se jednou stane tlejícím dřevem. Spontánní vývoj dnes poskytuje cenné informace o jiných otázkách fungování lesa a máme ho na velmi malé ploše. Je načase zamyslet se nad tím, zda jsme schopni se pustit do obnovního managementu jedle např. v ochranných pásmech našich rezervací. Následováním příkladem budiž výsadba jedlí v ochranném pásmu pralesovité rezervace Polom v Železných horách – přesně z výše uvedených důvodů. Pěstebními postupy dokážeme jedli vypěstovat rychleji do potřebných rozměrů a potom ji v ochranných pásmech ponechat k zetlení, a poskytnout tak populacím ohrožených druhů organismů refugium i mimo hranice rezervace. Totéž ještě více platí pro národní parky a jejich zóny soustředěné péče. Je to nová otázka a také výzva.



Obr. 2.3.12 Akumulace tlejícího dřeva jedle v temperátním přirozeném lese – prales Salajka. Jedle zde nemá nástupnickou generaci. (Foto: Tomáš Vrška.)



Obr. 2.3.13 Vývoj dřevinné skladby v Žofínském pralesi. Zcela zřetelná je dlouhodobá záměna jedle bukem a z ní plynoucí narůstající extinkční dluh organismů vázaných výhradně na tlející dřevo jedle. (Upraveno podle: Pícha, 2012.)

2.3.4 Příklady využití „tvořivých sil přírody“ v praxi pěstování lesů

Rozdílná obnovní plocha a biodiverzita v přirozených a hospodářských lesích nižších poloh

Na rozdíl od horských poloh se v nížinných polohách střední Evropy nezachovaly pralesy v užším pojetí, neboť nížinné polohy, a to včetně lesů, byly člověkem více využívány, a tudíž spoluvytvářeny řádově od období mezolitu (tedy od poslední doby ledové). Dnešní rezervace nížinných lesů jsou porosty pralesovitého charakteru, které byly druhotně ponechány samovolnému vývoji poté, co v nich člověk z různých důvodů opustil dřívější hospodářské využívání. I proto býval výzkum zacílený na využití přírodních procesů v pěstování lesů spíše sporý a začíná přibývat až nyní (Schütz a kol., 2016). Jedním z důvodů byla také absence plnohodnotně rozvinuté disturbanční dynamiky spojené s rozpadem dřevinného patra v různých prostorových a časových měřítkách. Dnes jsme však svědky naplno se rozbíhajícími disturbančními procesy i v lesích nižších poloh, které se projeví po 70–80 letech od ponechání porostů samovolnému vývoji. A nejdůležitější je, že to platí jak pro nížinné lužní lesy (obr. 2.3.14), tak pro teplomilné doubravy i dubohabřiny (obr. 2.3.15).

Jak zjistil Jean-Philippe Schütz a jeho spolupracovníci (2016), v přírodním smíšeném listnatém lese nacházíme na rozdíl od běžného hospodářského lesa velmi odlišný druh a formu obnovy porostu, která je v podstatě řízena náhodně (poruchami/disturbancemi a sekundárně chorobami, kalamitou hmyzu apod.) a stárnutím. Žádný z těchto procesů není plně reprodukovatelný ani není klíčový z hlediska naplnění po-

žadavků společnosti na hospodářský les. Hlavním záměrem zodpovědného a efektivního hospodaření v lesích je najít takové procesy, které nejlépe dosáhnou cílové druhové směsi, růstového potenciálu a vysoce kvalitních forem (vlastností) kmene a přitom naplní co nejvíce mimoprodukčních funkcí. Pokud se zaměříme např. jenom na zdravotní stav hospodářských porostů, je zřejmé, že lze podstatně zkrátit životní cyklus iniciováním procesu obnovy porostů vhodnou volbou obnovního postupu v okamžiku dosažení zralosti stromu (např. cílové tloušťky v nepasečném hospodaření) – tedy mnohem dříve než v přirozeném lese –, a pracovat tak se stabilnějšími a zdravějšími porosty. V důsledku toho, pokud se jedná o trvalost a udržitelnost hospodaření, je podíl lesní plochy v obnově 2,7–3,6krát vyšší v nepasečně obhospodařovaných lesích než v pralesovitých porostech, protože existuje přímý vztah mezi trváním hospodářského cyklu a potřebnou obnovou. Vzhledem k tomu, že proces obnovy lesa je nejzajímavější i s ohledem na přítomnost typických znaků biotopů (největší variabilita světelných, vlhkostních a teplotních podmínek), může být právě kratší životní cyklus v nepasečném hospodářském lese považován za jeden z klíčových nástrojů k udržení biologické rozmanitosti v kulturní krajině – pokud je správně aplikován a zacílen i na podporu biodiverzity. To ovšem neznamená, že by se při hospodaření neměla věnovat pozornost biotopovým stromům a jejich cílenému ponechávání.



Obr. 2.3.14 *Disturbance v lužním přirozeném temperátním lese. Po desítkách let od okamžiku ponechání samovolnému vývoji se disturbanční dynamika začíná rozbíhat naplno – prales Cahnov. (Foto: Tomáš Vrška.)*

Při obnově v hospodářském lese obecně platí, že v porostních mezerách (gapech, kotlících a jiných maloplošných obnovních prvcích) s dostatečným množstvím

světla jsou vhodnější podmínky pro obnovu listnatých dřevin s většími nároky na světlo na rozdíl od obnovy jednotlivých stromů pod krytem mateřských stromů. Pokud jde o odvození velikosti takových obnovních prvků, v regionech s relativně méně častými plošnými disturbancemi (jako v případě nižších poloh střední Evropy) probíhá obnova v pralese obvykle v poměrně malých porostních mezerách. Zde je velikost mezery určena převážně náhodou a není založena na poskytnutí optimálních podmínek pro vývoj nové generace ani na její budoucí stabilitě. Pro srovnání uvádíme, že zdravá, funkční a přirůstající lesní kultura má optimalizovány světelné podmínky podle potřeb cílových druhů stromů. Tyto podmínky mohou být částečně naplněny při větších než průměrných rozlohách přirozených mezer (gapů), které nalzáme v přírodě, což přináší dobrý tvar a stabilitu nových kohort stromů (Schütz, 2002). Praktické zkušenosti dobře odpovídají podmínkám s optimální rozmanitostí světla – ty nalzáme na ploškách v rozmezí 0,07–0,14 hektaru (Coates a Burton, 1997), přičemž pro obnovu druhů náročnějších na světlo (např. duby) je větší než průměrnou hodnotou např. 0,2–0,3 hektaru. Prostřednictvím rozdílných velikostí porostních mezer vhodných pro obnovu se dají regulovat a upřednostňovat různé druhy nebo směsi dřevin, což může také přispět ke zvýšení biologické rozmanitosti.



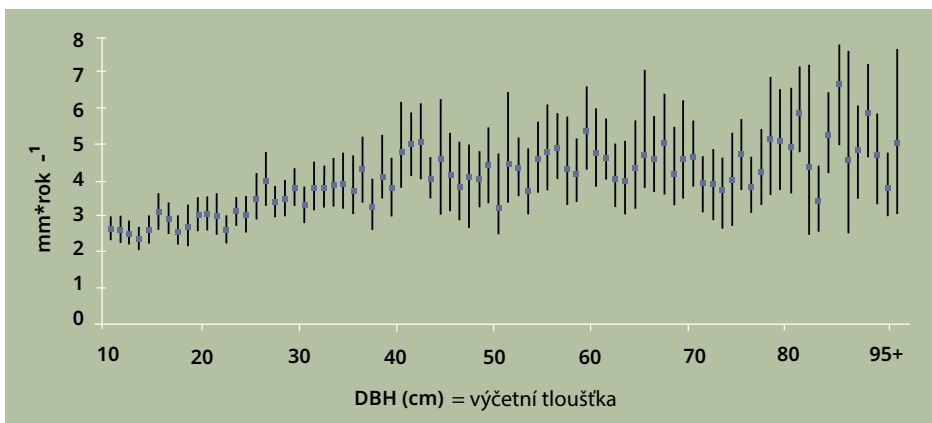
Obr. 2.3.15 *Disturbance v suché dubohabřině. Původně převážně pařezina ponechaná od 50. let 20. století samovolnému vývoji se začíná rozpadat vlivem ledovky, a vzniká tak nové druhové a prostorové uspořádání lesa, které je pro nás zatím neznámé. Přírodní zóna NP Podyjí. (Foto: Tomáš Vrška.)*

V současné době je heterogenita lesa jako celku, stejně jako vnitřní strukturní rozmanitost, důležitým cílem hospodaření (Buongiorno a kol., 1994). Ten však nemohou naplnit standardní, plošně rozsáhlejší pasečné postupy hospodaření, pro které je nevhodnější struktura právě ta nejjednodušší. Heterogenita znamená v první řadě vyloučit použití stejného postupu a prostorového uspořádání obnovy na velkých plo-

chách a zaměřit se pouze na minimální přijatelnou (diferencovaně pro jednotlivé dřeviny podle jejich nároků na světlo) velikost mezery / obnovované plochy. Kombinace malých a větších mezer pružným způsobem se jeví jako dobrý přístup k posílení rozmanitosti lesních porostů – naplňuje jej např. jedna z forem nepasečného hospodaření – Dauerwald, který využívá tzv. *free style* pěstební techniku. Takto lze kombinovat dostatečnou produkční funkci hospodářského lesa s udržením biologické rozmanitosti vázané na maloplošně mozaikovitě disturbovaný přírodní les.

Může být buk „vychováván“ samoproředováním?

Vývoj buku od semenáčku po starý mohutný strom není plynulý. Probíhá ve vlnách, kdy určitá kohorta na dané ploše odrůstá (Janík et al., 2018). Přitom však má každý odrůstající strom k dispozici stále stejné místo. Logicky musí docházet k odumírání jedinců, kteří už nevydrží stres plynoucí z natolik malého prostoru a z natolik malého přísunu slunečního záření, vody apod. Odumírání v kohortě probíhá několik málo let a stromy následně výrazně zrychlí svůj přírůst (obr. 2.3.16), protože mají k dispozici nový volný prostor vedle sebe. Nyní jde o to, který z nich ho nejlépe a nejrychleji využije. Z grafu je zřetelně vidět, při jakých tloušťkách stromy přírůst postupně snižují (např. ve 12–13 cm, 24 cm atd.), kdy proběhne vlna odumírání a jak přeživší buky následně reagují zvýšeným světlostním přírůstem, tedy výrazným zvýšením šířky letokruhů v 16 cm, 26 cm atd. (Janík a kol., 2018). Tento efekt lze uplatnit při výchově bukových porostů v hospodářském lese – volbou vhodného načasování výchovných zásahů (probírek), které budou respektovat přirozenou růstovou dynamiku, a tudíž nejlépe a nejlcaciněji využijí růstový potenciál buku. Podobně lze poznatky přenést i do intenzity probírek podle toho, jaké procento jedinců v jednotlivých vlnách odumírá – přesně to jsou principy postupů přírodě blízkého hospodaření v lesích. Jeho cílem není vizuálně napodobovat strukturu přirozeného lesa, ale poznat a respektovat přirozené vývojové procesy a tvořivě je začlenit do hospodaření. Tomu v pěstování lesů obecně říkáme využití biologické automatizace.



Obr. 2.3.16 Graf přírůstu buku v pralesovité bučině je zřetelně odvislý od vln samoproředování. (Upraveno podle: Janík et al., 2018.)

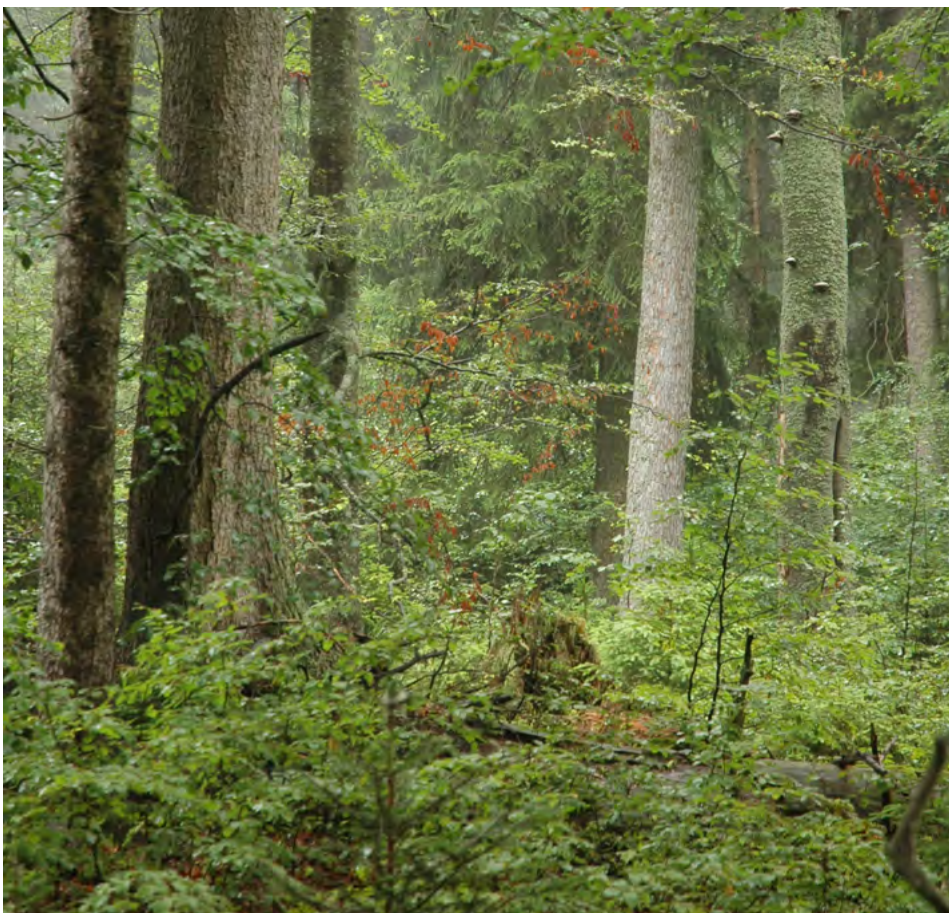
Ukázkovým příkladem je opět poznatek z dynamiky pralesní bučiny – jde o funkci samoproředování porostu, jak jsme výše popsali, tentokrát však u slabých stromů v růstové fázi mlazin. Zde mají buky tloušťku 4–6 centimetrů v průměru. Když dosáhnou přibližně 7–8 centimetrů, dochází k silné vlně samoproředování (Janík a kol., 2016), stromy mění své prostorové uspořádání ze shlukovitěho k pravidelnějšímu atd. Otázka zní, jestli lze tento proces plnohodnotně využít v lesním hospodářství. První prořezávky při průměru kmínků přibližně 4 centimetry jsou totiž velice drahé – musí se odstranit velké množství stromů, dřevo zůstává na místě k zetlení, jde tedy o značnou investici do budoucna. Ptáme se, zda proces samoproředování buku v této tloušťce přežijí jedinci s kmeny tvárnými pro další hospodaření – s rovným průběžným kmínkem s nepoškozeným terminálem (poškození vrcholového růstu způsobuje rozdělení kmene, a tedy významné snížení budoucí kvality dřeva i stability porostu).

Dnes známe jen částečnou odpověď: potenciální využití samoproředování ve vlně výčetních tlouštěk 10–12 centimetrů bylo studováno v pralesovité rezervaci Žofínský prales (Homola, 2019). Kvalitativně byly hodnoceny stromy, které v této vlně samoproředování přežily a získaly nový růstový prostor. Se zvyšujícím se štíhlostním kvocientem stromy vykazovaly lepší tvar kmene (rovný kmen v důsledku rychlého růstu) a lepší nasazení větví, tedy úhel nasazení větví byl ostrý a menší než u jedinců s klesající hodnotou štíhlostního kvocientu. Jedinci s nejnižším štíhlostním kvocientem naopak měli již nejnižší větve nasazené ve vysokém úhlu (až 90 °) a vykazovali výrazný plagiotropní růst. Postupně se z nich stávali podúrovňoví jedinci. Stromy s nejvyšším štíhlostním kvocientem zvyšovaly úhel nasazení až u nejvyšších větví, což je pravděpodobně dáno postupným získáváním dominantní pozice. Navíc bylo zjištěno, že od tloušťkového intervalu 45–74 milimetrů začíná převažovat větší počet stromů v okolí stromů s vysokým kvocientem, což může znamenat, že jedinci v okolí těchto stromů působí pozitivně na jejich výchovu – jsou to stromy, které přežily první vlny samoproředování a nyní jsou schopny (a část z nich bude schopna i nadále) dlouhodobě přežít v podúrovni. Je tedy zřejmé, že efekt samoproředování je potřebné experimentálně vyzkoušet v provozních podmínkách.

Stadium vysoké stability a maloplošná mozaikovitost – předobraz pěstování lesa ve středních polohách Evropy

V [kap. 2.3.2](#) bylo popsáno, jak se přirozené temperátní lesy vyvíjejí v prostoru a čase, tedy jak funguje plošková dynamika (*patch dynamics*), kdy každá ploška reprezentuje některé ze čtyř hlavních vývojových stadií (stadium dorůstání, optima, rozpadu a vysoké stability). Důležitým zjištěním studie, jež dlouhodobou dynamiku smíšených středoevropských pralesů popsala (Král a kol., 2018), je role tzv. **stadií vysoké stability (*Steady State*), které ve smíšených smrko-jedlo-bukových pralesích zaujímá i plošně důležité postavení.** Chceme-li totiž při pěstování lesů ve zvýšené míře využívat přírodní procesy, a tak např. částečně šetřit náklady na drahé vstupy v podobě výchovných zásahů v raných růstových fázích lesních porostů, měli bychom přijmout skutečnost, že přirozený les se nevyvíjí v souvislých plochách – zde procesy někdy začínají (např. po disturbanci větrem nebo ledovkou v různých velkých porostních mezerách), ale nesynchronní vývoj jednotlivých fází tyto plochy postupně dělí do mikroplošek až do úrovně jednotlivých stromů. Pro přírodní lesy sestávající z tzv. **hercyn-**

ské směsi platí, že popsané stadium vysoké stability zaujímá více plošek v prostorové mozaice lesa blížili se poměr jehličnaté a listnaté složky 1 : 1 (Král et al., 2014).. Termín hercynská směs se v lesnictví používá pro smíšené porosty smrku, buku a jedle, které jsou v pohořích vysokých cca 700 – 1 100 m nad mořem, v oblasti středoevropských vrchovin a nižších horských poloh. Např. prales Salajka v Beskydech je převážně bukový s menší příměsí jedle a smrku, proto dochází i k nižší frekvenci přechodů do a ze stadia vysoké stability než v Žofínském pralesi, kde je oproti Salajce donedávna býval vyšší podíl smrku (který je disturbován častěji plošně – ve skupinách). Zcela dominantní je potom tento stav v Boubínském pralesi, kde je ze tří jmenovaných pralesů největší podíl smrku a příměs jedle a buku i tam tvoří víceméně stejně významnou dominantu jako smrk (na rozdíl od Salajky, kde buk zcela převažuje).



Obr. 2.3.17 Stadium nejvyšší stability (Steady State) v přirozeném temperátním pralesi jako předobraz plnohodnotného využití výběrných principů v hospodářských lesích, složených ze stín snášejících dřevin – Milešický prales. (Foto: Tomáš Vrška.)

Poznatky z těchto pralesních rezervací nám poskytují jasný návod, jak pěstovat les v nižších a středních horských polohách: jednotlivě smíšený, strukturně diverzifikovaný, s účastí buku, jedle a smrku (obr. 2.3.17 a 2.3.18). Účast jedle můžeme pěstebními zásahy zvýšit na úkor smrku ohroženějšího klimatickou změnou. Je však třeba přejít k výběru jednotlivých mytně zralých stromů a neuplatňovat plošně uniformující pasečné postupy (včetně podrostních forem hospodaření). Vhodnou kombinací s maloplošnými prvky pro zvýšení podílu jedle může být použití bádenské seče clonné, která je předobrazem tzv. „volného pěstování lesa“ (*free style silviculture*), kombinujícího různou intenzitu jednotlivě i skupinovitě výběrných principů a maloplošných podrostních prvků v porostu souběžně. Zaměření na péči o jednotlivé kvalitní (nadějně) stromy tedy představuje logické vyústění snahy využít tvořivé síly přírody. Tato cesta je však spojena s intenzivnějším uplatněním výběrných principů, a proto nutnou transformací aktuálních modelů hospodaření a související legislativy. Zároveň ale respektuje přirozené nároky dřevin, protože jednotlivé dřeviny v nich mohou nejlépe projevit své kompetiční vlastnosti. Tím zvyšuje budoucí odolnost hospodářských lesů vůči klimatické změně a dalším vlivům.



Obr. 2.3.18 Jednotlivě výběrný les stín snášejících dřevin (smrku, jedle, buku), v němž využíváme biologické automatizace v co nejvyšší možné míře a strukturně i texturně napodobujeme *Steady State* přirozeného temperátního lesa. V rámci Evropy nejděle syste-

maticky výběrně obhospodařovaný les – obecní les Couvet, kanton Neuchatel, Švýcarsko.
(Foto: Tomáš Vrška.)

2.3.5 Dvoufázová disturbanční dynamika – poučení pro pěstování smíšených lesů

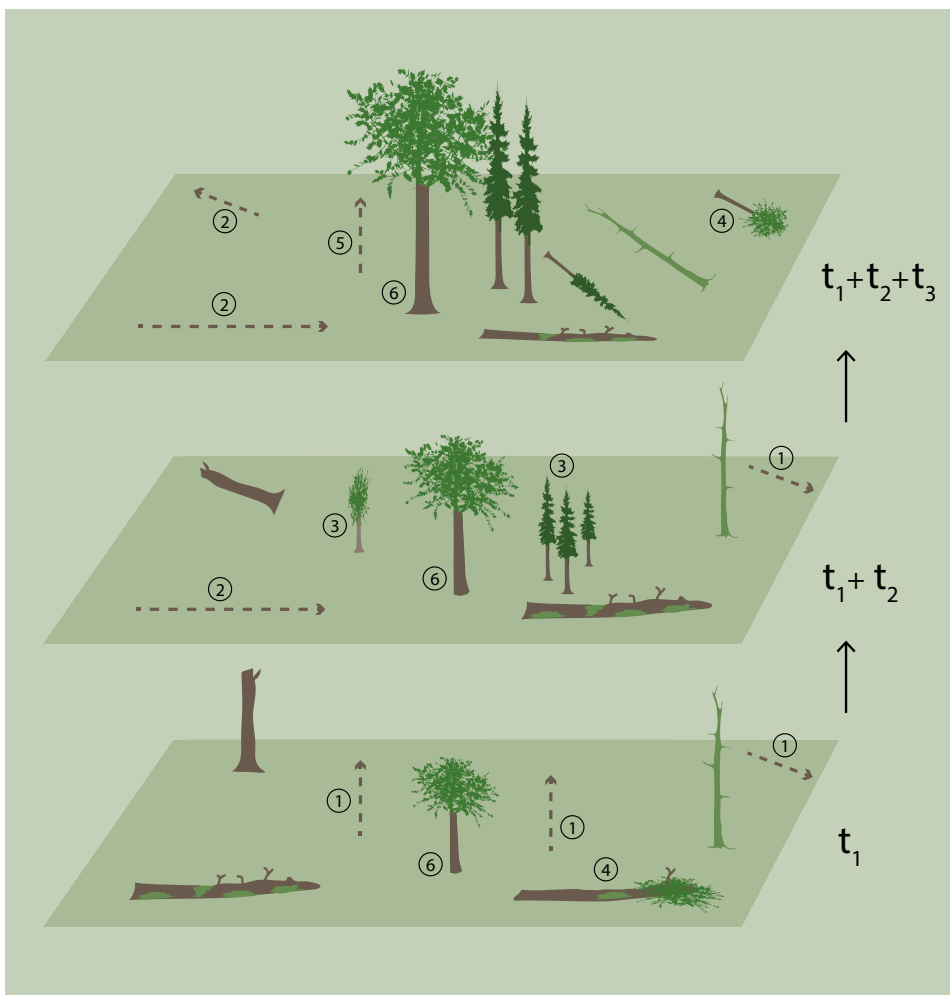
Dynamika šíření kůrovcovitých (Scolytidae)

Mechanismy disperze (šíření, rozptyl) kůrovcovitých (zejména nejrozšířenějšího druhu – *Ips typographus*) jsou stále předmětem intenzivního výzkumu. Disperze je velmi variabilní, závislá zejména na rychlosti větru a složení okolních lesních porostů (Kausrud a kol., 2012). Pokud rychlost větru přesahuje $2 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$, je aktivní šíření lýkožrouta ovlivněno především směrem větrného proudění, a jeho pohyb je tedy pasivní (Franklin a kol., 2000). Při nízké rychlosti větru (méně než $1 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) může lýkožrout letět proti směru proudění vzduchu. Brouci se během šíření orientují hlavně čichem, a pokud se setkají s těkavými látkami hostitele, mohou změnit trajektorii letu směrem ke zdroji.

Kůrovcovití nelétají v prostoru všude. Maximální četnost odchyty lýkožrouta smrkového do bariérových pastí bez návnady byla zaznamenána ve výšce 5 metrů nad zemí, přičemž méně než 5 % brouků bylo odchyceno výše než v 10 metrech (Duelli a kol., 1986). Uvedené poznatky se ovšem liší u stromů větších rozměrů, kde v 10 metrech může být tloušťka kůry ještě značná – v takových případech se mohou uplatňovat modifikované modely letového chování. Duelli et al. (1986) uvádí, že změna výšky letu brouků po působení feromonu je prokazatelně patrná, neboť byly doloženy odchyty v pastech i ve výšce přes 40 metrů nad zemí.

Box 1: STROMOVÉ MAPY PŘI STUDIU LESNÍCH EKOSYSTÉMŮ

Pro pochopení ekologických vztahů mezi stromy je třeba zkoumat jejich děje na nejnižší prostorové jednotce – tedy na úrovni interakcí mezi sousedními stromy. K tomu jsou ideální stromové mapy, které zaznamenávají pozici a parametry každého stromu – stojícího i ležícího, živého i odumřelého. Provádíme-li měření opakovaně, získáme data v časových řadách, která nám pomáhají odhalit povahu, rychlost a další atributy ekologických procesů v lesním ekosystému. I při studiu šíření kůrovcovitých po disturbanci smíšeného temperátního pralesa lze v řádu několika let odhalit, jak se jejich populace vyvíjejí, jaké stromy napadají přednostně či jak obecně funguje disperze těchto brouků ve smíšeném strukturně diferencovaném pralesu.



- | | |
|--------------------------|---------------------------------|
| ① dosud nebyl zaznamenán | ④ odumřelý nebo odumřelý rekrut |
| ② zetlel | ⑤ rekrut odumřel a zetlel |
| ③ noví rekruti | ⑥ přirůstající strom |

Obř. 2.3.19 Vizualizace zaznamenávaných změn v čase ve stromovém patře přirozeného temperátního lesa. (Upraveno podle: Adam, 2010.)

Dvoufázová disturbanční dynamika – vítr a následně kůrovec

V roce 2008 způsobila vichřice Emma větrné polomy v Boubínském pralesě. Narušení proběhlo formou „pročesání“ pralesního porostu. Došlo k polámání či vyvrácení jednotlivých stromů nebo stromů v menších skupinách na ploše nejvýše do

půl hektaru ([obr. 2.3.20](#)). Z hlediska šíření lýkožrouta smrkového bylo tedy důležité v pralese experimentálně ověřit vliv přízemní vrstvy porostu do výšky 10 metrů (tak je označována v klasifikaci porostních vrstev z hlediska pěstování lesů, tedy stromy podúrovňové do poloviny výšky stromů hlavní úrovně). Tato přízemní porostní vrstva – pokud je tvořena bukem nebo jinou listnatou dřevinou – může odklonit směr migrace lýkožrouta smrkového. Zároveň bylo cílem ověřit možnost omezení letu korunami buků, které dosahují výšky 10–30 metrů (stromy podúrovňové, vrůstající do hlavní úrovně), a – s ohledem na ochranu nezavětvených částí kmenů smrku – i korunami nejvyšších stromů v pralesovitých rezervacích. Právě v rozpětí 10–30 metrů nad zemí lze předpokládat schopnost listnatých dřevin (již s vyvinutou větší korunou, což je v pralesovitých porostech obvyklé) tlumit šíření těkavých látek (Wermelinger, 2004).



Obr. 2.3.20 Původně smrková partie v Boubínském pralese disturbovaná vichřicí Emma v roce 2007 (ležící kmeny). Buky s košatými korunami rostoucí v podúrovni úspěšně „zmírňují“ tlak kůrovcovitých, kteří jsou lákáni těkavými látkami z odumírajících stromů. Jejich šíření se samovolně zastavilo (foto z roku 2014) a již nepokračuje. (Foto: Tomáš Vrška.)

Výsledky analýz z Boubínského pralesa (Vrška a kol., 2015, [obr. 2.3.21](#)) poukazují na klesající hustotu smrků napadených lýkožroutem při zvyšujícím se počtu jedinců buku. Důležitý je také průběh křivek – hustota kůrovcových stromů zaznamenaná v porostu bez přítomnosti buku se v určitém poměru smíšení smrk/buk začne rychle snižovat (křivka strměji klesá). Zde je patrný zásadní vliv vtroušených buků na omezení (nikoliv na úplné zastavení) šíření lýkožrouta. Od určitého počtu buků na jednotku plo-

chy klesá křivka již pouze mírně – efekt dále se zvyšujícího počtu buků není tak silný, ale je stále významný pro omezení šíření, resp. rozptylu, lýkožrouta smrkového. K lepší představě o výsledcích analýzy poslouží praktický příklad: pro listnaté stromy o výšce 10–30 metrů se hustota stromů napadených lýkožroutem výrazně sníží (křivka strměji klesá), pokud na ploše 20 × 20 metrů rostou dva buky s korunou v této výšce, na 30 × 30 metrech dosáhneme stejného snížení při přítomnosti 3–4 buků, na 40 × 40 metrech je to 6 buků a na 50 × 50 metrech pak jde zhruba o 8 buků, které svými korunami dokážou snížit hustotu napadených stromů. Při přepočtu na 1 hektar docházíme k závěru, že 32–36 listnatých stromů s vyvinutou korunou a výškou 10–30 metrů, prostorově náhodně roztroušených (nikoliv nahloučených), významně sníží hustotu smrků napadených lýkožroutem. Podobný trend je zřejmý i pro listnáče s výškou nad 30 metrů.

Bezpečnější postupy pěstování smíšených lesů

Chceme-li tedy do budoucna pěstovat v nižších a středních horských polohách (cca 700 – 1 100 m n. m.) smrk a hlavně dosáhnout vyššího podílu těžby mýtně zralých stromů, musíme opustit model stejnorodých smrkových monokultur, jejichž schopnost obrany proti kůrovcovitým je ještě nižší než v minulosti. Naopak je třeba přejít k pěstování strukturně bohatších porostů, kde lze buk, javor klen (*Acer pseudoplatanus*) a další listnaté dřeviny částečně snášející stín využít jako podúrovňové stromy, které zvyšují jednak mechanickou stabilitu porostů a současně plní funkci filtru proti lýkožroutovi. Tyto stromy musejí být v prostoru rozmístěny jednotlivě, nikoliv shlukovitě. Ještě důležitější je tento poznatek pro ochranná pásma maloplošných, zvláště chráněných, území ponechaných samovolnému vývoji, která jsou často obklopena plošně rozsáhlejšími, převážně smrkovými porosty. Výsledky čtyřletého sledování gradace lýkožrouta a jejího postupného samovolného utlumení ukázaly, že prostorové uspořádání napadených smrků ve směsi s bukem má charakter rozsevu – napadené stromy jsou jednotlivě roztroušené (Vrška a kol., 2015) –, kdežto v převážně smrkových porostních skupinách dochází ke vzniku ohnisek typických pro lýkožrouta, která se později mohou spojovat v rozsáhlé souvislé kalamitní plochy.

Obr. 2.3.21 Analýza z Boubínského pralesa vyjadřuje závislost hustoty stromů napadených lýkožroutem smrkovým (osa y, čísla vyjadřují relativní modelovanou hodnotu) na počtu buků (nebo obecně listnatých dřevin) ve směsi se smrkem na jednotku plochy (osa x). Vztah je vyjádřený v různých testovaných prostorových měřítkách (20 × 20 m, 30 × 30 m, 40 × 40 m, 50 × 50 m) a v různých horizontálních hladinách (výšky listnatých stromů 10–30 m a přes 30 m). Červené linky označují inflexní body – tedy body, kdy se zásadně mění průběh funkce (křivky) a sledovaný efekt zvyšujícího se počtu buků bránícího šíření lýkožrouta již není tak silný. (Upraveno podle: Vrška a kol., 2015.)



2.4 LESNICKÉ HOSPODAŘENÍ A BIODIVERZITA: PŘEHLED PŘÍSTUPŮ

Jan Kadavý

2.4.1 Úvod

Většina lesů Evropy (Českou republiku nevyjímaje) je již téměř 200 let aktivně a plánovitě lesnický obhospodařována. Klasické hospodaření se tradičně zaměřovalo především na produkci dřeva. Nyní však sílí tlaky na podporu mimoprodukčních funkcí lesa (ekosystémových služeb), včetně biodiverzity. K tomu nemalou měrou přispívá i rozsah současné kalamity, spuštěné epizodami sucha v posledních letech s následnou gradací kůrovcovitých. V podmínkách České republiky se jedná o kalamitu nebývalých rozměrů.

Česká krajina, skládající se z polí, luk a lesů, se mění, poslední dobou převážně kvůli rozpadu lesů. Převážně stejnověké jehličnaté (především smrkové) porosty pěstované na nevhodných stanovištích a klasicky pasečně obhospodařované se rozpadají. Sníženou vitalitu však bohužel vykazují i listnaté druhy dřevin (např. buk, ale i dub aj.).

Nabízí se proto otázka, jak obhospodařovat lesy, aby k podobným excesům nedocházelo, nebo aby byly ekosystémy vůči probíhající klimatické změně a dalším změnám alespoň odolnější? Jak do krajiny navrátit její životodárnou energii v podobě krajinné mozaiky? Krajinná mozaika v tomto pojetí vyjadřuje míru heterogenity krajiny. Jak tedy dosáhnout obnovy či vytvoření krajinné mozaiky v kulturní krajině? Tohoto cíle bude dosaženo, pokud bude existovat:

- heterogenita (různorodost) lesa napříč krajinou,
- heterogenita dynamických mozaik různých typů lesa v krajině.

2.4.2 Příčiny ohrožení biodiverzity

Ve střední Evropě bývá za hlavní příčinu ohrožení biodiverzity v lesních ekosystémech považováno plošné intenzivní pěstování stejnověkých monokultur komerčních dřevin, zejména smrku ztepilého (*Picea abies*) a borovice lesní (*Pinus sylvestris*), těžebných holosečným způsobem. Dalšími podstatnými a hospodařením způsobenými faktory jsou nedostatek nejrůznějších forem odumřelé dřevní biomasy (mrtvého dřeva), starých a biotopových stromů, eliminace prostředí světlého lesa a odstraňování tzv. biologického dědictví přirozených disturbancí nahodilými těžbami.

Elisabeth Pötzelsbergerová ve své publikaci (2021) rozlišuje příčiny ohrožení biodiverzity poměrně komplexně, a to následovně:

a) Externí příčiny (mimo lesní hospodářství)

- klimatické změny,
- fragmentace krajiny,
- atmosférické depozice některých sloučenin (např. reaktivních forem dusíku),
- dálkový úlet pesticidů ze zemědělství,
- poškození zvěří,
- biologické invaze.

b) Interní příčiny (uvnitř lesního hospodářství)

- úbytek starých stromů, porostů (*old growth-forests*),
- úbytek starobylých lesů (*ancient forests*),
- opuštění tradičních způsobů hospodaření,
- rostoucí zásoby porostů,
- náhrada původních lesů homogenními (jehličnatými) plantážními lesy,
- intenzifikace těžby biomasy, často spojená s výrobou bioenergie.

Z výše uvedeného je zřejmé, že lesní hospodářství ovlivňuje biodiverzitu mnoha způsoby. Například ovlivněním hustoty a zápoje porostů, množstvím mrtvého dřeva ponechaného v lese, výběrem a směsmi dřevin, délkou rotace a množstvím ponechaných starých stromů apod. Obdobně jako v zemědělství vzniká největší celkový problém v oblastech výrazné intenzifikace využívání lesa a homogenizace struktury a složení lesa. Přesto je bohužel nutné si připustit, že neexistuje žádný univerzální model pro optimální řešení biodiverzity na úrovni krajiny. Heterogenita lesa napříč krajinou je však bezpochyby klíčem k vysoké rozmanitosti druhů.

2.4.3 Les a biodiverzita: Typy lesa jako výsledek managementu, resp. hospodářské úpravy lesa

Přes velkou škálu různých typů, metod a kombinací způsobů obhospodařování lesa je možno rozlišit v zásadě pět základních přístupů jejich managementu, resp. hospodářské úpravy. Za hlavní vodítko, pomocí kterého je blíže definujeme, je považována tzv. hospodářská intenzita. Podle ní rozlišujeme lesy bezzásahové (I), lesy s nízkou (II), střední (III), vysokou (IV) a velmi vysokou – intenzivní – (V) hospodářskou intenzitou. Jejich základní charakteristika a detailní popis je uveden v tabulkách [2.4.1](#) a [2.4.2](#).

Tab. 2.4.1 Typy lesa podle hospodářské intenzity a jejich rozloha v Evropě. (Zdroj: Sloupce A–C: Hengeveld et al., 2012, sloupec D: Duncker et al., 2012.)

OZNAČENÍ	TYP LESA	HOSPODÁŘSKÁ INTENZITA	ROZLOHA V EVROPĚ (%)
I	Prales	Bez zásahů	8,2
II	Přírodě blízký les	Zásahy, napodobující přírodní procesy	18,3
III	Kombinované lesnictví	Omezení zásahů	64,7
IV	Pasečné lesnictví	Orientace na množství produkce dřeva	5,7
V	Plantáž lesa	Orientace na množství produkce biomasy	3,1

Výše uvedené typy lesů jsou především z praktického hlediska dále konkrétněji pojmenovávány. Jejich název pak většinou vystihuje to, jak jsou obhospodářovány (např. výběrný les apod.), resp. jaký mají význam, funkci (např. rezervace). V publikaci Daniela Krause a Franka Krumma (2013) jsou typy lesa zobrazené v jednoduchém schématu, které vyjadřuje vztah typů lesa k hospodářské intenzitě a biodiverzitě ([tabulka 2.4.3](#)). Z tabulky si můžeme udělat představu o tom, jak velkou biologickou diverzitu v jakém typu lesa můžeme očekávat vzhledem k aplikované hospodářské intenzitě.

Tab. 2.4.2 Charakteristika hospodářské intenzity podle hospodářských opatření. (Zdroj: Duncker et al., 2012.)

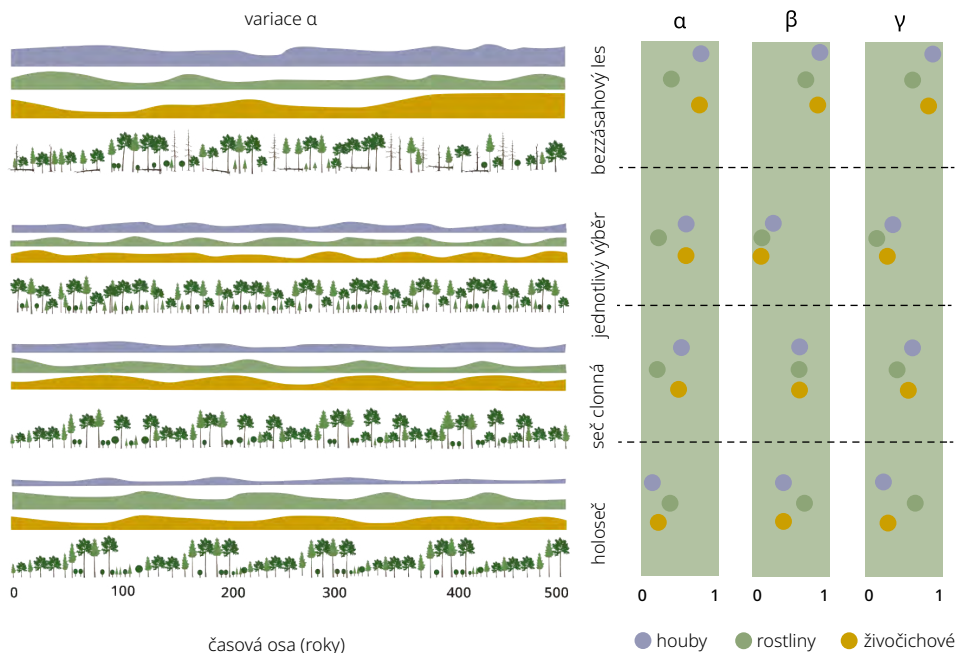
HOSPODÁŘSKÁ INTENZITA					
Opatření	Pasivní (I)	Nizká (II)	Střední (III)	Vysoká (IV)	Intenzivní (V)
1. Skladba lesa	pouze druhy potenciální přirozené vegetace	původní nebo stanovištně přízpůb. druhy	stanovištně vhodné dřeviny	stanovištně vhodné dřeviny	jakýkoliv neinvazivní druh
2. Genetická modifikace stromu	ne	ne geneticky modifikované nebo šlechtěné	sadební materiál může pocházet ze šlechtění, ne z gen. modifikací	sadební materiál může pocházet ze šlechtění, ne z gen. modifikací	sadební materiál může pocházet ze šlechtění nebo z gen. modifikací
3. Obnova lesa	přirozená obnova / přirozená sukcese	přirozená obnova (výsadbou pro obohacení / změnu dřevinné skladby)	přirozená obnova, zalesňování, sje	přirozená obnova, zalesňování, sje	zalesňování, sje, vegetativní obnova
4. Sukcese	ano	ano	dočasně	ne	ne
5. Technologie	ne	extenzivní	střední	intenzivní	velmi intenzivní
6. Příprava půdy	ne	ne (pouze k „nastartování“ přirozené obnovy)	je možná (hlavně k podpoře přír. obnovy)	je možná	ano
7. Hnojení / vápnění	ne	ne (pouze u zdevastované půdy)	ne (pouze u zdevastované půdy)	připouští se	ano
8. Chemická příprava	ne	ne	připouští se jako poslední možnost	je možná	je možná
9. Ochrana přírody	vysoká	vysoká	vysoká	střední	nízká
10. Odstraňování stromů (výchovná těžba)	ne	kmen	kmen a koruna	celý strom	celý strom a těžební zbytky
11. Mýtní těžba, hlavní pěstební systém	ne	napodobování přírodních disturbancí; jednotlivé a skupinové výběry stromů, podrobní hosp. způsob	všechny hospodářské způsoby bez holosečí, střední (sdružený) les	všechny hospodářské způsoby včetně holosečí (s dlouhým obmýtím), střední (sdružený) les	všechny hospodářské způsoby (s krátkým obmýtím), pařezina (nízký les)
12. Dospělost stromů a porostů (délka rotace hospodářského cyklu)	bez zásahů	dlouhá délka rotace věk max. CPP nebo cílová tloušťka stromů nebo kvalita kmene	středně dlouhá délka rotace = věk max. CPP nebo cílová tloušťka stromů nebo kvalita kmene	krátká délka rotace = věk max. finančního zhodnocení (nízká úroková míra)	velmi krátká délka rotace E věk max. CPP nebo = věk max. fin. zhodnocení (vysoká úroková míra)

Tab. 2.4.3 Vztah typů lesa k hospodářské intenzitě a biodiverzitě podle jejich významu. (Zdroj: Kraus a Krumm, 2013.)

VÝZNAM, FUNKCE LESA	TYP LESA	HOSPODÁŘSKÁ INTENZITA	BIOLOGICKÁ ROZMANITOST
Lesy primárně určené k ochraně biologické rozmanitosti	1. Národní parky	žádná	chudá-vysoká
	2. Zvláště chráněná území lesa	žádná	chudá-střední
	3. Chráněná území lesa	střední	střední-vysoká
	4. Biosférické rezervace	střední	chudá-střední
Lesy primárně určené k produkci komodit	5. Lesy soukromé	nízká-střední	střední-vysoká
	6. Výběrné lesy	nízká-střední	střední
	7. Pařeziny	střední-vysoká	střední-vysoká
	8. Střední (sdružené) lesy	střední-vysoká	střední-vysoká
	9. Přírodě blízká lesní hospodářství	střední-vysoká	střední
	10. Pastviny	vysoká	střední
	11. Plantáže	vysoká	chudá

Zajímavým přínosem ke vztahu typu lesa a biodiverzity může být výsledek studie autorského kolektivu pod vedením Krumma (Krumm et al., 2020). Autoři se v ní zabývali především otázkou srovnání α , β , a γ diverzity hub, ptáků a živočichů u pralesů a různě obhospodařovaných lesů (holosečně, področně a výběrně). Výsledky predikcí vývoje na 500 let zobecňují pro bukové a smíšené listnato-jehličnaté lesy střední Evropy (obr. 2.4.1). Je zřejmé, že při podobných hodnoceních je nutno vzít v úvahu nejen časové, ale i prostorové měřítko. Výsledky podporují představu o vyšší biodiverzitě pralesů (v porovnání se sledovanými hospodářskými způsoby) napříč hodnocenými úrovněmi diverzity. A to i přesto, že pozitivní vliv žádné nebo nízké intenzity managementu na biodiverzitu stále není jednoznačně prokázán. Opuštění managementu se tak může lišit v prostoru a čase například v závislosti na cílech ochrany přírody se zaměřením na ochranu a podporu konkrétních druhů. Na druhou stranu výsledky naopak bezesbytku nepodporují představu o nízké biodiverzitě u holosečně (pasečně) obhospodařovaných lesů či vyšší biodiverzitě u výběrných lesů (ve srovnání s pralesy). Musíme si však uvědomit, že výběrný les *sensu stricto*, tedy les s výběrem jednotlivých stromů, na jedné straně a pasečný les na straně druhé představují dva extrémy, mezi nimiž leží způsoby hospodaření, které mohou vytvářet mnohem variabilnější podmínky na úrovni lesního celku (např. Dauerwald). Dále je třeba zdůraznit, že uvedené výsledky nám bohužel nepřinášejí informaci o biodiverzitě dřevinného patra, která v souvislosti s globálními

změnami klimatu nabývá na čím dál větším významu. Různorodost dřevinného patra totiž přispívá ke stabilizaci společenstva asynchronními odpověďmi na disturbance prostředí (více rozvedeno v [kap. 6.1](#)).



Obr. 2.4.1 Srovnání obhospodařovaných bukových a jehličnato-listnatých smíšených lesů a pralesů na časové ose 500 let a typů biodiverzity s ohledem na lokální stav (α), mezi lokalitami (β) a krajinné měřítko (γ) pro houby, rostliny a živočišné druhy. Schéma se týká bukových a smíšených listnato-jehličnatých lesů střední Evropy. Vlevo: α – diverzita v čase ve vztahu ke změnám ve struktuře lesa; vpravo: rozmanitost v neobhospodařovaných lesích a různých systémech hospodaření napříč různými typy struktur lesa. (Upraveno podle: Scherzinger, 1996, Kuuluvainen, 2009, Hilmers et al., 2018 a Schall et al., 2018.)

2.4.4 Vybrané lesnické orientované managementové systémy podporující biodiverzitu

V této části kapitoly přinášíme výběr lesnických orientovaných managementových systémů, které deklarují podporu biodiverzity. Celkem se jedná o sedm systémů, přičemž první dva (přírodě blízké lesnictví a Dauerwald) nejsou primárně zaměřeny na biodiverzitu. Představují však jakýsi „předstupeň“ možné podpory biodiverzity hospodařením, a proto jsou do níže uvedeného výčtu zahrnuti.

Čtenáře, který by se rád přímo v terénu blíže seznámil s některým z níže prezentovaných managementových systémů, odkazujeme na webové stránky Ústavu pro hospodářskou úpravu lesů se sídlem v Brandýse nad Labem. Zde je možné si ze seznamu demonstračních objektů (ploch) vybrat lokalitu podle svého uvážení (<https://www.uhul.cz/portfolio/cleneni-demonstracnich-objektu/>).

1. Přírodě blízké lesnictví (*close-to-nature forestry/silviculture*)

Alternativa k hospodaření založenému na stejnověkových monokulturách (pasečném hospodaření), a to zejména v podmínkách středních a vyšších poloh v přirozeném prostředí stín snášejších dřevin. Přírodě blízké lesnictví odmítá pasečnou (zvláště pak holosečnou) obnovu porostů a cílí na maximální využití přírodních procesů, zejména na přirozenou obnovu dřevin, jejich autoredukci a diferenciaci pod vlivem horní stromové etáže. Jde o systém zaměřený na produkci kvalitního dříví, ovšem pouze v rámci ekologického potenciálu stanoviště. Pozornost věnuje jednotlivým stromům a usiluje o biologickou automatizaci. Tyto cíle bývají naplňovány výběrným hospodářským způsobem, s nímž přírodě blízké hospodaření v konkrétních případech aplikace může splývat.

2. Dauerwald (nepasečné lesnictví, *continuous-cover forestry*)

Alternativa k hospodaření založenému na stejnověkových monokulturách. Jedná se o systém zaměřený taktéž na produkci kvalitního dříví (jako přírodě blízké lesnictví), který však k realizaci cílů hospodaření nevyužívá pouze výběrný hospodářský způsob, nýbrž kombinaci všech hospodářských způsobů (holosečný, podrostoní, násečný a výběrný). Myšlenkový směr Dauerwald – les neustále plně tvořivý – byl na svém počátku spojován výlučně s lesem výběrným (Möller, 1922). V dnešním pojetí charakterizujeme tento typ lesa především jako les smíšený, nepasečný a nízkonákladový. Znamená to, že by to měl být les obnovovaný ze stanovištně odpovídajících a hospodářsky významných druhů dřevin. Dále by měl být obhospodařován zpravidla výběrnou sečí, příp. v kombinaci s maloplošně podrostoním hospodářským způsobem z důvodu podpory světlomilných dřevin. V neposlední řadě bychom při jeho obhospodařování měli optimálně využívat tvořivých sil přírody (autoredukce, přirozené obnovy, světlostního přírůstu), a maximálně tak redukovat finančně náročné činnosti spojené s lesním hospodařením (obnova, pročistky, prořezávky a probírky).

Tento způsob hospodaření se v současnosti ve větší míře používá na území našeho státu, a to např. i na majetku Mendelovy univerzity v Brně, který je spravován Školním lesním podnikem Masarykův les Křtiny. Podle zásad rámcových směrnic hospodaření se zde má hospodařit tak, aby vznikl smíšený les s nepravidelnou prostorovou a výškovou diferenciací. Celoplošně má být obhospodařován zpravidla výběrnou sečí ve stromové nebo skupinové formě. Výsledkem takového způsobu hospodaření je vznik veškerých růstových fází lesa od nárostů až po kmenoviny. Hospodaření se orientuje na tzv. cílové stromy, jejich počet je specifikován podle dřeviny a typů stanovišť. Stromy se zde díky tomu vyskytují jednotlivě nebo v hloučcích či malých skupinách (většinou do 0,1 ha) a jsou nepravidelně rozptýlené po celé ploše porostu.

3. Ekologické lesnictví

Ekologické lesnictví je založeno na napodobení přirozených disturbancí, zejména ve smyslu intenzity, variability a načasování těžebních zásahů, dále pak ve smyslu struktur zachovávaných po těžebních zásazích. Jedná se o přístup lesnického managementu, který si klade za cíl chránit a podpořit biodiverzitu. Ekologické lesnictví tvoří alternativu k přístupům zaměřeným primárně na produkci komodit (ekologické lesnictví je více představeno v [kap. 2.2](#)).

4. Retenční lesnictví

Ekologické lesnictví bývá někdy redukováno na retenční lesnictví (*retention forestry*). Retenční lesnictví se zaměřuje na ponechávání stromů, skupin stromů a mrtvého dřeva během těžby. Tento přístup je volen primárně v zájmu ochrany biodiverzity i díky výsledkům vědeckých metaanalýz. Ty potvrdily příznivější efekt retenčního lesnictví na biodiverzitu jak oproti holosečnému, tak i výběrnému hospodaření. Nástroj ponechávání stromů a dalších struktur během těžby však může být samozřejmě aplikován i v ostatních managementových přístupech. Velmi důležité jsou stromy s již vyvinutými mikrobiotopy (dutiny, mrtvé dřevo v koruně, plodnice hub apod.). Četnost a diverzita mikrobiotopů jsou významně spojeny s pestrou dřevinnou skladbou a přítomností rozměrných souší. Pro výběr biotopových stromů, jejichž biologická hodnota je vyšší než ekonomická, byla zpracována metodika Marteloscopes. Hospodaření je cíleně zaměřeno na podporu biodiverzity ochranou habitatových stromů. Specifickým biotopem jsou vývraty, resp. vývratové jámy a kupy, které kontinuálně ovlivňují růst a přirozenou obnovu stromů.

Retenční hospodaření ale samo o sobě nezohledňuje další důležité aspekty ochrany biodiverzity, mezi něž řadíme: komplexnost prostředí, načasování těžebních intervalů, povahu těžebních zásahů podle efektů přírodních disturbancí, krajinný kontext. Přístup retenčního hospodaření zapadá do konceptu ekologického lesnictví, ovšem stejně jako konvenční přírodě blízké lesnictví nepokrývá celou jeho šíři.

5. Integrativní lesnictví

Metoda podpory biodiverzity integrativní ochranou habitatových stromů, známá především z bučin bavorské lokality Ebrachu. Jedná se o systém retence habitatových stromů Marteloscope (program Integrate+) se vzorovými plochami i v České republice.

6. Systém TRIAD (včetně biologického dědictví) – rozdělení krajiny do tří typů managementu

Biologické dědictví, které zůstává v ekosystému po odeznění disturbance, je velmi důležité pro následnou obnovu ekosystému po disturbance. K fungování je nezbytná síť velkých rezervací, jakož i vytvoření tzv. mikrorezervací v porostech, které zvyšují rezilienci lesních ekosystémů a podporují zmíněné velké rezervace. Síť mikrorezervací se rozvíjí různorodost struktury lesů a dostupnost mikrohabitatů. Zmíněnou mikrorezervaci můžeme vnímat na úrovni jednotlivého habitatového stromu, skupiny stromů, ale i celého porostu.

TRIAD je založen na promyšleném rozdělení krajiny do tří typů managementu: a) intenzivní (produkční) hospodaření, b) ekologické (integrativní, přírodě blízké) hospodaření a c) neobhospodařované (bezzásahové) lesy pro rozvoj plně přírodního prostředí.

7. Tradiční (lesnické) managementy

Tradiční (resp. historické) způsoby hospodaření a jejich renesance je v současnosti spojována s obnovou světlých lesů, které byly v souvislosti s převládnutím hospodařením vysokým lesem opuštěny. Řadíme sem především:

- a) hospodaření v pařezinách (nízkých lesích),
- b) hospodaření ve sdružených (středních) lesích,
- c) lesní pastva,
- d) ořez stromů (*pollarding*),
- e) vypalování,
- f) jednotlivé výběry stromů (toulavá seč).

Tyto způsoby hospodaření jsou v našich zeměpisných podmínkách známy především v oblasti luhů a nížin. S ohledem na dlouhodobý předindustriální vliv člověka na nížinné lesy lze na tyto managementy do jisté míry pohlížet jako na součást disturbančního režimu těchto lesů. Rizikem lesa pařezin může být (z hlediska biodiverzity) menší množství mrtvého dřeva oproti lesu vysokému, pokud při intenzivním pařezání není pamatováno na jeho zachování (Puletti et al., 2017). Ve středních a vyšších polohách bývaly jako tradiční management dále používány tzv. jednotlivé výběry stromů, nazývané též jako toulavá seč (či přícestné hospodářství), které dnes považujeme za vývojový předstupeň k přírodě blízkým způsobům hospodaření.

2.4.5 Jak hospodařit v lesích s ohledem na ochranu a podporu biodiverzity krajiny

Různé přístupy k zachování biodiverzity a nástroje na její ochranu a podporu se liší intenzitou managementu – od čistě bezzásahových až po velmi aktivní typy managementu. V krajinném měřítku, s ohledem na tvorbu požadované krajinné mozaiky, bývá doporučována kombinace bezzásahovosti a aktivních managementů.

Návrhy, jak obhospodařovat lesy pro zachování biologické rozmanitosti, se na hypotetické bázi zabývali autoři Rémi Duflo, Lenore Fahrigová a Mikko Mönkkönen (2022). Konstatují, že maximalizace biologické rozmanitosti v obhospodařované lesní krajině vyžaduje rozmanitost režimů hospodaření s lesy v prostoru a čase. To podle jejich názoru vytvoří vysokou úroveň heterogenity stanovišť v krajinném měřítku, což zase podpoří různé skupiny lesních druhů. Na základě konceptů z krajinné ekologie zformulovali následujících pět hypotéz o tom, jak diverzita managementu, tedy kombinace různých přístupů managementu, může prospět celkové biodiverzitě v produkční lesní krajině:

- **Hypotéza diverzity stanovišť** (č. 1) – diverzita managementu zvýší diverzitu stanovišť, a tedy i β -diverzitu.
- **Hypotéza časoprostorové heterogenity** (č. 2) – asynchronní načasování managementu zvýší dlouhodobou dostupnost různých typů stanovišť.
- **Hypotéza prolínání** (č. 3) – management za účelem vytvoření prostorového sousedství nebo blízkosti porostů s různými managementovými nebo sukcesními stadii zvýší biodiverzitu tak, že poskytne současný přístup k více zdrojům.
- **Hypotéza přirozeného lesa** (č. 4) – pro úplné zachování biodiverzity jsou potřebné heterogenní neobhospodařované lesy vyňaté z produkce, „prokládané“ obhospodařovanými lesy.
- **Hypotéza dočasného koridoru** (č. 5) – diverzita managementu vytvoří v průběhu času funkční propojení krajiny mezi chráněnými lesy pro více druhů.

I když je těchto pět hypotéz podle autorů silně zakotveno v krajinné a lesnické ekologii, zůstávají z velké části nedostatečně prozkoumány, a proto navrhli metody, jak je lze testovat. Do doby, než budou hypotézy řádně otestovány, předpokládají, že zvyšování diverzity lesního hospodářství představuje správný přístup, eliminující riziko v souvislosti s adaptací na globální změny klimatu, a proto je pravděpodobně rozumným cílem udržitelného lesnictví.

Nutné je zde dále upozornit na to, že zavedení jednoho konkrétního typu hospodaření v plošném měřítku v současném středoevropském pojetí by mohlo představovat pro lesní biodiverzitu rizika. Například je již známo, že intenzivní aplikace obvyklého výběrného hospodaření (tedy cesta k výběrnému lesu „*sensu stricto*“) snižuje horizontální heterogenitu prostředí v rámci krajiny, jak ukazuje např. studie ze Slovinska, kde jde o dominantní typ managementu, jak uvádí Nagel et al. (2017). V této souvislosti dospěli k zajímavým závěrům autoři studie z centrální části Německa, v níž se zabývali vlivem hospodaření na regionální úroveň biodiverzity vybraných taxonů v bukových lesích (Schall et al., 2018). K danému účelu klasifikovali 15 taxonů živočichů, rostlin (ale nikoliv dřevin – všechny porosty jsou převážně bukové), hub a bakterií, které zařazovali do funkčních skupin ve srovnatelných porostech. Tyto porosty, které jsou již více než století obhospodařovány jak clonnou sečí (což sice udržuje jistou kontinuitu porostního zápoje, ale vede ke vzniku stejnověkého lesa, v textu je dále použita originální zkratka EA – *even-aged*), tak sečí jednotlivě výběrnou (což vede ke vzniku lesa jednotlivě výběrného – výběrného lesa „*sensu stricto*“; jelikož se zároveň jedná o les nestejnověký, rozhodli se autoři pro zkratku UEA – *uneven-aged forest*), srovnali s porosty nedalekého národního parku, které jsou minimálně 20 let neobhospodařované (obr. 2.4.2). Ze závěrů vyplývají následující skutečnosti:

- γ -diverzita byla vyšší v EA porostech než v lesích UEA pro šest taxonů (až 77 %), zatímco osm taxonů nevykazovalo žádný rozdíl. Pouze bakterie vykazovaly opačný vzorec reakce na typ managementu. Vyšší γ -diverzita v lesích EA byla zjištěna také u lesních specialistů a saproxylických brouků.
- β -diverzita mezi porosty byla vyšší v EA porostech než v lesích UEA u jedné třetiny všech druhů a u poloviny (lesní specialisté) všech taxonů, což bylo

dáno environmentální heterogenitou věkových tříd, zatímco α -diverzita nevykazovala žádnou odezvu napříč taxony nebo lesními specialisty.

- Mozaika různých vývojových fází a struktur porostů je pro regionální biodiverzitu důležitější než vysoká porostní heterogenita. Autoři proto navrhují přehodnotit současný trend nahrazování hospodaření výběrnými lesy v lesích mírného pásma. Místo toho by se podle jejich názoru měla zvýšit variabilita vývojových fází a struktur porostů, aby se podpořila biodiverzita v krajinném měřítku.
- Autoři studie konstatují, že než budovat strukturu v každém porostu cestou výběrného lesa je z krajinného měřítko lepší zvýšit variabilitu vývojových fází a struktur porostů (tomu dobře odpovídá model Dauerwaldu a „free style“ přístup v pěstování lesů – viz výše v kapitole věnované managementovým systémům).

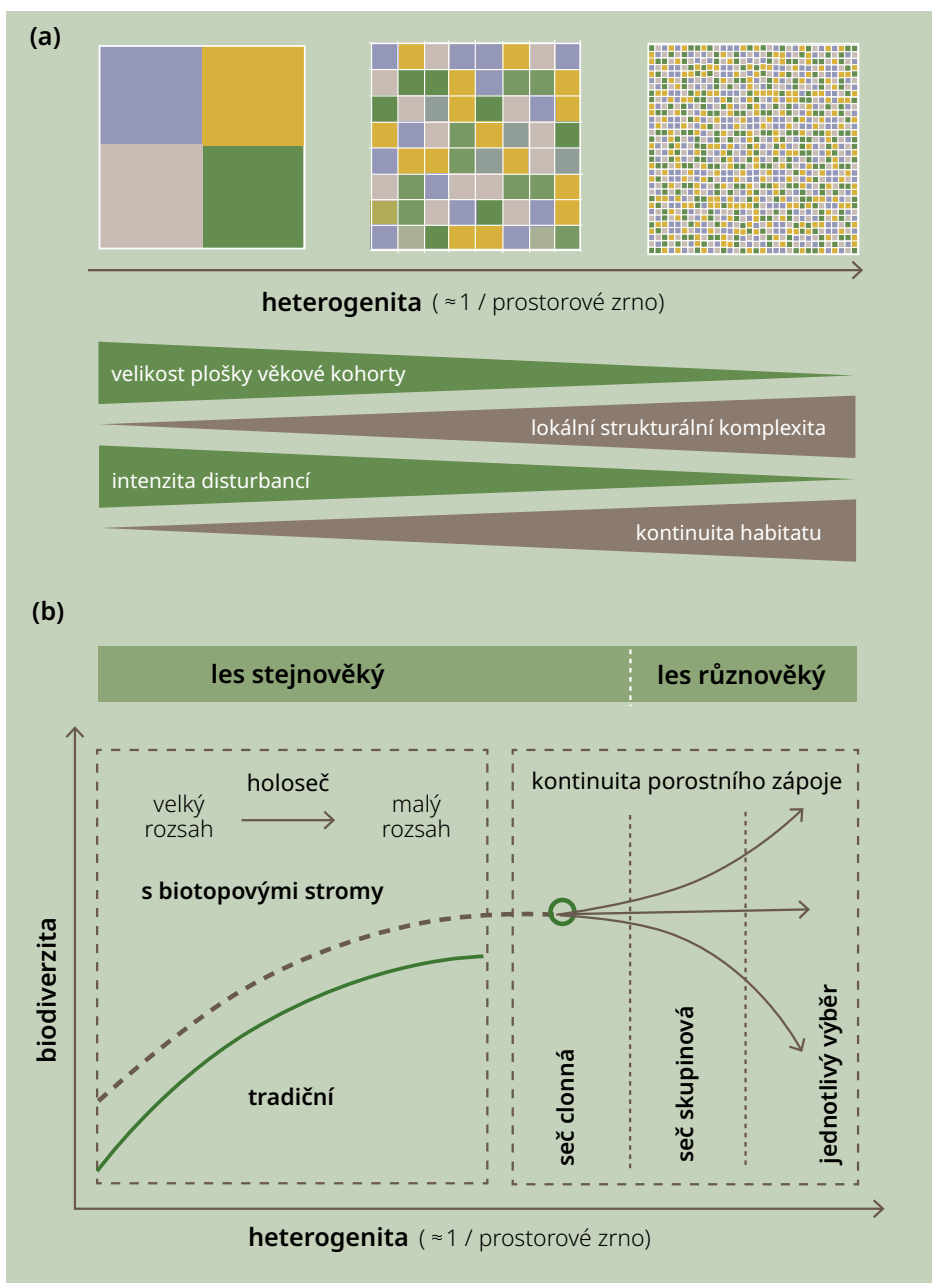
K podobným závěrům dospěla i další studie (Nolet et al., 2018). Pokud tedy dnes již máme spoustu důkazů, že opuštění klasického pasečného systému (na [obr. 2.4.2](#) reprezentovaný levou částí *clear cut*) směrem k systémům s kontinuálním zápojem (ponechání části zápoje – retenčních stromů – při clonné seči) zvyšuje biodiverzitu, pak jasné důkazy pro to, že systémy s jednotlivým výběrem stromů jsou pro biodiverzitu dalším přínosem (například právě ve srovnání se sečí clonnou), zatím chybějí a dle řady studií příliš „jemné“ měřítko výběru vede k opětovnému poklesu biodiverzity (β a γ), alespoň u některých taxonů ([obr. 2.4.2](#) vlevo). Platí to alespoň pro bukové lesy ve střední Evropě. Sami autoři však dodávají, že pro některé taxony je potřebné v krajině udržet i bezzásahová území či výběrný les *sensu stricto*. Zobecnění jejich výsledků pro širší kontinuum hospodářských způsobů a jiná stanoviště zůstává předmětem dalšího výzkumu. Autoři také zdůrazňují význam přírodních disturbancí pro růst biodiverzity. Z uvedeného by mělo vyplývat především to, že bychom neměli zapomínat na fakt, že nejen homogenita prostředí, ale i homogenita hospodaření snižuje biodiverzitu. A to je pravděpodobně základní smysl uvedených, možná až kontroverzních konstatování. Stručně řečeno, z hlediska managementu biodiverzity by nemělo být cílem hospodařit všude stejně.

Jak již bylo konstatováno v úvodu této kapitoly, většina lesů Evropy (Českou republiku nevyjímaje) je již dlouhou dobu klasicky lesnický obhospodařována. Toto hospodaření se tradičně zaměřovalo na produkci dřeva. Nyní sílí tlaky na podporu mimoprodukčních funkcí lesa (ekosystémových služeb), včetně biodiverzity. Dále se proto zaměříme na popis toho, jak lesy hospodářsky upravovat tak, aby mohly přispívat k ochraně a podpoře biodiverzity (v měřítku porostu či krajiny).

Úprava diverzity druhů a biotopů na úrovni porostu

K podpoře rozmanitosti stanovišť a druhů v porostním měřítku se doporučují přístupy, které se pokoušejí zvýšit heterogenitu v následujících úrovních:

- a) druhové složení a rozmanitost stromů a keřů,
- b) horizontální a vertikální různorodost struktur porostů,
- c) množství a variabilita mrtvého dřeva a stanovišť stromů různých druhů.



Obr. 2.4.2 Konceptuální model možných efektů prostorové heterogenity porostů na biodiverzitu. Různá prostorová diverzita je spojena s různými způsoby managementu. V oblasti

stejnověkého lesa biodiverzita nejprve stoupá s klesající velikostí holiny, přičemž tento trend dle autorů kulminuje při středně hrubozrnné clonné seči (tedy způsobu, který již ponechává kontinuitu porostního zápoje). Jak pokračuje vývoj dále (od zeleného kolečka), zůstává otevřenou otázkou (tři křivky s šipkou na konci). Autoři ve studii pro bukové porosty v Německu potvrdili, že někde v prostoru mezi clonnou sečí a sečí jednotlivě výběrnou již dochází spíše k poklesu biodiverzity. Zůstává ovšem otázkou, při jaké velikosti seče tento zlom nastává (skupinová, hloučková, jednotlivý výběr)? (Upraveno podle: Schall et al., 2018.)

Všechny tři úrovně bývají v hospodářských lesích (se zaměřením na produkci dřeva) výrazně redukovány ve srovnání s přírodními lesy. Jak na úrovni porostu, tak i krajiny je specifickým problémem managementu biodiverzity management zvěře (problémy s managementem zvěře jsou podrobněji rozvedeny [kap. 4.6](#)).

Úprava diverzity druhů a ekosystémů v krajinném měřítku

Evropské krajiny jsou velmi různorodé, rozsah této různosti v podstatě ohraničují dvě krajní polohy: od té, v níž převládá les, až po tu, která je převážně zemědělská, pouze s několika fragmenty lesů.

V krajině s převahou lesů existuje volná migrace druhů. Lesy nekladou odpor migraci lesních druhů (neplatí to však zcela, např. nikoliv pro specializované druhy). Napříč přirozeně dynamicky se vyvíjející krajinou, kde existuje variabilita abiotických podmínek (místního klimatu, půdních a topografických poměrů), se to odráží v existenci heterogenních, dynamicky se vyvíjejících mozaik různých typů lesa. Udržovat a podporovat biologickou rozmanitost zde proto znamená:

- a) Identifikovat a zachovávat marginální (okrajově se vyskytující) stanoviště (habitaty), jako jsou například vodní prameny, vodní toky, mokřady, rašeliniště, skalnaté lokality a topograficky extrémní lokality s nižší hustotou stromů.
- b) Pochopit a napodobovat přirozené disturbance, které jsou klíčovými pro podporu biodiverzity a jsou základem tzv. ekologického lesnictví. Jeho cílem je snaha o zachování a obnovu strukturální složitosti v lesích na základě vzorců nalezených v porostech a krajinách, které byly formovány přírodními disturbancemi. Výsledkem jsou techniky, jež kombinují různé pěstební systémy s adekvátní délkou rotace hospodářského cyklu a intenzitou managementu.
- c) Udržovat dostatečně velké plochy dospělých a starých porostů napříč krajinou, včetně zajištění jejich konektivity (propojení).
- d) Ponechávat dostatečně velké skupiny stromů či porostů bez managementu jako možnost, jak ovlivnit věkovou strukturu lesa, resp. krajiny.
- e) Napodobovat strukturní heterogenitu známou z přírodních lesních krajin. Zde je možné využít různých pěstebních technik a systémů ve variabilních prostorových měřítkách. Patří sem např. používání skupinovitých výběrů nebo podrostních způsobů hospodaření, které vedou k zachování a podpoře více etážovitě (multi kohortní) struktury pozdně sukcesních vývojových fází porostů. K udržení heterogenity v měřítku krajiny to však samo o sobě nestačí.

- f) Doporučuje se proto kombinovat výše uvedené s pěstebními systémy, které vyžadují silnější těžební zásahy (snižování úrovně zápoje, hustoty porostů) a zahrnují přírodních disturbancí do procesu obnovy (regenerace) lesa.
- g) Snažit se maximálně diferencovat těžbu dřeva (jak z hlediska intenzity, tak plošného rozsahu) v rámci tradičních systémů pěstování lesa. Vhodné je proto používat prostorově diverzifikované vzorce těžeb k podpoře velikosti a propojení stanovišť (habitatů).

Pro krajinu s převahou zemědělství platí stejné hlavní zásady jako pro krajinu s převahou lesů. Les se zde však vyskytuje pouze ve formě fragmentů, které někdy bývají v krajinách s velmi intenzivní zemědělskou výrobou či hustou dopravní infrastrukturou přirovnávány k jakýmsi „ostrovům“. Základní rozdíl oproti krajinám s převládajícími lesy je v tom, že velikost populace druhů souvisejících s lesem je omezena na menší fragmenty lesů a komunikaci mezi populacemi brání zemědělská matrice nevhodná pro lesní druhy. V takovém kontextu by se management orientovaný na biologickou rozmanitost měl zaměřit především na rozšiřování zachování fragmentů lesa a maximalizaci jejich strukturální a funkční propojenosti (konektivity). Zvětšování stávajících fragmentů lesa je výhodnější než vytváření nových ploch, protože chrání jádrovou oblast fragmentu před invazí plevelných rostlin a před přílivem hnojiv a pesticidů, běžně používaných při zemědělských činnostech. Zvětšené fragmenty také podpoří populace druhů s omezenou pohyblivostí, což je zvláště důležité, jsou-li fragmenty např. (pra)staré lesy. Maximalizace konektivity lze dosáhnout zachováním a obnovou stromových krajinných prvků, jako jsou zbytky stanovišť remízků a starých hájů a stromů, živé ploty a stromy lemované průchody, a/nebo vytvářením nových fragmentů jako odrazových můstků. Specifickým problémem managementu biodiverzity v krajinném měřítku je pak management zvěře.

2.4.6 Metodické postupy popisující vybrané přístupy hospodaření s ohledem na ochranu a podporu biodiverzity pro podmínky v České republice

Nepasečnému hospodaření usilujícímu o nestejnověké porosty se podrobně věnují např. Poleno (1997), Košulič (2010), Remeš (2018) nebo Dobrovolný (2018). Management mrtvého dřeva metodicky zpracovali Jankovský et al., (2006) a Bače a Svoboda, (2016). Integrativní systém retence habitatových stromů Marteloscope (program Integrate+) vyvinuli Kraus et al., (2016a,b). Metodiku opatření na podporu saproxylického hmyzu zpracoval Krása, (2015). Byla vydána metodika péče o světlé lesy včetně tradičních managementů (Čížek et al., 2016) i metodika ořezávání stromů (*pollarding*) (Čížek et al., 2020). Metodiku pěstování nízkého lesa a převodů na nízký les vydali Knott et al., (2011). Metodiku pěstování středního lesa a převodů na střední les publikovali Hurt et al., (2011). Lesnický systém zaměřený na strukturální komplexnost lesa a imitující přirozené disturbance ve smyslu ekologického lesnictví, které deklaruje ochranu a podporu biodiverzity, pak blíže popisuje Kjučukov (2022).

3. LES JAKO SÍŤ VZTAHŮ

3.1 POTRAVNÍ SÍŤ

Radek Michalko

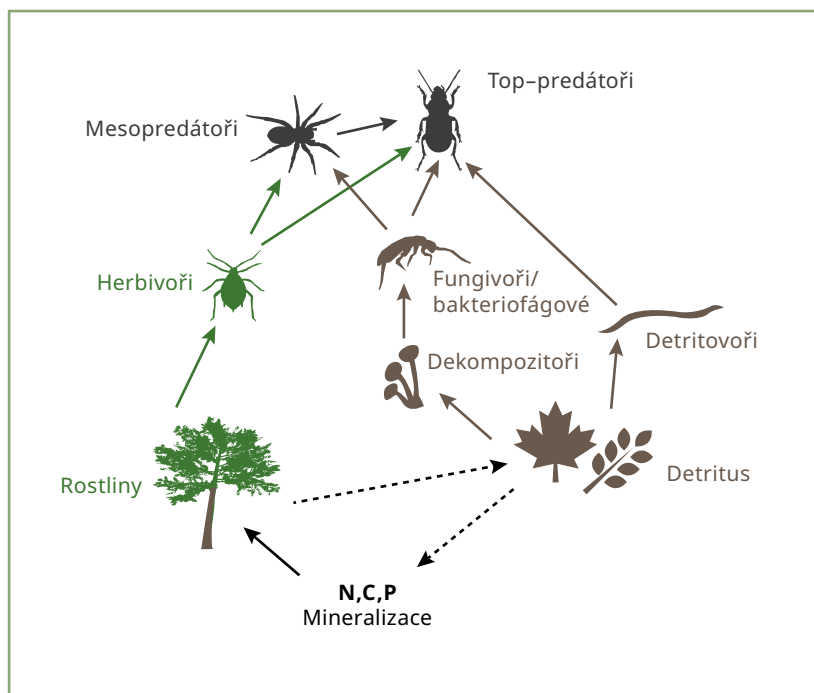
3.1.1 Úvod

Potravní či trofickou síť si lze představit jako síť vztahů mezi druhy (organismů), díky nimž dochází k toku energie, živin a látek ve společenstvu. Zjednodušeně by se dalo říct, že potravní sítě popisují, co konzumuje co. Potravní síť tak představuje určitý typ ekologické interakční sítě. Dynamiku potravních sítí ovlivňují vertikální interakce konzument–zdroj, ale nepřímo i jiné pozitivní a negativní interakce typu konzument–konzument a zdroj–zdroj, které se označují jako horizontální či intragildové interakce. Výzkum potravních sítí se proto zabývá i tím, jak tyto horizontální interakce ovlivňují vertikální transfer látek a energií v potravních sítích. Pochopení toho, co určuje složení a dynamiku potravních sítí v lesních ekosystémech, nám může pomoci vytvořit management, který by dokázal zefektivnit produkční i mimoprodukční funkce lesů včetně ochrany biodiverzity, stability ekosystémů v měnícím se prostředí či produkce dřeva. Les zároveň není izolovaným ekosystémem, ale je součástí meta-ekosystému v krajině, kde se jednotlivé habitaty navzájem ovlivňují, protože mezi nimi dochází k výměně látek, energií a organismů. V této kapitole popíšeme základní struktury potravních sítí a to, jak tyto struktury vznikají a jaké ekologické pochody a vlastnosti ekosystémů mohou ovlivňovat (viz [kap. 3.1.2](#)). Následně představíme základní trofické interakce, které ovlivňují dynamiku trofických sítí (viz [kap. 3.1.3](#)). Poté uvedeme mechanismy regulující tok živin a energií v trofické síti a vysvětlíme, jak se díky propojenosti potravní sítě mohou nepřímo ovlivňovat nepřilehlé trofické úrovně (viz [kap. 3.1.4](#)). V poslední podkapitole bude stručně nastíněna problematika potravních meta-sítí (viz [kap. 3.1.5](#)).

3.1.2 Architektura a topologie potravních sítí

V každém lesním patře, podobně jako v jiných typech ekosystémů, lze rozlišit dva kanály proudu látek, živin a energií, tzv. dekompoziční (hnědý) kanál a herbivorní (zelený, pastevecko-kořistnický) kanál ([obr. 3.1.1](#)). Bazálním zdrojem dekompozičního kanálu je neživá organická masa a dále se tento kanál skládá z dekompozitorů (bakterií, hub), detritovorů, bakteriovorů, fungivorů a predátorů (více k rozkladu organické hmoty v půdním prostředí viz [kap. 4.1](#) a [5.2](#)). Bazálním zdrojem herbivorního kanálu je živá rostlinná biomasa, navíc se kanál skládá z herbivorů a predátorů. Oba kanály jsou však na mnoha místech propojeny. Generalističtí predátoři jako slíďákovití pavouci a někteří střevlíkovití brouci loví chvostokoky patřící do dekompozičního kanálu a mšice patřící do herbivorního kanálu. Velká část primární produkce (rostlinné biomasy) i sekundární

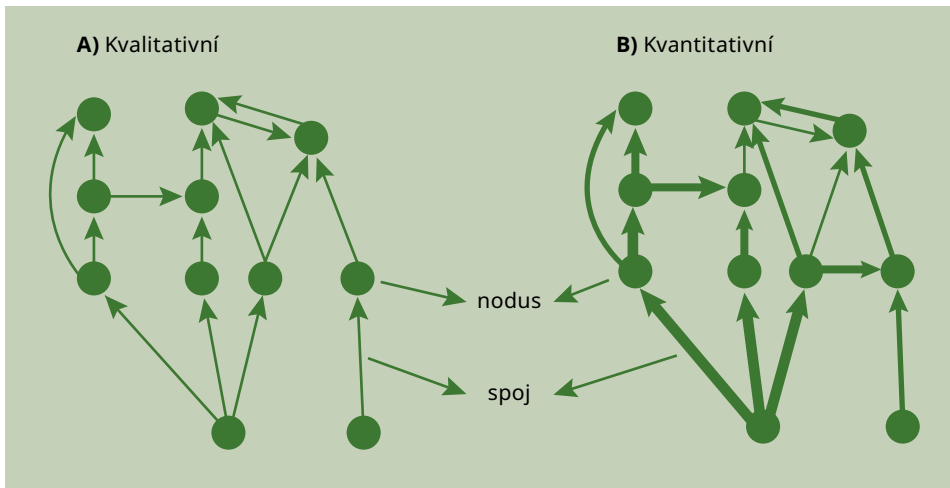
produkce (živočišné biomasy) z herbivorního kanálu končí opět v dekompozičním kanále. Rozložená odumřelá biomasa následně poskytuje živiny rostlinám. Relativní význam obou kanálů se pak mění v závislosti na lesním patře a typu a sukcesním stádiu lesa. Ačkoliv by se mohlo zdát, že v nadzemní části stromů jsou prvky pouze herbivorního kanálu, ve skutečnosti k dekompozici odumřelých živočichů, listů aj. dochází i zde a tento rozklad může být velice intenzivní v různých dutinách stromu. Oba kanály lze popsat stejnými veličinami a probíhají v nich i podobné trofické interakce, přestože se jejich význam a intenzita liší. Nebudeme proto probírat specifika jednotlivých kanálů, ale volně uvedeme různé příklady z obou energetických kanálů.



Obr. 3.1.1 Zjednodušené schéma potravních sítí v lesním ekosystému. Směr celistvých šipek ukazuje tok živin a energií od zdroje ke konzumentovi. Přerušované šipky znázorňují transformaci jednoho typu zdroje v jiný typ (živá rostlinná biomasa v mrtvou rostlinnou biomasu a ta v minerální prvky). Barva šipek a jednotlivých komponent značí jednotlivé kanály toku látek a energií. Zelená barva značí herbivorní kanál a hnědá barva značí dekompoziční kanál. Černá barva značí spojení mezi oběma kanály. Pozn. černé šipky mohou vést i od konzumentů na začátek dekompozičního kanálu. (Upraveno podle: Schmitz, 2010.)

Architekturu potravních sítí lze popsat pomocí jednotlivých uzlů (nodů) a spojů (linek) mezi uzly (obr. 3.1.2). Jednotlivé nody pak nejčastěji představují jednotlivé druhy ve společenstvu, ale v závislosti na praktičnosti či předmětu zájmu výzkumu

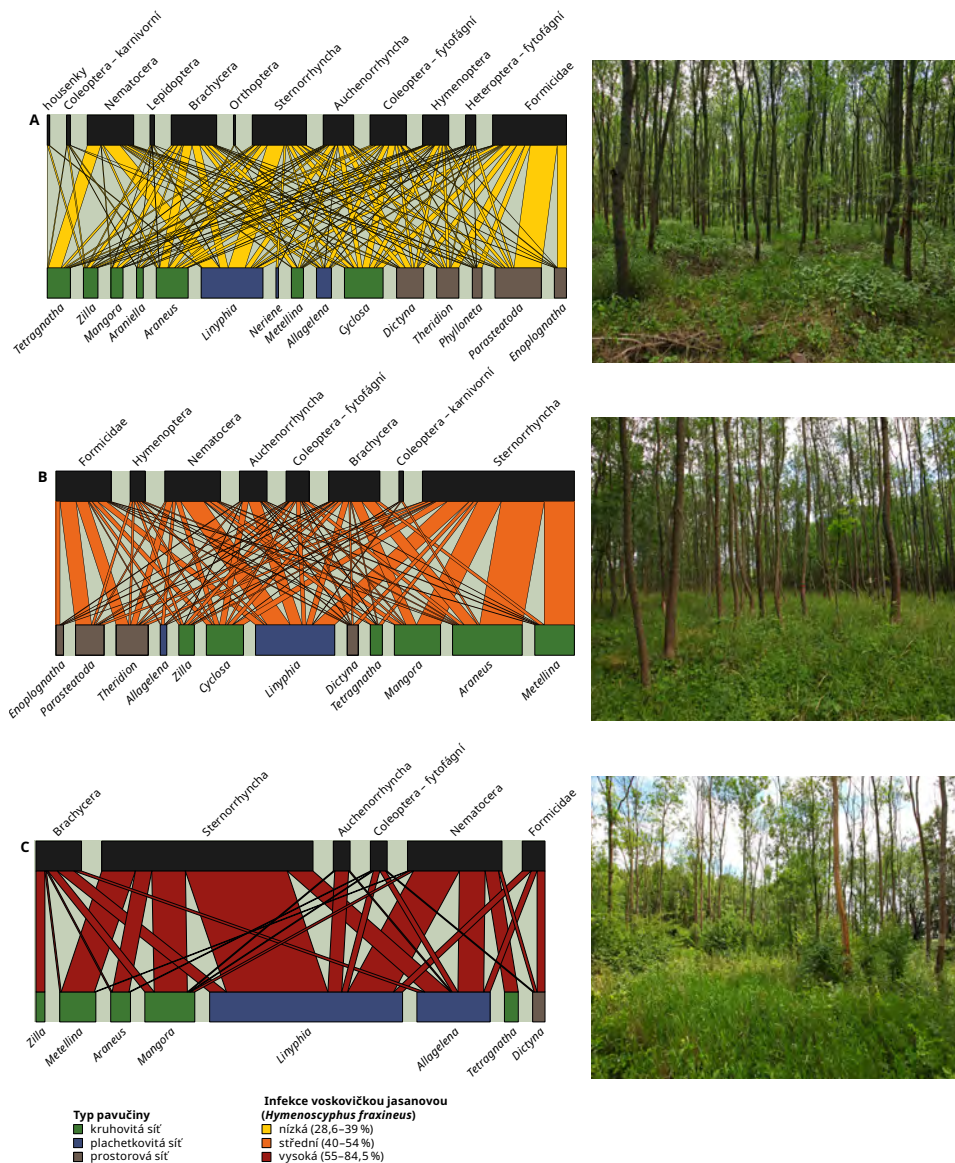
mohou jednotlivé nody reprezentovat i organizačně vyšší funkční entity (trofické úrovně, gildy, trofické druhy) nebo nižší funkční entity (pohlaví, vývojová stádia, fenotypy). V nejjednodušším případě pak jednotlivé spoje pouze spojují konzumenta s jeho potravními zdroji. Pokud jsou všechny spoje v diagramu znázorňující potravní síť rovnocenné, je takováto kvalitativní potravní síť značným zjednodušením reality. Nicméně jednotlivé spoje mohou mít kvantitativní charakter a představovat např. intenzitu interakce mezi nody v podobě *per capita* vlivu konzumenta na populační růst zdroje a naopak. Spoje mohou rovněž vyjadřovat potravní preference, počet zkonsumovaných jedinců nebo množství biomasy, transfer energie atd.



Obr. 3.1.2 Příklad hypotetické potravní sítě, která je znázorněna na kvalitativní (a) i na kvantitativní škále (b). Jednotlivé body znázorňují jednotlivé nody v síti (jedinci, populace, druhy, gildy, funkční skupiny) a jednotlivé šipky znázorňují směrované spoje mezi nody, tedy tok energie a živin od zdroje k jeho konzumentovi. V případě kvalitativní sítě jsou veškeré spoje rovnocenné, zatímco v kvantitativní síti (v tomto příkladu) jednotlivá síla spojů zachycuje relativní význam zdroje pro konzumenta. (Upraveno podle orig. autor.)

Díky ohromné diverzitě organismů ve společenstvu a náročnosti studia trofických vztahů (převážně mikroorganismů, ale i mnohých drobných členovců) doposud existuje jen minimum detailně popsanych lokálních potravních sítí. Závěry plynoucí z těchto lokálních sítí navíc nelze zobecňovat ani zkoumat obecné faktory, které ovlivňují dynamiku potravních sítí. Z praktického hlediska se proto zkoumají jen ty části celkové potravní sítě daného ekosystému, u nichž se předpokládá, že jednotlivé nody spolu interagují intenzivněji než s nody z jiných částí a že z těchto částí lze následně poskládat celkovou síť. V lesním ekosystému se mohou zkoumat potravní sítě v závislosti na lesním patře, tj. potravní síť v půdě, v podrostu a v koruně. V současné době roste popularita tzv. dvouúrovňové potravní sítě (obr. 3.1.3), která obsahuje dvě poměrně detailně rozlišené trofické úrovně v daném společenstvu (např. predátor–kořist, parazitoid–hostitel, parazit–hostitel, opylovač–rostlina)

v rámci určitého společenstva. Tento typ sítě umožňuje zkoumat, jak se jednotlivé vlastnosti sítě (tab. 3.1.1) mění v závislosti na působení vnějších faktorů, jako jsou např. typ habitatu, klimatické podmínky, disturbance a jiné. Naopak lze rovněž zkoumat, jak jednotlivé vlastnosti sítě ovlivňují fungování ekosystémů.



Obř. 3.1.3 Porovnání dvouúrovňové trofické sítě, tvořené síťovými pavouky a jejich kořistí, mezi třemi úrovněmi napadení v mladých a středně starých jasanových porostech invazní patogenní houbou *Hymenoscyphus fraxineus*. Spodní obdélníky představují jednotlivé

rody síťových pavouků a horní obdélníky jejich kořist. Šířka obdélníků pak představuje relativní početnost pavouků nebo typu kořisti. Spoje mezi horními a dolními obdélníky spojují pavouky s jejich kořistí a relativní šířka spojů pak vyjadřuje míru predace. Zatímco věk porostů neměl na studované charakteristiky potravní sítě vliv, z obrázku je patrné, že komplexnost potravní sítě klesala s úrovní napadení. (Upraveno podle: Michalko et al., 2021; Foto: O. Košulič.)

Pomocí uspořádání nodů a polohy a síly spojů lze vyjádřit a kvantifikovat nej-různější vlastnosti potravní sítě jako celku (např. konektanci, zahrňednost, modularitu a jiné; viz [tab. 3.1.1](#)), ale i vlastnosti jednotlivých nodů v rámci sítě (klíčovost, specializaci). Uspořádání nodů a spojů a síla spojů tak představují architekturu či topologii potravní sítě. Architektura potravní sítě je určována interakcemi uvnitř potravních sítí a zároveň sama určuje funkci společenstva v ekosystému. Potravní síť a její architektura je tak velmi dynamickým systémem se spoustou zpětných vazeb. Tak např. homogenní prostředí, jako jsou stejnověkové monokultury lesních plantáží, velice často hostí pouze limitované spektrum zdrojů v podobě potravy i prostoru (skrýše, mikroklima aj.). To může zapříčinit koexistenci jen několika málo druhů ve společenstvu s nízkým stupněm modularity (modularita znamená, že nody uvnitř modulu interagují silněji než nody z jiných modulů), zahrňedění (potrava specializovaných druhů tvoří podmnožinu potravy generalistických druhů) a funkční komplementarity v potravní síti. Předpokládá se, že potravní síť složená z většího počtu modulů je stabilnější než nemodulární potravní síť. Je to dáno tím, že efekt disturbance v podobě sekundárních extinkcí neprostopuje snadno mimo určitý modul. Principiálně to tedy znamená, že hospodaření, které zvýší heterogenitu mikrobiotopů, podpoří modularitu potravních sítí, a tedy jejich stabilitu. Podobně potravní síť, která má větší stupeň zahrňedění, je považována za stabilnější, protože funkčně redundantní druhy mohou při extinkci (vymizení) určitého druhu zastoupit jeho funkci. Homogenní prostředí často zvyšuje překryv nik a negativní interakce (např. vyšší kompetici) ve společenstvu přirozených nepřátel škůdců, čímž se může snížit predační tlak na škůdce. To může být důvod, proč je v heterogenním prostředí polykultur lesních porostů menší herbivorie než v homogenním prostředí monokultur. Z příkladů tak vyplývá, že diverzifikované prostředí v podobě různověkových a polykulturních lesních porostů může hostit stabilní potravní síť, které minimalizují škody způsobené herbivorními škůdci.

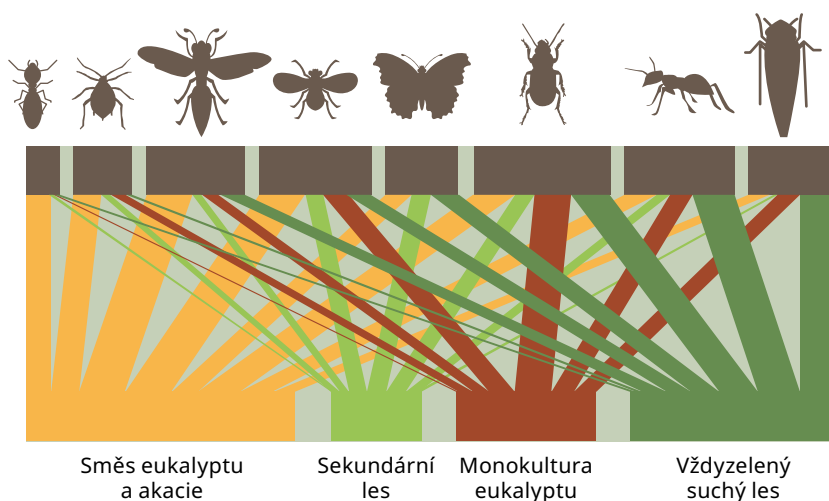
Tab. 3.1.1 Příklady hojně používaných měř vlastností potravních sítí na různé úrovni. Pro některé míry může existovat více indexů s různými matematickými vlastnostmi, a tedy i více interpretací.

VLASTNOST	ÚROVEŇ	MÍRA	POPIS
Počet taxonů (S, richness)	Síť	Kvalitativní	Celkový počet nodů v potravní síti
Počet trofických spojů (L, links)	Síť	Kvalitativní	Počet směřovaných potravních spojů mezi nody

VLASTNOST	ÚROVEŇ	MÍRA	POPIS
Hustota trofických spojů (L/S , <i>linkage density</i>)	Síť	Kvalitativní	Počet spojů na taxon. Průměrná míra specializace taxonů/skupin
Konektance (L/S^2 , <i>connectance</i>)	Síť	Kvalitativní	Poměr počtu realizovaných spojů ku všem možným spojům
Generalismus (G , <i>generality</i>)	Síť	Kvalitativní	Průměrný počet kořisti na konzumenta
Zranitelnost (V , <i>vulnerability</i>)	Síť	Kvalitativní	Průměrný počet konzumentů na kořist
Robustnost (<i>robustness</i>)	Síť	Kvalitativní	Nejmenší počet sekundárních extinkcí po odejmutí určitého druhu
Zahnížděnost (<i>nestedness</i>)	Síť	Kvalitativní / kvantitativní	Tendence specializovaných nodů mít složení potravy jako podmnožinu více generalizovaných nodů
Modularita (<i>modularity</i>)	Síť	Kvalitativní / kvantitativní	Tendence potravních sítí vytvářet moduly, kdy nody uvnitř modulu spolu silně interagují, zatímco nody mimo modul interagují slabě.
Překryv nik (<i>niche overlap</i>)	Síť	Kvalitativní / kvantitativní	Průměrná podobnost složení potravy mezi nody
Specializovanost ($H2'$, <i>specialisation</i>)	Síť, nodus	Kvantitativní	Celková specializace všech interagujících nodů v potravní síti
Distribuce interakcí (<i>degree distribution</i>)	Síť	Kvalitativní / kvantitativní	Distribuce počtu interakcí jednotlivých nodů
Klíčovost (<i>keystoness</i>)	Nodus		Význam nodu pro fungování celé sítě
Omnivorie	Síť, nodus	Kvantitativní	Počet využívaných trofických úrovní / směrodatná odchylka trofické pozice zdrojů využívaných / průměr předchozích

Podobně jako v případě biodiverzity, kdy se nemusí lišit počet druhů organismů či vyrovnanost ve dvou typech lesa, ale liší se druhové složení určité taxonomické skupiny, nemusí se lišit některé vlastnosti (zejména ty kvalitativní) potravní sítě ve dvou typech lesa, ale pozice a síla jednotlivých spojů ano. Jinými slovy, určitý predátor může v lese typu A lovit převážně housenky a mšice jen okrajově, zatímco v lese typu B to může být naopak. Např. různé typy reforestrací v Thajsku v podobě monokultury eukalyptu, směsi eukalyptu a akácie a sekundárního lesa mění spek-

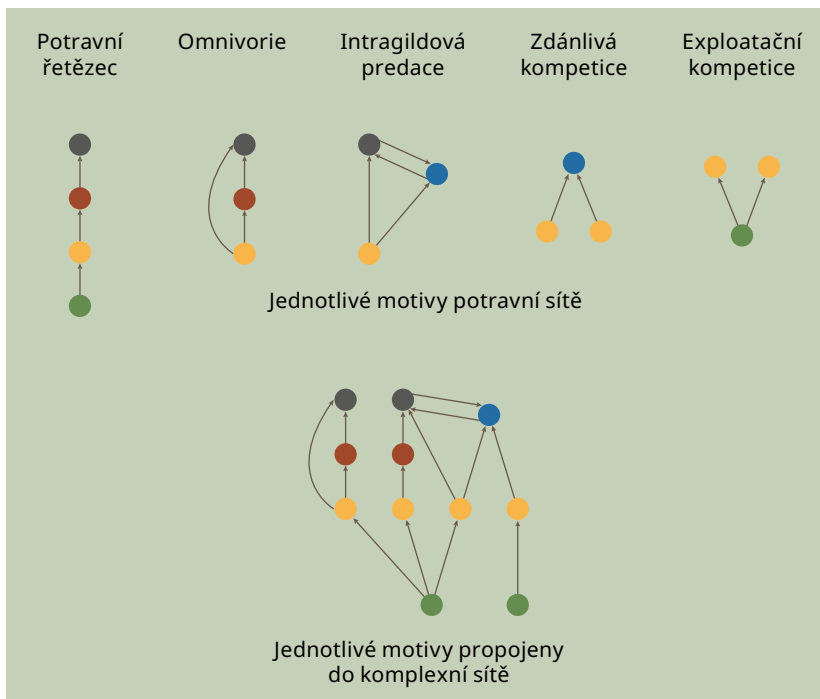
trum kořisti, kterou loví společenstvo sítových pavouků v podrostu, oproti přirozeným suchým vždyzeleným lesům (obr. 3.1.4). To je dáno tím, že struktura podrostu v reforestacích se liší od přirozeného lesa, čímž se mění prostředí, které předurčuje odlišný typ lapací sítě pavouků. Rozdílný typ sítě pavouků pak selektuje odlišný typ kořisti, který pavouci loví. Dané rozdíly nejsou vysvětlitelné rozdílnou dostupností kořisti pro sítové pavouky. Z daného vyplývá, že ani jedna z reforestací nebyla schopna obnovit sledovanou ekosystémovou funkci (tj. predaci). Ve skutečnosti se od přirozeného lesa nejvíce lišil sekundární les (obr. 3.1.4). Přerozdělení trofických spojů v potravní síti může mít za následek změnu v proudění látek a energií v ekosystému. Z ochrannářského hlediska, kdy je nutné chránit převážně ekosystémové funkce, se tak zdá, že není vhodné spoléhat se na to, že reforestace po vykácení přirozených lesů dokážou znovuobnovit přirozené ekosystémové funkce. Ochrannářský management, co se tropů týče, by se tedy měl spoléhat spíše na ochranu dosa-
 vadních přirozených lesních porostů.



Obr. 3.1.4 Porovnání kořisti ulovené sítovými pavouky v různých reforestacích a v přirozeném vždyzeleném suchém lese. Spodní obdélníky představují společenstvo sítových pavouků a horní obdélníky jejich kořist. Šířka obdélníků pak znázorňuje relativní početnost pavouků nebo typu kořisti. Spoje mezi horními a dolními obdélníky spojují společenstvo pavouků s jeho kořistí a relativní šířka spojů pak vyjadřuje míru predace. (Upraveno podle: Michalko et al., 2021.)

3.1.3 Základní motivy ovlivňující dynamiku potravních sítí

Jednotlivé nody, obvykle dva až čtyři, a spoje mezi nimi tvoří určité motivy interakcí, které se v potravní síti opakují, a tvoří tak stavební kameny potravní sítě (obr. 3.1.5). Pochopení dynamiky uvnitř těchto motivů a její kvantifikace umožňuje kalibraci složitějších teoretických modelů, zkoumajících dynamiku celých potravních sítí. Zároveň pomáhají sestavit manipulační experimenty, které mohou teorii ověřit empiricky. Mezi základní motivy trojických interakcí patří potravní řetězec, omnivorie, intragildová predace, exploatační kompetice, zdánlivá kompetice a zdánlivý mutualismus. Proporce a důležitost jednotlivých modulů se v různých ekosystémech liší a mohou se měnit v závislosti na dalších podmínkách, jako např. na klimatu a disturbanci. Z důvodu rozsahové limitace této publikace bude v následující části textu podrobněji rozvinuta definice potravní sítě, její dynamika a význam většiny motivů potravních sítí, kromě zdánlivého mutualismu a exploatační kompetice, které jsou dopodrobna rozebírány ve všech základních učebnicích ekologie.



Obr. 3.1.5 Schematické znázornění základních motivů potravní sítě a jejich zakomponování do složitější sítě. Směr šipek naznačuje tok živin a energií, tedy směr od zdroje ke konzumentovi. (Upraveno podle: Verhoef a Olff, 2010.)

Potravní řetězec

Mezi základní motivy v potravní síti patří potravní řetězec, který vyjadřuje proudění živin, energií a látek od nejnižší po nejvyšší trofickou úroveň (obr. 3.1.5). Délka potravního řetězce vyjadřuje, kolik spojů existuje mezi nejnižší a nejvyšší trofickou úrovní, tj. počet spojů od bazálního zdroje po vrcholového predátora, který není loven ničím jiným. Délka potravního řetězce ovlivňuje celou řadu ekosystémových funkcí, včetně primární a sekundární produktivity či stability transferu látek a energií. Samotné prodloužení trofického řetězce může proběhnout třemi vzájemně se nevylučujícími způsoby. V první řadě to může být přidáním nového vrcholového predátora, dále pak může růst diverzita nebo relativní abundance mezopredátora nebo si predátoři mohou začít vybírat jinou kořist, včetně kořisti na vyšší trofické úrovni. Naprostá většina potravních řetězců obsahuje 3–4 trofické úrovně a jejich délka je tedy 2–3 spoje. Otázkou tak je, co limituje délku potravního řetězce? Existují tři základní hypotézy vysvětlující délku trofického řetězce a těmi jsou produktivita ekosystému, velikost plochy ekosystému a disturbance.

Hypotéza o produktivitě ekosystému předpokládá, že existuje omezený počet trofických úrovní kvůli neefektivnímu transferu energie mezi trofickými úrovněmi, protože konzument je v průměru schopen asimilovat pouze 10 % energie, která je obsažena v jeho potravním zdroji. **Hypotéza o velikosti plochy ekosystému** může být do jisté míry spjata s hypotézou produktivity, jelikož předpokládá, že větší území má celkově více dostupných bazálních zdrojů. Nicméně za efektem velikosti plochy ekosystému na délku trofického řetězce mohou stát i jiné vlivy, jako např. prostorová dynamika interakce predátor–predátor, kdy větší prostor umožňuje prostorovou separaci negativně interagujících predátorů, a tedy koexistenci více druhů predátorů. **Hypotéza disturbance** předpokládá, že disturbance zkracují délku potravního řetězce, protože některé matematické modely indikují, že dlouhé potravní řetězce jsou nestabilní.

V lesních ekosystémech doposud neexistují manipulativní experimenty, které by dané hypotézy testovaly, nicméně existuje několik málo observačních studií, které dané hypotézy prověřovaly pomocí analýzy izotopů uhlíku a dusíku. Jedna studie zkoumala trofickou pozici střevlíka (*Carabus l. lateralis*) a vosy (*Vespula vulgaris*) v jírovcových porostech ve Španělsku v závislosti na disturbanci půdy prasetem divokým a člověkem a na různých ukazatelích produktivity prostředí. Trofická úroveň střevlíků klesala s mírou disturbance prasetem divokým a stoupala s množstvím luk v okolí lesního porostu, kdy louky byly díky hnojení úživnější než zkoumaný les. Naopak trofická úroveň vosy rostla s rostoucí druhovou bohatostí rostlin v podrostu, které hostily více hlavní potravy vos. Tyto výsledky tak podporují energetickou hypotézu i hypotézu disturbance, které postulují, že počet trofických úrovní je vyšší v energeticky bohatém a stálém prostředí. Nicméně výsledky této studie je potřeba vnímat s rezervou, jelikož celá řada ukazatelů disturbance a produktivity použitá v dané studii nebyla jasným indikátorem či mohla reprezentovat indikátory více hypotéz najednou. Studie z Bornea, která zkoumala trofickou pozici mravenců v závislosti na intenzitě selektivní těžby dřeva v tropickém deštném pralese, odhalila, že se pozice některých druhů mravenců vlivem těžby naopak zvýšila, a trofický řetězec se tak následně prodloužil. Vliv disturbance na délku potravního řetězce v lesích se

tedy zdá být silně variabilní podobně jako u sladkovodních ekosystémů. Variabilní efekt disturbance na délku potravního řetězce není překvapivý, jelikož různé typy disturbance a jejich intenzita mohou různě ovlivňovat složení a dostupnost kořisti pro predátory. Disturbance může např. z pohledu predátorů zvýšit produktivitu prostředí, což má konzistentnější efekt na délku potravního řetězce.

Omnivorie

Omnivorie znamená, že organismus získává potravu z více než jedné trofické úrovně. Např. vrcholový predátor může lovit mezopredátora a primárního konzumenta a zároveň i konzumovat bazální zdroj. Omnivorie je v přírodě velice rozšířená a může zahrnovat kontinuální omnivorii, kdy je organismus omnivorní po celý svůj život, anebo změnu potravy v průběhu života. Např. mnoho blanokřídlých parazitoidů se v juvenilním stádiu živí tkáněmi živočišného hostitele, zatímco v dospělosti se živí nektarem. Zároveň lze rozlišit míru omnivorie, kdy se živočich může pohybovat na kontinuu převážně herbivor / oportunistický predátor – převážně predátor / oportunistický herbivor.

Omnivorie patří mezi základní charakteristiky potravní sítě ([tab. 3.1.1](#)) a v kontextu komplexních potravních sítí je považována za stabilizační element, protože zajišťuje mnoho slabých interakcí tvořících kompenzační mechanismy, mezi které se rozprostře vliv případné disturbance. Omnivorie může zároveň zkracovat délku trofického řetězce tím, že se mnoho živočichů na vrcholu potravního řetězce živí rovněž potravou na bázi řetězce. Kratší potravní řetězec je pak považován za stabilnější. Nicméně definice omnivorie je široká a ve skutečnosti existují různé typy omnivorie, které teoreticky mohou mít různý vliv na stabilitu a dynamiku potravních sítí. Výzkum toho, jak jednotlivé formy omnivorie ovlivňují stabilitu potravních sítí, je v současné době teprve v počátcích.

Intragildová predace

Intragildová predace je specifický případ omnivorie a je definována jako interakce mezi predátory, kdy predátoři soupeří o určitý zdroj potravy a zároveň mezi nimi dochází k predaci. To znamená, že tato interakce je složena ze dvou složek – exploatační kompetice a predace. Např. pavouci, střevlíci a ptáci velice často loví a konzumují jiné pavouky. Je však potřeba neplést si intragildovou interferenci s intragildovou predací. Např. lvi zabíjejí gepardy nebo hyeny, ale nekonzumují je, a tím pádem z nich nezískávají energii a živiny, které by mohli přeměnit v potomstvo. Intragildová interference tedy není ekvivalentní s intragildovou predací. Nicméně kanibalismus, kdy dochází k predaci mezi jedinci stejného druhu, lze považovat za speciální formu intragildové predace. Vzájemná predace mezi predátory může být symetrická, kdy se predátoři loví navzájem ve stejné míře, nebo častěji vykazuje různý stupeň asymetrie až po stav, kdy pouze top-predátor loví mezopredátora. Důležité je brát v potaz i relativní sílu exploatační kompetice a predace. Pokud je predace minimální či velice příležitostná, pak se dynamika intragildové predace v podstatě blíží exploatační kompetici. Naopak pokud je exploatační kompetice takřka nulová, pak se dynamika blíží trofickému řetězci.

Intragildová predace zásadně ovlivňuje dynamiku potravních sítí (viz [kap. 3.1.2](#)) a složení společenstev predátorů. Původní modely, které předpokládaly dominanci top-predátora v predaci a dominanci mezopredátora v exploatační kompetici, predikovaly pouze malý prostor pro koexistenci mezopredátora a top-predátora v prostředí se střední mírou produktivity. V málo produktivním prostředí mezopredátor kompetičně vyloučí top-predátora, jelikož je schopný tolerovat nižší hladinu zdrojů. V produktivním prostředí, kdy je bazální zdroj schopen udržet vysoké abundance top-predátora, dojde k vyloučení mezopredátora z důvodu negativního vlivu predace a exploatační kompetice. Pokud dochází i k malé míře reciproční predace, je prostor pro koexistenci predátorů ještě zmenšen. Nicméně v přírodě existuje celá řada velice diverzifikovaných společenstev predátorů, obzvláště bezobratlých, mezi nimiž dochází k intragildové predaci. To vedlo k otázce, jak je navzdory původním teoretickým modelům koexistence tak velkého množství predátorů možná. Svou roli hraje kanibalismus uvnitř populace predátorů, který limituje vnitřní populační růst predátorů, dále asymetrie predace, relativní síla exploatace a predace či adaptivní přepínání top-predátora mezi lovem mezopredátora a kořisti. Velmi účinným mechanismem, který rozšiřuje prostor pro koexistenci predátorů, je nicméně rozdělování prostorových a trofických nik (tzn. diferenciací nik; [kap. 6.1](#)). Heterogenní prostředí, které poskytuje úkryt mezopredátorovi před vrcholovým predátorem, tak zvyšuje koexistenci. Pokud predátoři využívají i jiné typy kořisti, snižuje to exploatační kompetici, ale také pravděpodobnost setkávání v potravních ostrůvcích s kořistí, kterou predátoři navzájem nesdílejí. Udržováním prostorově a potravně diverzifikovaných lesů pak můžeme udržovat i diverzifikované společenstvo predátorů, které nám může poskytnout mnoho ekosystémových funkcí, jako je např. snižování míry herbivorie (viz [kap. 3.1.4 Trofické kaskády](#)).

Zdánlivá kompetice

Zdánlivá kompetice v podstatě vyjadřuje negativní nepřímou interakci mezi druhy organismů (jedinci, populacemi, funkčními skupinami) zprostředkovanou jejich společným přirozeným nepřítelem (predátorem, parazitoidem, parazitem, patogenem). Mezi těmito druhy však není jiný negativní vztah typu exploatační kompetice. Klasickým příkladem zdánlivé kompetice je introdukce zajíce měnivého (*Lepus americanus*) na kanadském ostrově Newfoundlandu, která v místních boreálních lesích vedla k poklesu až eliminaci původního zajíce polárního (*Lepus arcticus*). Tento pokles nebyl způsoben kompeticí, ale přemnožením lišky obecné, jejíž početnost se navýšila právě díky zajíci měnivému. Podobně fungivorové (např. chvostokoci) mohou udržovat početné populace generalistických bezobratlých predátorů (např. pavouků, střevlíků), které díky vysokým počtům mohou vyvinout silný predací tlak na herbivory typu mšice. Predátoři tak díky vysokým abundancím mohou vyvinout velký predací tlak i na kořist, která je spíše příležitostnou kořistí jednotlivých jedinců predátora. Nicméně zdánlivá kompetice se nemusí týkat pouze konzumace, ale určitý druh může např. poskytovat úkryt přirozenému nepříтели jiného druhu nebo jinak podporovat jeho populační růst. Některé rostliny poskytují úkryt herbivorům, kteří pak zvyšují konzumaci jimi preferované živné rostliny.

Zdánlivá kompetice se zdá být důležitým faktorem určujícím strukturu potravních sítí, jelikož různými studii, které zkoumaly její zastoupení/frekvenci v různých potravních sítích, bylo prokázáno, že se vyskytuje častěji, než by bylo možné považovat za náhodu. Z hlediska dynamiky zdánlivé kompetice je vítězem ten druh, který je schopen tolerovat nejvyšší hustotu predátora, tj. zachová si nezáporný populační růst. Díky tomu, že populační růst je ovlivněn mnoha faktory včetně environmentálních podmínek, může změna těchto faktorů modifikovat výsledek zdánlivé kompetice.

Nicméně to, že dva druhy sdílejí společného predátora, ještě nemusí znamenat, že dochází ke zdánlivé kompetici, ale naopak může docházet ke zdánlivému mutualismu. Například pokud se predátoři agregují v potravních ostrůvcích s určitým druhem kořisti a chovají se podle teorie optimálního potravního chování, opouštějí daný ostrůvek dříve, než zkonsumují veškerou kořist. Vlivem toho, že dochází k agregaci v prostoru, vznikají v krajině ostrůvky s velkou a malou hustotou predátora. Kořist v ostrůvcích s malou hustotou predátora má tak čas k regeneraci. Pokud tedy různé potravní ostrůvky hostí jiné druhy kořisti, tyto druhy pak mohou být ve vztahu zdánlivého mutualismu namísto kompetice. Směr a intenzita nepřímé interakce (tj. zda zdánlivá kompetice vůbec probíhá) závisejí na mnoha faktorech, mezi něž patří celková predační odpověď predátora k hustotě kořisti nebo časová škála, která je brána v potaz. Přestože byla zdánlivá kompetice dokumentována v mnoha případech a je velmi častou interakcí, je tato problematika složitá. V recentní rozsáhlé rešerši (viz doporučená literatura) je uvedeno, že je možný v podstatě jakýkoliv scénář, pokud dojde ke správné kombinaci výběru kořisti a využívání potravních ostrůvků predátorem.

3.1.4 Regulace sítí a trofické kaskády

Top-down a bottom-up kontrola společně regulují potravní sítě

V průběhu minulého století docházelo mezi ekology k poměrně bouřlivým debatám o tom, zda je tvar trofické pyramidy (tj. distribuce biomasy či abundancí napříč trofickými skupinami v ekosystému) určován dostupností zdrojů a potravní sítě jsou regulovány ze spodu (tj. **bottom-up**), nebo naopak zda je dostupnost zdrojů určována konzumenty a potravní sítě jsou regulovány shora dolů (tj. **top-down**). Obě hypotézy pak získávaly různou podporu. Později se je ekologové snažili sjednotit do jednoho teoretického rámce, který předpokládá, že potravní sítě jsou bottom-up regulovány v neproduktivním prostředí, zatímco v produktivním prostředí, které je schopno uživit dostatečné množství predátorů, převládá top-down regulace predátory. Přestože tuto hypotézu rovněž nelze považovat za obecné pravidlo, jelikož existují důkazy, které ji potvrzují i vyvracejí, je v současné době obecně přijímáno, že bottom-up a top-down interakce se v potravních sítích vyskytují současně a navzájem se ovlivňují. Celkově lze říci, že bottom-up procesy určují tok energie a živin do systému, zatímco top-down procesy ovlivňují jejich redistribuci v systému. Závisí na organizační škále a mnoha ekologických faktorech, který typ kontroly převládá a jak spolu budou oba mechanismy interagovat.

Interakce mezi bottom-up a top-down procesy v dřevinných, potažmo lesních porostech je poměrně složitá, nicméně zásadní. V přirozených boreálních a temperátních lesích interakce mezi bottom-up a top-down procesy určuje dynamiku otevřených plošek, která je nutná pro přirozenou obnovu stromů. Disturbance v podobě ohně, hmyzích herbivorů a patogenů mohou mít za následek odumření dospělých stromů na poměrně rozsáhlém území. V této fázi je tedy lesní porost kontrolován top-down. Po odumření stromů se otevře korunové patro a začne prostupovat světelné záření až k podrostu. Díky tomu začnou růst semenáčky, ale i ostatní rostliny, s nimiž si semenáčky konkurují o světlo a živiny. V této fázi jsou semenáčky limitovány bottom-up dostupností světla a živin. Jakmile však semenáčky dorostou do stádia odrostku, začnou je poměrně vydatně spásat kopytníci, kteří tak výrazně zpomalují obnovu porostu. Za určitých podmínek může být dokonce top-down kontrola kopytníky natolik silná, že odrostky nedokážou uniknout, a kopytníci tak převádějí ekosystém do alternativního stavu, kdy je dominován nedřevinnou vegetací. Nicméně pokud se odrostkům podaří dorůst do určité výšky (cca 200 cm), často uniknou herbivornímu tlaku kopytníků. V této fázi začne pravděpodobně opět dominovat bottom-up regulace, kdy mezi sebou soupeří jednotlivé dřeviny. Vliv kontroly potravních sítí lesů v této fázi je však doposud jen málo prozkoumán. Tento příklad je samozřejmě velmi značně zjednodušen a slouží jen pro hrubou představu, jak se jednotlivé mechanismy mohou navzájem střídat a ovlivňovat. Do hry vstupuje celá řada dalších faktorů (např. vrcholoví predátoři) a interakcí (např. mutualismus, facilitace, kaskády trofických interakcí). Regulační mechanismy jsou ovlivňovány celou řadou faktorů. V ekosystému může být jedna trofická úroveň regulována bottom-up, zatímco druhá top-down. Např. v mladých jasanových plantážích napadených invazním houbovým patogenem *Hymenoscyphus fraxineus* je výrazný stupeň herbivorie na listech jasanů a herbivorní hmyz redukuje listovou biomasu. Naopak pavouci, kteří loví herbivorní hmyz, se akumulují v potravních ostrůvcích s lokálně vysokým počtem herbivorů. Mladé jasanové se tak zdají být top-down regulovány herbivory, zatímco pavouci jsou herbivory regulováni bottom-up. Z hlediska druhově specifické odpovědi mohou predátoři vyvíjet predanční tlak na určitý druh herbivora, který si konkuruje s jiným kompetičně slabším druhem, kterého však predátoři neloví. Tím může dojít ke snižování početnosti kompetičně silnějšího herbivora a naopak k nárůstu početnosti konkurenčně slabšího herbivora. V rámci druhově specifické odpovědi se tak regulace mění, ale na úrovni celé trofické skupiny či ekosystému nikoliv, jelikož pokles biomasy jednoho druhu je kompenzován nárůstem početnosti jiného druhu (tzv. kompenzační dynamika). To, který regulační mechanismus pozorujeme, může záviset na charakteristice ekosystému. Např. v boreálním a nížinném opadavém lese herbivoři ovlivňují dynamiku pasek a druhové složení lesa, nicméně se zdá, že většinou nedokážou ovlivnit celkový pokryv lesa a zápoj korun v dlouhodobém časovém horizontu. Z toho vyplývá, že jednotlivé regulační mechanismy jsou velice propletené a jejich význam se může měnit s organizační škálou, a to jak mezi trofickými úrovněmi, tak i v rámci trofické úrovně, a může záviset na ekosystémové charakteristice, kterou bereme v potaz.

Význam regulačních mechanismů se může rovněž měnit v prostoru a čase, což může být způsobeno např. změnou kvality zdroje (např. nutriční kvalitou či obra-

nyschopností) či rozdílnými abiotickými podmínkami. Jeden příklad časoprostorové změny významu jednotlivých mechanismů byl uveden v úvodu této podkapitoly o vlivu mechanismů na dynamiku obnovy lesa. Z hlediska abiotických podmínek stimuluje déle trvající teplé počasí a klima populační růst hmyzu, a teplejší prostředí tak může zintenzivňovat dopad hmyzu – jako např. kůrovce – na odumírání lesa boreálního typu. Dalším příkladem změny významu jednotlivých regulačních mechanismů potravních sítí v čase jsou periodické populační exploze bekyně velkohlavé (*Lymantria dispar*), které mnohdy vedou k rozsáhlé defoliaci lesních porostů. V době populační exploze tak bekyně vykazuje silný top-down efekt na stromy. Nicméně v této době dochází k postupné akumulaci různých generalistických predátorů, jako jsou drobní savci, draví střevlíkovití brouci a ploštice. Zároveň dochází k rychlému množení patogenů bekyně. Tito přirození nepřátelé následně značně redukují populaci bekyně a ta se pak sama stává top-down regulovanou. Nicméně toto je poměrně značně zjednodušený popis dané skutečnosti, neboť trofické vztahy mezi populačními cykly bekyně a přirozenými nepřáteli jsou poměrně složité.

Z hlediska prostorové variability (a pravděpodobně i časové) je velice důležité doplňování zdrojů z okolních ekosystémů (z předchozího období). Doplňování živin může mít na svědomí např. srnčí zvěř, která se krmí na polích, ale odpočívá a vylučuje v okolních lesních porostech, nebo vodní hmyz, kdy larvy žijí ve vodním prostředí, ale dospělci vylétají a pohybují se v okolních lesích. Klasickým příkladem přísunu zdrojů zvenčí je přikrmování zvěře v zimních i letních měsících, kterého si může všimnout každý, kdo chodí do lesa. Toto má za následek snížení bottom-up regulace zvěře, která se přemnožuje a způsobuje vlastníkům lesa výrazné škody okusem stromků (srovnej rovněž s [kap. 4.6](#)). Přísun živin z okolních (agro)ekosystémů pak může rovněž redukovat potravní limitaci bezobratlých predátorů v lesních půdách, a snižovat tak význam bottom-up regulace. Naopak bezobratlí predátoři, kteří díky zásobování kořistí z okolních ekosystémů dosahují vysokých abundancí, mohou snižovat abundance detritivorů a herbivorů z lokálního lesního ekosystému, kteří jsou tak top-down regulováni. Samotní predátoři rovněž mohou pronikat z okolních ekosystémů do lesních porostů. Tento přísun predátorů z okolí může na jednu stranu zvyšovat abundance a diverzitu lokálního společenstva predátorů, a tím zvyšovat top-down regulaci primárních konzumentů. Na druhou stranu, pokud je prostředí chudé, např. z důvodu prostorové homogenity či nedostatku potravy, může docházet k zintenzivnění negativních interakcí mezi predátory samotnými. Intenzivní negativní interakce mezi predátory pak snižují predační tlak na primární konzumenty. Vlivem přísunu dalších predátorů z okolních ekosystémů do lokálně chudého prostředí se může bottom-up regulace lokálního společenstva predátorů zvýšit, zatímco regulace lokálního společenstva primárních konzumentů se může změnit z top-down na bottom-up. Celkově lze předpokládat, že přísun živin a organismů z okolních ekosystémů do lokálních dřevinných ekosystémů výrazně ovlivňuje regulaci lokálních potravních sítí. Směr a intenzita vlivu tohoto přísunu z venku může být podobně jako v jiných ekosystémech ovlivněna interakcí krajinných podmínek s lokálními podmínkami, jakými jsou produktivita a struktura habitatu. Bohužel vliv meta-ekosystémové dynamiky na regulační mechanismy v lokálních potravních sítích lesních porostů je doposud

málo prostudovaný. Nicméně tato znalost je nezbytná, pokud máme pochopit, jak pokračující fragmentace, izolace a zmenšování plochy lesních porostů a další změny, které doprovázejí globální změnu ve využívání krajiny, ovlivňují regulaci potravních sítí lesních ekosystémů.

Trofické kaskády

Trofická kaskáda znamená, že jedna trofická úroveň nepřímo ovlivňuje další nepřímou trofickou úroveň (např. abundanci, biomasu, fitness populace či společenstva), tj. nody v potravním řetězci jsou od sebe vzdálené minimálně dva spoje. Původně byly trofické kaskády formulovány z pohledu top-down kontroly, kdy predátoři konzumují herbivory, čímž snižují herbivorii, a nepřímo tak podporují růst a fitness rostlin. Klasickým příkladem je vyhubení velkých šelem typu vlk, rys a puma v boreálních a temperátních lesích v mnoha oblastech celého světa. V těchto částech světa došlo k populačním explozím kořisti velkých šelem, jako jsou srnci, siky nebo losi. Přemnožená zvěř pak intenzivně spásala vegetaci a působila rozsáhlé škody. Zvěř často nedovolovala regeneraci lesa a mnohdy úplně degradovala celé ekosystémy a snižovala celkovou biodiverzitu. Na určitých místech, např. v Yellowstonském národním parku, se proto rozhodli pro reintrodukcii velkých šelem. Po této reintrodukcii došlo jednak ke snížení početnosti zvěře, ale i ke změně jejího chování. Zvěř se stala více ostražitou a věnovala více času pozorování okolí než krmení. Predátoři mají totiž přímý vliv na početnost své kořisti, ale i nepřímý vliv na její potravní chování (viz [kap. 4.7](#)). Změna početnosti a chování zvěře vedly k tomu, že se vegetace vymanila z herbivorního tlaku a rozsáhlé části lesa se mohly regenerovat. Trofické kaskády samozřejmě nespouštějí pouze predátoři-obratlovci, ale i bezobratlí predátoři jako pavouci, střevlíci, drabčící, mravenci a stonožky, kteří mohou snižovat herbivorii přízemní vrstvy vegetace a v korunách stromů nebo snižovat či zvyšovat rozklad opadu a mineralizaci v půdě.

Jak bylo řečeno na začátku, v lese (podobně jako v jiných ekosystémech) lze najít dekompoziční a herbivorní energeticko-nutriční kanály, které jsou na mnoha místech propojeny. Proto není překvapivé, že pochody a kaskády z jednoho subsystému prostupují do druhého. Predátoři ovlivňují herbivorii, která ovlivňuje množství a chemické složení rostlinné biomasy, jež vstupuje v půdě do dekompozičního řetězce. Složení listů pak ovlivňuje proces dekompozice tím, že spoluurčuje v jaké formě a míře a jak rychle budou živiny a nutrienty pro rostliny dostupné. Podobně predátoři v půdě mohou ovlivňovat rychlost dekompozice (ať už zpomalovat, nebo urychlovat), a tím ovlivňovat dostupnost živin pro nadzemní část rostlin. Následkem tohoto vzájemného propojení podzemních a nadzemních trofických vztahů může být právě vytvoření alternativního stabilního stavu ekosystému po vyhubení vrcholových predátorů, který se může jen těžko vrátit do původního stavu. K návratu do původního stavu ekosystému je nutná nějaká velice silná disturbance v podobě požáru aj. Takový příklad můžeme najít na Novém Zélandu, kde kolem roku 1800 proběhla introdukce jelenovité zvěře. Ta se, díky tomu, že tam neměla žádné přirozené nepřátele, přemnožila. Silná herbivorie začala selektovat rostliny odolné vůči herbivorii, a měnila tak složení lokálního společenstva rostlin. Nicméně opad z těchto

rostlin je velice chudý na živiny a velice pomalu se rozkládá, což znemožňuje regeneraci původně dominantních, herbivory lehce požitelných rostlin. Při odstranění herbivora či uplatnění predátora by se tak jen těžko vrátila podoba původních lesů.

V průběhu času se pohled na trofické kaskády poněkud rozšířil a neomezoval se pouze na top-down kontrolu trofického řetězce typu predátor – primární konzument – zdroj. V současné době jsou trofické kaskády chápány v širším slova smyslu a může se jednat např. i o trofickou kaskádu v rámci skupiny predátorů. Draví ptáci mohou lovit ještěřky, které zase loví pavouky. V místech, kde je predace ptáky nízká, jsou nízké i abundance pavouků. Draví ptáci tak nepřímo pozitivně ovlivňují pavouky. Kaskádovitý efekt se v trofickém řetězci nemusí projevovat pouze shora dolů, ale může se projevit i směrem vzhůru. Např. invazní druhy rostlin nebo patogenů rostlin mohou měnit fyzickou strukturu habitatu či fyziognomii habitatu, a tím modifikovat strukturu potravní sítě typu predátor–kořist. Nicméně top-down kontrola potravního řetězce predátor – primární konzument – bazální zdroj zůstává hlavním předmětem zájmu výzkumu trofických kaskád, a tak tomu bude převážně i v této podkapitole.

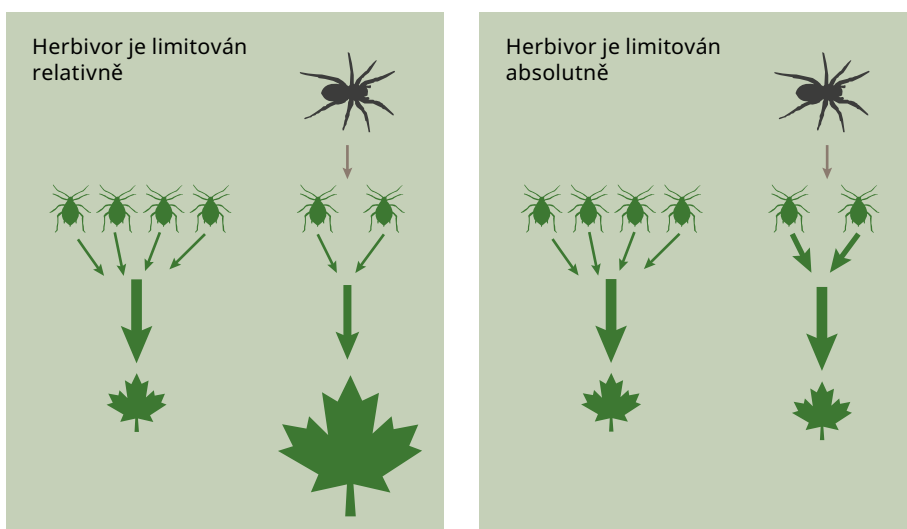
Směr a síla nepřímého vlivu predátorů na bazální zdroj závisí na souhře mnoha faktorů. Může záviset na tom, jaký vliv mají primární konzumenti na bazální zdroj, protože vliv predátorů na bazální zdroj nemůže být silnější než vliv primárních konzumentů. Dále závisí na délce trofického řetězce a přítomnosti různých kompenzačních mechanismů, které mohou bránit prostupu vlivu predátorů na bazální zdroj. Stejně tak záleží na klimatických podmínkách a struktuře habitatu. Zároveň je potřeba rozlišit, zda se jedná o kaskádu na úrovni celého společenstva, nebo o relativně izolované kaskády na úrovni druhu.

Vybrané faktory ovlivňující trofické kaskády

Síla a směr trofických kaskád od top-predátora směrem k bazálnímu zdroji jsou ovlivněny souhrou celé řady faktorů, mezi něž patří vlastnosti jednotlivých komponent systému (např. herbivorů, rostlin, predátorů), vlastnosti vystupující ze systému jako celku (např. délka trofického řetězce, stupeň omnivorie), vnější podmínky prostředí (klimatické podmínky, struktura habitatu), ale v podstatě i ukazatelé, které bereme v potaz (např. okus listu vs. chemické složení listu vs. produkce semen). V následujícím textu jsou uvedeny příklady základních faktorů majících vliv na trofické kaskády.

Potravní limitace herbivorů. Trofická kaskáda může záviset na tom, zda je potravní limitace herbivorů relativní či absolutní. Při relativní limitaci jsou herbivoři limitováni časem, tedy tím, kolik toho mohou zkonzumovat za určitou dobu (např. z důvodu omezené kapacity trávicí soustavy). Pokud dojde k navýšení dostupnosti potravních zdrojů, jednotlivci nezvyšují konzumaci daného zdroje. Při absolutní limitaci jsou herbivoři omezeni pouze celkovou dostupností energie a živin, a jedinci tudíž mohou jíst nepřetržitě tak dlouho, dokud jsou potravní zdroje dostupné. Pokud tedy dojde k navýšení dostupnosti zdroje pro jednotlivce, jedinci neustále zvyšují konzumaci daného zdroje. Jinými slovy v populaci herbivora, který je limitován relativně, může být hodně nebo málo jedinců, kteří vždy konzumují stejné množství rostliny. Naopak u herbivora, který je limitován absolutně, může být v populaci buď hodně

jedinců, kteří konzumují málo, nebo málo jedinců, kteří konzumují hodně. K navýšení dostupnosti zdroje pro jednotlivce může dojít, pokud predátor z populace odstraní jiné jedince, čímž dojde ke snížení vlivu intraspecifické kompetice. Pokud predátor odstraní část populace herbivora limitovaného relativně, zbylí jedinci nezmění míru konzumace rostlin, a celková míra herbivorie se tak sníží (obr. 3.1.6). Naopak pokud predátor odstraní část populace herbivora limitovaného absolutně, zbylí jedinci vykompenzují tuto ztrátu navýšením vlastní konzumace a celková míra herbivorie se nezmění (obr. 3.1.6). Trofické kaskády se tedy vyskytují tehdy, pokud je herbivor limitován relativní dostupností zdrojů, ale nevyskytují se, pokud je herbivor limitován absolutní dostupností zdrojů. Otázkou tedy je, kdy jsou herbivoři relativně a kdy absolutně potravně limitováni? Způsob potravní limitace může ovlivňovat samotná specializovanost herbivora, kdy specializovaní herbivoři jsou většinou absolutně limitováni, zatímco generalističtí herbivoři jsou převážně relativně limitováni. Způsob potravní limitace herbivorů je ovlivněna rovněž řadou faktorů, které jsou uvedeny níže.



Obr. 3.1.6 Vliv formy potravní limitace herbivora na trofické kaskády v systému predátor–herbivor–rostlina. Šipky směřující od konzumenta ke zdroji naznačují jeho top-down kontrolu. Malé šipky vedoucí směrem od herbivora k velké šípce znázorňují vliv jednotlivců, jejichž vliv se spojuje do celkového vlivu populace herbivora, znázorněným velkou šípkou. Tloušťka šipek vedoucích od jednotlivých herbivorů k populační šípce značí míru jejich konzumace. Velikost listu značí rostlinnou biomasu. Pokud je herbivor limitován relativně, nezvyšuje jedinec při zvýšení dostupnosti potravních zdrojů konzumaci daného zdroje. Naopak pokud je herbivor limitován absolutní dostupností zdroje, tak dojde-li ke zvýšení dostupnosti zdroje, herbivor neustále zvyšuje konzumaci zdroje. Ke zvýšení dostupnosti zdroje pro jednotlivce herbivora může dojít, pokud predátor odstraní z populace některé ostatní jedince, čímž dojde ke snížení intenzity intraspecifické kompetice. Jestliže je tedy herbivor limitován relativně a jednotlivci nemohou zvýšit svou konzumaci zdroje, pak pre-

dace sníží celkový herbivorní tlak na rostlinu a dochází k trofickým kaskádám. Pokud je však herbivor limitován absolutně, snížený počet jedinců v populaci je kompenzován nárůstem konzumace zbylých jedinců. Predace tak nemá vliv na celkový herbivorní tlak na rostlinu, a nedochází tak k trofickým kaskádám. (Upraveno podle: orig. autor.)

Strukturální a chemická obrana rostlin před herbivorií. Obranu rostlin lze rozdělit na rezistentní a tolerantní, kdy obě mohou být konzistentně přítomny anebo indukovány herbivorií. Mezi rezistentní obranu patří různé strukturální útvary, jako jsou trny, ostny nebo tuhé listy, a chemická obrana typu toxické, odpudivé nebo trávení blokující látky. Tolerantní obrana spočívá v tom, že rostlina produkuje biomasu rychleji, než jsou ji herbivoři schopni zkonzumovat. Strukturální obrana pak může způsobit, že herbivor musí věnovat více času konzumaci, aby přijal stejné množství živin jako v případě rostlin bez strukturální obrany. V případě toxinů může herbivor zkonzumovat jen určité množství rostlinné biomasy, aby se neotrávil. V obou případech herbivoři po kompetičním uvolnění nemohou zvyšovat svou per capita konzumaci, a kompenzovat tak celkovou herbivorii. Jsou potravně relativně limitováni (nebo se stanou potravně relativně limitovanými), a predátoři tak mohou nepřímo ovlivnit i rostliny. Pokud je obrana indukovaná, mohou samotné rostliny ovlivnit, jak predátoři redukují herbivorii. V případě tolerance rostlin jsou herbivoři limitováni spíše absolutně, a predátoři tak mohou mít pouze minimální nepřímý vliv na rostliny. Obrana rostlin před herbivorií může buď snížit nepřímý efekt predátorů na rostliny, nebo změnit způsob, jakým jsou herbivoři potravně limitováni.

Lovecká strategie predátorů. Predátory lze v zásadě rozdělit do dvou skupin, a to na sedentérní (např. síťoví pavouci, kudlanky, mravkolvi) a mobilní (draví brouci, stonožky, pěvci). Sedentérní predátoři zůstávají dlouhou dobu na jednom místě a vyčkávají, až se k nim kořist přiblíží, a ze zálohy na ni zaútočí. Naopak mobilní predátoři jsou neustále v pohybu a svou kořist aktivně vyhledávají. Samozřejmě toto jsou extrémy jednoho celého kontinua. Tyto dva způsoby lovu mají odlišný vliv na chování a hustotu kořisti, čímž mohou odlišně ovlivňovat trofické kaskády. Sedentérní predátoři představují v místě, kde se vyskytují, trvalou hrozbu, a adaptivní odpověď herbivora je tak redukce aktivity nebo emigrace do bezpečného habitatu. Nepřímý vliv sedentérního predátora na bazální zdroj je tedy zprostředkovan převážně změnou chování herbivora. Naopak mobilní predátor představuje hrozbu, pokud se vyskytuje v přímé blízkosti herbivora, a adaptivní odpověď herbivora je redukce aktivity pouze při přímém kontaktu s mobilním predátorem (pokud jej herbivor zaznamená dříve), aby jej nezaregistroval. Nepřímý vliv mobilního predátora na primární zdroj je tak v podstatě zprostředkovan převážně přímou redukcí populační hustoty herbivora. V jednom manipulačním experimentu bylo zjištěno, že aktivně lovící pavouk snižoval početnost sarančete, a snižoval tak celkovou úroveň herbivorie v ekosystému. Tím došlo k selekci kompetičně silného druhu rostliny a zvyšování její dominance v rostlinném společenstvu. Výsledkem bylo, že přestože se rostlinná biomasa zvyšovala, zároveň se snižovala diverzita rostlinného společenstva. Naopak druh síťového pavouka indukoval emigraci sarančat do bezpečnějšího habitatu, který byl představován kompetičně silnou rostlinou. Tím došlo ke zvýšení herbivorie na dominantním druhu rostliny, ale

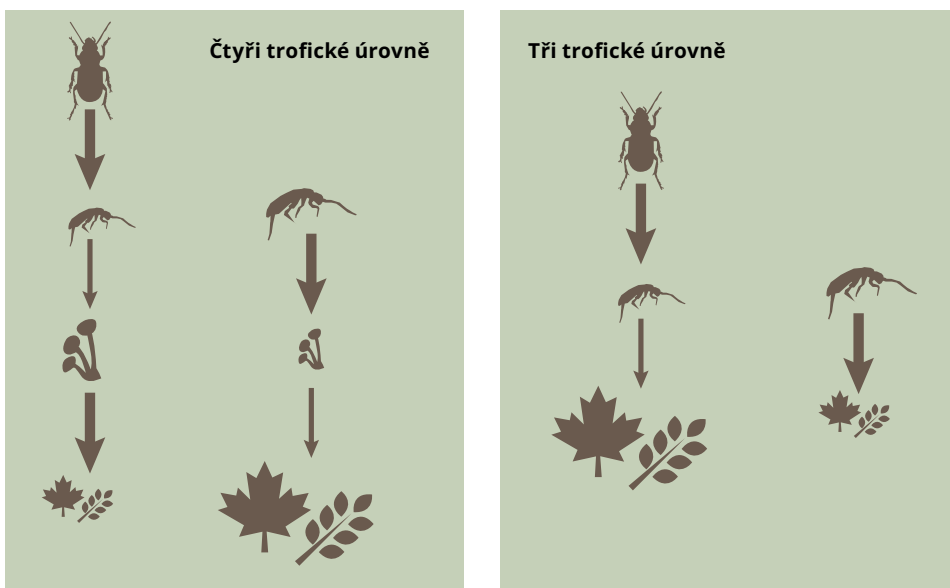
snížení herbivorie na kompetičně subdominantním druhu rostliny. Výsledkem sice byl pokles rostlinné biomasy, ale na druhou stranu se zvyšovala diverzita rostlinného společenstva. Odlišný mechanismus působení predátorů s rozdílnou loveckou strategií na jejich kořisti tak může vést k odlišnému směru i síle trofické kaskády v ekosystému. Do hry však vstupují i další faktory, mezi které mimo jiné patří velikost a umístění prostoru, který je využíván jak predátorem, tak herbivorem.

Podmínky prostředí. Směr a síla, jakým způsobem bezobratlí predátoři ovlivňují rozklad opadu v lesích, mnohdy závisí na environmentálních podmínkách prostředí (teplota a srážky). Zvýšená vlhkost či úhrn srážek měly za následek, že predátoři buď zvýšili, nebo snížili svůj nepřímý vliv na primární zdroj, či došlo k přerušení trofické kaskády. V současnosti neexistuje žádný univerzální konsensus, který by vysvětloval obecný směr a intenzitu nepřímého vlivu predátorů na herbivorii, dekompozici a mineralizaci v závislosti na vnějších environmentálních podmínkách. Prozatím lze jen říci, že environmentální podmínky nepřímý vliv predátorů modifikují. Svou roli může hrát změna složení společenstva, která může ovlivnit délku trofického řetězce a potravní preference predátorů. Environmentální podmínky prostředí mohou působit i na to, jestli jsou herbivoři potravně limitováni relativně nebo absolutně (viz potravní limitace herbivorů) tím, že mění dostupný čas pro konzumaci potravy a samotnou dostupnost potravy. Například střídání vhodných a nevhodných podmínek nastaví časový limit, po který se herbivoři (či jiní primární konzumenti) mohou krmit.

Svou roli hraje i struktura habitatu, která na jednu stranu může poskytovat úkryt kořisti, ale na druhou stranu může poskytovat lepší maskování predátorům při lovu kořisti či zhoršovat pohyblivost kořisti. Např. losi v Yellowstonském národním parku méně preferují habitat, kde je na zemi velké množství hrubých zbytků mrtvého dřeva, o který mohou zakopnout při úniku před vlky. Z toho důvodu je tento typ habitatu méně zasažen herbivorií losů. Struktura habitatu může rovněž měnit interakci mezi predátory, kdy komplexnější prostředí poskytuje úkryt mezopredátora před top-predátorem, čímž dojde k jeho uvolnění z predačního tlaku a k navýšení celkového počtu predátorů. Např. instalace lepenkových pásů na větve hrušní a jabloní vede ke zvýšení habitatové komplexnosti větví a snížení intragildové predace mezi pavouky a zvýšení jejich abundancí. To vede ke zvýšení predace na hmyzích škůdcích v podobě housenek a mer a následně k větší biomase listu a produktivitě ovoce. Struktura habitatu tak může měnit trofické kaskády z důvodu jak změny chování kořisti nebo predátora, tak i změn v intenzitě interakcí z důvodu vlivu změn početnosti jednotlivých druhů.

Délka trofického řetězce a stupeň omnivorie. Obecně se předpokládá, že čím delší je potravní řetězec, tím je nepřímý vliv vrcholového predátora na bazální zdroj menší, protože se jeho vliv rozptýlí díky mnoha kompenzačním mechanismům. Dále může délka trofického řetězce ovlivnit to, jestli predátoři zrychlují nebo zpomalují proces dekompozice. Odstraněním bezobratlých predátorů (zejména pavouků, dravých stěvlíků a stonožek) došlo k navýšení početnosti chvostoskoků, kteří se živili houbami v lesním opadu, jež byly hlavními dekompozitory v daném systému, což následně vedlo ke zpomalení dekompozice. Vrcholoví predátoři tak urychlovali proces dekompozice. V jiném případě vedlo odstranění bezobratlých predátorů

k navýšení abundancí hlavních rozkladačů (chvostoskoků aj.), což mělo za následek urychlení dekompozice. Predátoři tak zpomalovali proces dekompozice v daném systému. Tento rozdílný efekt predátorů na dekompozici může být dán tím, jestli lovili chvostoskoky, kteří se živili houbami, jakožto hlavními rozkladači v systému (čtyři trofické úrovně), nebo zda predátoři lovili chvostoskoky, kteří sami byli v roli rozkladačů (tři trofické úrovně). Délka trofického řetězce tak ovlivňuje sílu i směr vlivu vrcholového predátora na bazální zdroj ([obr. 3.1.7](#)).



Obr. 3.1.7 Ilustrace vlivu délky trofického řetězce na trofické kaskády. Šipky směřují od konzumenta k jeho zdroji a naznačují top-down regulaci. Tloušťka šipky značí intenzitu top-down kontroly a velikost jednotlivých ikon značí biomasu dané trofické úrovně. V případě, že predátoři loví konzumenty hlavních rozkladačů, urychlují tak dekompozici. Pokud predátoři loví hlavní rozkladače, dekompozici zpomalují. (Upraveno podle: orig. autor.)

Další stupeň komplexnosti přináší i míra omnivorie jednotlivých součástí systému. Omnivorie znamená, že organismus využívá potravní zdroje z více trofických úrovní a např. vrcholový predátor loví mezopredátora a primárního konzumenta. Samozřejmě omnivorní může být i mezopredátor nebo se vrcholový predátor může živit všemi úrovněmi trofického řetězce včetně bazálního zdroje (např. medvěd, člověk). Pro jednoduchost zde však bude zohledněna jen omnivorie vrcholového predátora, který loví pouze mezopredátora a primárního konzumenta. Pokud vrcholový predátor, i přes současnou predaci na mezopredátorovi, způsobuje vyšší míru mortality primárního konzumenta než mezopredátor, pak bude mít vrcholový predátor nepřímý pozitivní efekt na bazální zdroj tím, že bude snižovat míru konzumu-

mace bazálního zdroje primárním konzumentem. Naopak pokud je mezopredátor efektivnější v lovu primárního konzumenta než top-predátor, pak top-predátor bude mít negativní nepřímý vliv na bazální zdroj tím, že bude snižovat prediční tlak na primárního konzumenta (lovem mezopredátora), a zvyšovat tak míru konzumace bazálního zdroje primárním konzumentem. Síla a směr vlivu top-predátora na bazální zdroj tedy závisí na relativní efektivitě top-predátora a mezopredátora v potlačování primárního konzumenta.

Otázka organizační škály a pozorované charakteristiky. Směr a intenzita trofické kaskády samozřejmě závisí na tom, který ukazatel (např. okus listu vs. chemické složení listu) bereme v potaz a na jaké organizační škále. Predátoři např. mohou měnit převážně chování své kořisti a mít jen menší vliv na její mortalitu. Riziko predace může způsobit, že herbivoři začnou preferovat jiný druh rostliny (např. proto, že poskytuje lepší úkryt před predací), i když může být nutričně méně kvalitní. Pokud je tento druh kompetičně silnější, může dojít ke kompetičnímu uvolnění původní rostliny, která začne zvyšovat svou biomasu. Pokud byla rostlina, na kterou se herbivoři přeorientovali, dominantní, mohou predátoři snižovat celkovou biomasu rostlin (nebo ji neměnit), ale zvyšovat diverzitu rostlinného společenstva. Predátoři mohou např. snižovat herbivorii, ale na druhou stranu predací na opylovačích mohou snižovat opylování a pohlavní rozmnožování rostlin. Stejně tak predátoři, kteří loví herbivory i dekompozitory, mohou sice snižovat herbivorii, ale zpomalovat rozklad a mineralizaci živin, a snižovat tak jejich dostupnost pro rostliny. Nepřímý vliv predátorů na celkovou fitness rostliny je tedy těžké odhadnout. Samozřejmě není pravidlem, že nepřímý efekt predátorů na ekosystém bude patrný pouze, pokud se podíváme do většího detailu. Může tomu být právě naopak. Např. přítomnost predátora může u herbivorů měnit potravní preference a měnit živiny, které extrahují z rostlin. To následně mění složení biomasy, která vstupuje do dekompozice, a celkový koloběh látek. Nepřímý efekt predátorů na úrovni jednotlivých rostlin tak může být malý, ale na úrovni celého ekosystému naopak velký.

Závěr

Vliv predátorů na ekosystémové funkce může být vskutku různorodý a dynamický. V současné době neustále dochází k rozplétání, jakými všemožnými cestami mohou predátoři ovlivňovat ekosystémové funkce. Je ovšem jasné, že predátoři jsou pro fungování lesa nezbytní, a to jak pro produkční, tak i mimoprodukční funkce. Existuje řada příkladů napříč biomy, kdy extinkce původních vrcholových obratlových predátorů, mnohdy kvůli perzekuci člověkem, vedla k alternativnímu stavu ekosystému. Stejně tak snížení početnosti a diverzity bezobratlých predátorů může vést ke změně ekosystémových funkcí, jakými jsou např. sekvestrace uhlíku či primární produktivita. Predátoři jsou nejohroženější skupinou organismů velice citlivou na globální změnu a člověk nedokáže přirozené predátory nahradit (odlišná funkční odpověď predátora k hustotě kořisti, odlišný nepřímý vliv na chování zvěře). Už jen proto, že žádný predátor svou kořist celoročně nepřikrmuje, jak se tomu děje ve střeoevropských podmínkách. Vymizení predátorů by tak mělo dalekosáhlé kaskádové důsledky na celé ekosystémy. Měli bychom se proto snažit stávající populace

původních predátorů chránit a zkoumat, jak zabránit stále trvajícím konfliktům mezi vrcholovými predátory a člověkem. Bohužel, kvůli tomu, že po vymizení velkých predátorů se mnoho faktorů, které ovlivňují vliv predátorů na ekosystémové funkce, změnilo (např. krajina je více fragmentovaná, habitatové podmínky jsou jiné), není stále jasné, zda by měla přímá reintrodukce kýžený vliv. Řešením přemnožených herbivorů samozřejmě není ani introdukce nepůvodních predátorů, jelikož invazní druhy predátorů mohou mít rovněž výrazně negativní dopady na lokální ekosystém. Existuje celá řada příkladů z biokontroly obratlovců i hmyzích škůdců, která se zvrhla a introdukované nepůvodní druhy predátorů se staly invazními a začaly decimovat původní faunu. Zářným příkladem je kočka domácí, která decimuje populace ptáků po celém světě.

3.1.5 Les jako součást potravních meta-sítí v krajině

Jednotlivé ekosystémy v krajině jsou propojeny tokem látek, živin a organismů a tvoří tzv. meta-ekosystém. Les tedy není izolovaným ekosystémem, nýbrž je ovlivňován ostatními ekosystémy v krajině a stejně tak i les ovlivňuje ostatní ekosystémy. Podsoložkou tohoto meta-ekosystému jsou i tzv. potravní meta-sítě či trofická meta-společenstva. Chceme-li tedy pochopit, jak fungují lesní ekosystémy a zároveň porozumět funkci lesních porostů v krajině, musíme je zasadit do krajinného kontextu. To je důležité zejména proto, že hlavním aspektem globální změny je změna využívání krajiny. Architektura krajiny může mít zásadní vliv na dynamiku lokálních potravních sítí a v některých případech předčít i vliv lokálních faktorů. V následující části textu budou představeny jednotlivé příklady vlivu krajiny na dynamiku lokálních potravních sítí a rovněž to, jak meta-sítě funguje jako celek.

Vliv krajiny na lokální potravní síť

Každý typ habitatu selektuje rozdílné funkční znaky organismů, které mohou ovlivňovat interakci predátor–kořist. Např. v podmínkách střední Evropy jsou v lesích stěvlíkovití brouci a křísy větší než na loukách a stepích, zatímco u stonožek a ploštic je tomu naopak. Lesní habitaty rovněž hostí proporcionálně více síťových pavouků než otevřené habitaty. Pohyb organismů mezi habitaty s rozdílným složením funkčních znaků predátorů i kořisti, obzvláště pak disperze, tedy často mění funkční složení trofického společenstva. Např. hlavní vliv na složení kořisti, kterou lovilo společenstvo síťových pavouků v lokálních porostech suchých dipterokarpových lesů Thajska, měla proporce agroekosystémů a lesů v krajině v okruhu pěti kilometrů, zatímco lokální struktura vegetace výraznější vliv neměla. Diverzita kořisti, kterou společenstvo síťových pavouků chytalo, byla nejvyšší v heterogenní krajině, kde se střídaly lesy s agroekosystémy. Naopak pavouci v homogenní krajině, kde dominovaly buď agroekosystémy nebo lesy, chytali relativně málo diverzifikovanou kořist, složení chycené kořisti se však lišilo. Změna ve spektru chycené kořisti byla

způsobena změnou složení typu lapacích sítí ve společenstvu, ale ne změnou složení dostupné kořisti. Celkově to tedy znamená, že složení krajiny dokázalo restrukturalizovat topografii lokální trofické sítě změnou složení funkčních znaků predátorů, což může potenciálně ovlivnit tok energií a živin v ekosystému (jak bylo uvedeno v předešlých podkapitolách).

Lesní porosty mohou poskytovat úkryt před nepříznivými podmínkami prostředí či disturbancemi. Spousta bezobratlých organismů migruje z agroekosystémů do okolních (polo)přirozených habitatů, aby zde přezimovalo. Spousta organismů rovněž uniká z polí do okolních (polo)přirozených habitatů při aplikaci agrochemikálií či sklizni. Zde se pak mohou stát kořisti místních predátorů či lovit místní kořist. Podobně některé druhy živočichů využívají les či lesní porosty jako úkryt, kde odpočívají a vychovávají svá mláďata, zatímco v okolních habitatech shánějí potravu. Mnoho zvěře se pase na polích, ale odpočívá a vyprazdňuje se v okolních lesních porostech. Různí blanokřídlí parazitoidi a hmyzožraví ptáci hnízdí v dřevnatých porostech v okolí ovocných sadů, ale kořist loví v sadech. Toto přerozdělování živin mezi habitaty v podobě výměšků či mrtvé kořisti může představovat alochtonní zdroj živin pro habitat, kde zvířata odpočívají. Alochtonní zdroje pak mohou měnit relativní význam top-down a bottom-up regulačních mechanismů (viz [kap. 3.1.4](#)).

Lesy mají nezastupitelný význam jako zdroj organické hmoty pro říční ekosystémy. Odumřelé dřevo a listí spadlé do vody zvyšuje abundanci vodních detritivorů a následně i jejich predátorů. Zároveň však vodní ekosystémy představují důležitý alochtonní zdroj bezobratlých živočichů pro lesní ekosystémy. V jednom pokusu, který zkoumal vliv invazního druhu sivena na zpětnou vazbu mezi říčním a lesním ekosystémem, siven kompetičně předčil původního pstruha v konzumaci terestrických bezobratlých. Díky tomu původní druh začal lovit převážně akvatický herbivorní hmyz, čímž došlo ke snížení herbivorie a zvýšení abundancí řas. Díky menšímu množství akvatických herbivorů vylétajících do lesního ekosystému se v lesích následně snížila abundance pavouků.

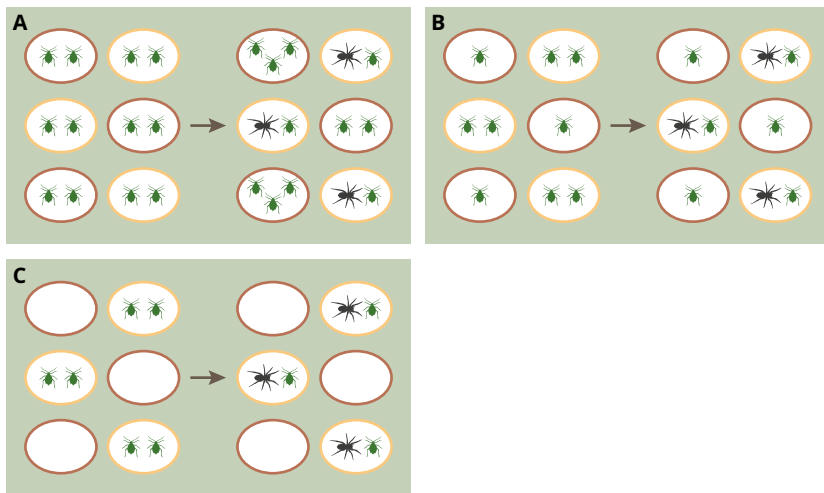
Dynamika potravní meta-sítě

Dynamika na úrovni celé meta-sítě a meta-ekosystému je v současné době ve fázi spíše teoretických matematických a slovních modelů. Empirické manipulativní experimenty jejich závěry do jisté míry podporují, nicméně byly prováděny na malé prostorové škále v laboratorních a polopřirozených podmínkách. Jejich výsledky je tedy potřeba posuzovat opatrně, pokud je chceme extrapolovat na větší prostorovou škálu. Dynamika potravních meta-sítí bude představena na několika vybraných scénářích, jak může vypadat interakce predátor–kořist, i když do hry vstupují i další scénáře a aktéři jako intragildová predace či zdánlivá kompetice.

Díky tomu, že se krajina skládá z různých typů habitatů o různé velikosti, a díky rozdílným environmentálním nikám a rozdílným schopnostem šíření predátora a kořisti, se bude systém chovat podle strukturovaného modelu. Lze si představit krajinu, která se skládá ze dvou kontrastních habitatů, lesa a stepi. V prvé řadě je potřeba zmínit, že predátoři potřebují větší území k udržení životaschopné populace než herbivoři. Pokud má predátor úzkou habitatovou niku a habitat, kde jsou

predátoři schopni přežít a rozmnožit se (např. step), bude v krajině reprezentován pouze malými izolovanými ploškami, v nichž se predátor jen těžko šíří a pohybuje, pak predátor z trofického meta-společenstva vymizí a kořist se vymaní z predačního tlaku. V dalších scénářích se však bude předpokládat, že krajina je schopna udržet životaschopnou (meta)populaci predátora.

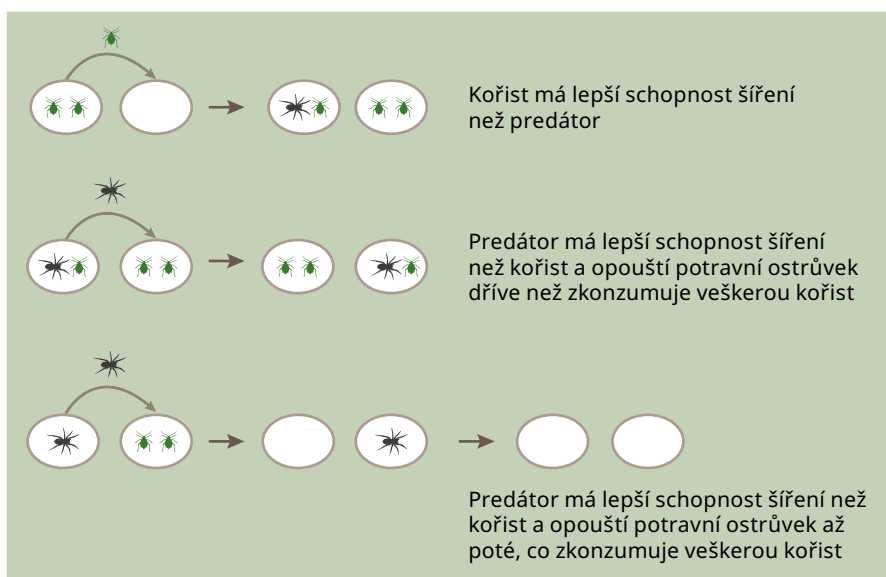
Pokud má predátor užší environmentální niku než kořist, pak kořist může najít úkryt v habitatu, kde se predátor nevyskytuje. Přestože abundance kořisti v habitatu s predátorem může klesnout, v bezpečném habitatu může díky agregaci naopak stoupnout, a na úrovni celé potravní meta-sítě tak může zůstat krátkodobě stejná. Nicméně výsledek bude záležet na kvalitě, kterou bezpečný habitat představuje. Pokud je daný bezpečný habitat nutričně méně kvalitní než původní nebezpečný habitat, sníží se *per capita* přežívání a míra reprodukce kořisti a celková abundance kořisti se v potravním meta-společenstvu sníží. Pokud má predátor širší environmentální niku než jeho kořist, pak je jeho distribuce limitována do habitatů, kde se vyskytuje jeho kořist, protože bez potravy nemůže predátor přežít.



Obr. 3.1.8 Vliv šířky environmentální niky predátora a kořisti a kvality habitatu na dynamiku potravních sítí. (A) Kořist má širší niku než predátor. Kořist emigruje do prostředí, kde se predátor nevyskytuje a zároveň je nutričně kvalitní, čímž dokáže uživit zvýšenou početnost populace kořisti. Díky tomu dojde k lokálnímu poklesu početnosti kořisti v prostředí s predátorem, ale celková početnost kořisti na úrovni meta-společenstva se nezmění. (B) Kořist má širší niku než predátor, ale prostředí je nutričně chudé a není schopno udržet početnou populaci kořisti. Výsledkem je snížená početnost kořisti na úrovni lokálního společenstva i meta-společenstva. (C) Predátor má širší niku než kořist, ale je limitován prostředím, kde se vyskytuje kořist. (Upraveno podle: orig. autor.)

Pokud má kořist lepší schopnost šíření v prostoru než predátor, může unikat do plošek, kam se predátor ještě nedostal, a stihnout se tam namnožit ještě před

tím, než se na danou plošku dostane i predátor. Pokud má predátor lepší schopnost šíření než jeho kořist, výsledek bude záležet na tom, jestli se chová podle optimální potravní teorie. Pokud se chová podle zmíněné teorie, opouští ostrůvek dříve, než je kořist zcela využita, a přesune se do jiného potravního ostrůvku. To poskytne kořisti čas se opět namnožit. Pokud má tedy kořist lepší schopnost se šířit a/nebo pokud se lépe šíří predátor, ale zároveň se chová podle optimální potravní teorie, vznikne tak v meta-síti poměrně dynamický systém plošek s různou hustotou kořisti i predátora, který je však stabilní. Pokud má ovšem predátor lepší schopnost šíření než jeho kořist a spotřebovává veškerou kořist v potravních ostrůvcích, pak může dojít k destabilizaci a zhroutilí systému.



Obr. 3.1.9 Vliv schopnosti šíření se v prostoru na dynamiku potravních meta-sítí. Potravní meta-sítě jsou stabilní, pokud má kořist lepší schopnost šíření se než predátor a dokáže se šířit do plošek, kde predátor zatím není, a namnožit se tam. Systém je rovněž stabilní, pokud má predátor lepší schopnost šíření se než kořist, ale potravní ostrůvek opouští ještě před tím, než zkonsumuje veškerou potravu. Systém není stabilní, pokud má predátor lepší schopnost šíření se než kořist a potravní ostrůvek opouští až po zkonsumování veškeré kořisti. (Upraveno podle: orig. autor.)

Závěr

Pronikání organismů z jednoho typu habitatu do druhého ovlivňuje funkční složení lokálního trofického společenstva a environmentální nika a schopnost šíření organismů hrají klíčovou roli v dynamice potravních meta-sítí. Z toho vyplývá, že celkové složení krajiny má vliv na fungování potravních sítí na lokální i krajinné až regionální škále. Za složení krajiny je potřeba považovat jednak identitu jednotli-

vých habitatů a jejich poměrné zastoupení v krajině, jednak jejich vzájemnou polohu a celkovou konfiguraci (např. délku hranic mezi habitaty, fragmentaci, izolaci), jelikož ty ovlivňují míru pohybu organismů mezi habitaty. Pochopení toho, jak krajina ovlivňuje dynamiku potravních sítí na různých prostorových škálách, nám může pomoci predikovat vliv pokračující změny ve využívání krajiny jakožto hlavního aspektu globální změny. V budoucnu by tato znalost mohla pomoci navrhnout strukturu vysoce funkční krajiny, která by umožňovala ochranu biodiverzity a zároveň poskytovala ekosystémové služby (např. biokontrolu, opylování) v produkčních ekosystémech. Mohla by tak posloužit k inovaci současného Územního systému ekologické stability (ÚSES) či agroenvironmentálních schémat (AES).

3.2 LES JAKO MYKORHIZNÍ SYSTÉM

Anna Lepšová

Podzemní síť mykorhizních vláknitých struktur hub, hyf a rhizomorf (viz [box 1](#)), je klíčovou „komunikační“ strukturou mykorhizního systému lesa. Jejím prostřednictvím dochází v půdním prostoru lesních porostů k příjmu, transportu a sdílení živin a dalších látek mezi složkami mykorhizního systému lesa. Celý mykorhizní systém lesa upevňuje koloběh (cyklus) látek na úrovni ekosystému, přispívá k efektivnímu využívání dostupných zdrojů a minimalizuje jejich ztráty.

Box 1: SLOVNÍČEK NĚKTERÝCH MYKOLOGICKÝCH POJMŮ

Houby žijí (přijímají živiny a rostou) v podobě vegetativního mycelia. To je složeno z trubicovitých vláken, u vláknitých hub s příčnými přehrádkami, které jsou nazvány hyfy, a ze složitějších hyfových struktur, **rhizomorf**. Hyfy a rhizomorfy jsou schopné přenášet minerální živiny, vodu a vlastní protoplazmu. Jejich prostřednictvím se houba šíří do dalších substrátů. Podzemní mycelium je možné s určitou výhradou nazývat i podhoubím. Ne vždy je totiž toto mycelium pod houbou – pod plodnicí.

Mykorhiza je útvar tvořený na kořenech nebo v kořenech poslední řádu rostlin/dřevin a osídlený mykorhizní houbou. Je projevem vzájemně prospěšné mutualistické symbiózy.

Mykosféra je bezprostřední okolí hyfy v substrátu, silně ovlivňované hyfovými exudáty (enzymy, organickými kyselinami, energií bohatými látkami); navazující pojem je **mykorhizosféra** (více viz kap. 4.1).

Fotobiont je ten partner mykorhizy, který fotosyntetizuje cukerné látky, mykorhizní houba je pojmenovaná jako mykobiont.

Les je složitý funkční celek s velkou rozmanitostí nejrůznějších mikrostanoivišť – míst k životu –, osídlených populacemi mnoha různých druhů organismů, které spolu do různé míry vzájemně sdílejí živinový zásobník (angl. *nutrient pool*), podílejí se na jeho proměnách a svými aktivitami přispívají k existenci lesa. Vzájemné vazby mezi jedinci a populacemi různých druhů jsou mnohdy natolik těsné a jejich funkce natolik provázané, že se o lese hovoří jako o „superorganismu“. Zcela jistě se jedná

o určitou nadsázku v tom smyslu, že les je velmi složitý systém mnoha úrovní. Jeho kompartmenty sledujeme tradičně odděleně (půdu, dřeviny, rostlinné patro, houby, živočichy) a nerovnoměrně.

Ve výsledku známe poměrně dobře jen některé jeho části, které se například jevily důležité pro hospodaření v lese. Tušíme však, že jednotlivé organismy, jejich jedinci a jejich populace, které se v lese vyskytují, existují v určitých souvislostech, někdy i ve vzájemně těsných vazbách, a že tato vzájemnost je mnohdy natolik podmiňující, že se bez ní neobejdou.

Les je jednoznačně systémem s mnoha spřaženými ekologickými funkcemi, jejichž souvislosti s příčinami a následnými jevy jsou méně prozkoumané a známé. Les má určitý stupeň odolnosti vůči vnějším podmínkám, dovede se i samovolně obnovovat. Ukazuje to i stávající situace ve vývoji lesů v České republice (po dlouhodobé acidifikaci vlivem atmosférických depozic, po napadení smrkových monokultur kůrovci). Rovněž cykly látek (biogeochemické cykly) se dají popsat na úrovni celého ekosystému – „superorganismu“. Les je velmi komplexní v druhové skladbě a jeho funkce jako celku jsou směřovány k maximálnímu využití a zadržování zdrojů, světla a dostupných živin, na kterých je život lesa primárně závislý. Les tak navenek působící jednotně, roste a obnovuje se. Všechna jeho zákoutí jsou zabydlená a probíhají v nich životy a životní děje na všech úrovních. Mnohé již dovedeme popsat na úrovni znalostí o půdě a jejím vývoji, o jejích fyzikálně-chemických vlastnostech, o organismech v ní žijících, a to nejen o jejich druhové skladbě, ale i o jejich ekologických funkcích, o jejich biologii a biochemii, dále o jejich vzájemné provázanosti s jinými funkčními skupinami organismů, nejen na úrovni morfologie, avšak nyní již i na úrovni biochemických procesů v půdě a v místech jejich kontaktu.

Nicméně z pohledu biologické definice organismu les organismem není. Jeho živé složky se na rozdíl od organismu reprodukují samostatně, a to v souladu s vývojovým cyklem lesa.

Pohlédneme-li na využití energií, jejichž zdroje jsou v lese dostupné a využívané, a na zdroje látek potřebných k růstu lesa a jeho složek, můžeme zkusit hledat, které funkce jsou v tom (super) složitém systému nejtěsněji spřažené a které živé složky nebo jejich části v lese spolu nejtěsněji interagují. Jsou to ty části, které zajišťují základní „metabolismus“ lesního „superorganismu“ a jeho souhru, maximální efektivitu při využívání světelné energie, minerálních živin a vody. Jedná se na straně jedné o proces fotosyntézy a o procesy příjmu vody a živin z půdy. Na tyto procesy navazuje funkce, kterou žádný organismus sám o sobě nedisponuje, a to je vlastní obrat živin z odumřelé hmoty v systému – les totiž nežije a neumírá tak jako jednotlivé organismy v rámci lesa. Příběh naplnění zrození a smrti je vlastností organismu, jednotlivce. Les žije, ale v rámci sebe sama umírá a obnovuje se na rozkladu zemřelých jedinců. Jednotlivé funkční kompartmenty lesa umírají a znovu vznikají z látek uvolněných z mrtvých těl jedinců přítomných druhů, které jej tvoří. To jsou, zdá se, nejdůležitější vlastnosti lesa, které jej odlišují od organismu.

Přesto hledejme, kde v lese nalezneme nejintimnější kontakty mezi jedinci téhož druhu nebo různých druhů, které by se podílely na efektivitě využití dostupných a uvolňujících se živin a jejich přenosu v rámci celého lesa. Kontakty, které by

znamenalý udržení a distribuci energie a látek v celém systému a které existují mezi zúčastněnými druhy a jejich populacemi. S určitou znalostí můžeme stanovit, že fyziologicky nejtěsnější a velmi složité funkční uzly a sítě lesa v přenosu látek a energií představují mutualistické symbiózy, tedy symbiózy vzájemně prospěšné. Z tohoto pohledu jsou v lese nejvíce zastoupené mykorrhizy a lišejníky jako formy těsné koexistence fotobionta (organismu vybaveného fotosyntézou) a mykobionta (organismu houby). Lišejníky existují především samy o sobě.

Mykorrhizy však znamenají těsné propojení toku látek a energie v lesním ekosystému mezi dominantními rostlinami – dřevinami – a převážně půdním prostorem, kde dominuje dekompozice organické hmoty z odumřelých jedinců. Fyzickým projevem těchto propojení jsou podzemní sítě mykorrhiz. Významné jsou i různé těsné mutualistické vazby mezi diazotrofem (organismem, který fixuje vzdušný dusík) a fotobiontem (rostlinou). Mezi diazotrofy nalézáme bakterie a sinice. Jejich vazba s fotobiontem je různě těsná. Příkladem velmi těsného fyziologického kontaktu jsou i hlízkové bakterie, které u bobovitých rostlin osídlují speciální útvary na kořeni rostlin – hlízkky.

Pro popis klíčových složek lesa, který můžeme s výše vyslovenými výhradami vnímat jako „superorganismus“, si vytvořme konceptuální model **lesa jako mykorrhizního systému** (Lepšová, 2003) a vymezme v jeho struktuře klíčové jevy a funkce. V prostoru lesa jsou součástí mykorrhizního systému na straně jedné asimilační orgány dřevin (listí, jehličí), propojené vodivými pletivy větviček a větví, kmene a hlavními kořeny, které se pod zemí větví do jemnějších kořenů vyšších řádů a v nejjemnějších kořenech navazují na zvláštní orgány společné rostlině a mykorrhizní houbě – mykorrhizy. Mykorrhizy vznikají na nejmladších kořenech (posledního řádu), ektomykorrhizy dřevin se vyvíjejí na krátkých kořenech za růstovým vrcholem, u arbuskulárních mykorrhiz se rozvíjejí v primární kůře kořene a pronikají do jejích buněk (jako arbuskuly), u erikoidních rostlin jsou mykorrhizní struktury uvnitř epidermis. Vnitřní uspořádání mykorrhiz představuje ono hledané a velmi těsné fyziologické a biochemické spojení mezi tělem stromu/rostliny a vláknitou stélkou houby, myceliem. V symbiotickém rozhraní, v mezilehlém prostoru vzájemného těsného kontaktu buněčné membrány rostlinné buňky a buněčné membrány houby, probíhá velmi intenzivní vzájemný přenos metabolitů (viz [box 2](#)).

Zde však naše představa o mykorrhizním systému lesa nekončí, naopak se dostáváme k nezbytnému fyzickému pokračování funkčního celku, který je uspořádán v podzemní části lesa – v půdě. Z jednotlivých mykorrhiz v kořenovém systému vyrůstají mimokořenové vláknité struktury mycelia mykorrhizní houby (angl. *extraradical / extramatrical / emanating hyphae*), přičemž toto mycelium je tvořeno jednotlivými hyfami a/nebo rhizomorfami. Rhizomorfy prorůstají půdou, mezi kořeny, do nadložního humusu i do hlubších vrstev půdy, do opadu a do tlejícího dřeva, do celé rozmanitosti substrátů, které jsou součástí půdy. Popsané **mykorrhizní sítě mají v půdě explorační a transportní funkci** – vyhledávají zdroje živin a přijímají je z půdních roztoků. Některé druhy mykorrhizních hub mají schopnost využít i vhodné organické substráty v půdě a uvolnit z nich živiny vlastním enzymatickým rozkladem. Houby mají vnější (extracelulární) trávení. Jejich enzymy jsou vázány na buněčnou stěnu

nebo jsou vylučovány mimo hyfy do mykosféry. Uvolňování živin z organických látek v půdě (SOM) se uplatňuje především v prostředích, která se vyznačují deficitem přijatelného N (v půdách s vysokým poměrem C : N). Mezi taková prostředí patří například horské a boreální lesy, velmi chudé půdy na píscích (přirozené bory), porosty brusnicovitých, vřesoviště, vrchoviště (reprezentanti tzv. uzavřenějšího, recyklačního, koloběhu živin – viz [kap. 5.2](#)). Mykorhizní sítě mimokořenových mycelií dosahují od kořenů rostlin/dřevin mnohonásobně dále než jejich vlastní kořenové vlášení a disponují násobně větší plochou kontaktu a objemu půdy s půdními složkami a roztoky pro získávání živin než samotné vyživující jemné kořeny dřevin.

Box 2: PŘENOS METABOLITŮ NA SYMBIOTICKÉM ROZHRAŇÍ – PŘÍKLAD AM

Symbiotické rozhraní, u AM mykorhiz také periarbuskulární, je prostor mezi buněčnou membránou hostitelské buňky a hyfy houby. U ECM mykorhiz je symbiotickým rozhraním těsný kontakt Hartigovy sítě s buňkami primární kůry kořene. U AM a ECM mykorhiz je symbiotické rozhraní v prostoru primární kůry kořene, u ERM mykorhiz je v epidermis kořene. Je to specifická styčná plocha „interface“ rostliny a houby skryté v mykorhize. Představuje velmi těsný fyziologický kontakt, v jehož místě probíhají řízené fyziologické procesy spojené s látkovým transportem mezi hostitelskou rostlinou a mykorhizní houbou.

Přenos metabolitů přes modifikovanou buněčnou stěnu a membránu obou partnerů je řízen specifickými transportními mechanismy, které jsou spojené s biochemickými procesy v buňkách. U hub obecně je popisován osmotrofní způsob příjmu (podél koncentračního gradientu), avšak experimenty, které se vztahují k symbiotickému rozhraní, poukazují i na řízené transportní procesy. Na symbiotickém rozhraní probíhají následující látkové přenosy: na jedné straně probíhá přenos jednoduchých cukrů z rostliny do houby, především glukózy, nebo tukových látek; na druhé straně se z houby do rostlinné buňky přenášejí voda, minerální živiny a jednoduché organické látky (schéma přenosu je uvedeno na obr. [4.3.4a](#) a [4.3.4b](#) v [kap. 4.3](#)).

Na jedné straně mykorhizního systému lesa „pracují“ pro systém lesa listy a jehličí v korunách stromů a nanejvýš efektivně zachycují energii slunečního záření a vážou ji do glukózy a dalších cukerných látek (při fotosyntéze). Na straně druhé, **extramatrikální myceliální síť hyf** mykorhizních hub v půdě nanejvýš efektivně zachycuje dostupné a uvolněné minerální živiny a vodu. Propojení obou složek

mutualistické symbiózy hub a rostlin ve struktuře mykorrhizy je maximálně těsné a v důsledku toho minimalizuje ztráty živin ze systému lesa. Přenos látek se děje na základě koncentračních spádů a aktivním přenosem látek přes póry buněčných membrán obou partnerů. Porušení asimilačních orgánů, vodivých pletiv a přenosu asimilátů na jedné straně se na druhé straně systému projeví poškozením systému mykorrhiz a vláknitých struktur houby. Pokud je poškození masivní, vede k odumření nejen celého stromu, ale i mykorrhizních mycelií na strom vázaných hub a k redukci funkčních vazeb celého mykorrhizního systému. Takovým systémem může být například oslabený a následně žírem lýkožrouta poškozený smrkový les. Z koruny opadává jehličí a současně v půdě odumírají houbová vlákna a mykorrhizy v kořenovém systému. Po vykácení velkých ploch lesa je silně redukována i mykorrhizní složka v půdě a současně je poškozena i funkce extramatrikální myceliální sítě podhoubí, která udržuje v místním koloběhu limitující živiny.

Velmi důležitou skutečností je to, že hyfy jednotlivých druhů a jedinců hub si udržují svou jedinečnost a nesdílejí své metabolity přímo s jinými jedinci a druhy hub, pokud jsou neporušené. K přenosu látek mezi fotobiontem a mykobiontem dochází výhradně v mykorrhize. Pokud byl v experimentech pozorován přenos živin (^{14}C) mezi dvěma a více fotobionty (i různých druhů), pak prostřednictvím společně sdílené myceliální sítě (*common mycelial network*, CMN) mykorrhizních hub a mykorrhiz.

Popsané základní principy fungování mykorrhizních systémů jsou s výjimkami platné pro všechny známé mykorrhizní typy. V našich podmínkách temperátní zóny převládají v lesích ektomykorrhizní (ECM) systémy, v lužních lesích mají velký podíl na funkci mykorrhizního systému arbuskulární mykorrhizy (AM) podobně jako v travinných ekosystémech. V lesích s vysokým zastoupením vřesovcovitých se kromě ektomykorrhiz výrazně uplatňují i erikoidní mykorrhizy (ERM). Mykorrhizní strategie se objevovaly v evoluci několikrát a obvykle vedly k úspěšnému osidlování stanovišť a k vývoji dalších druhů rostlin a porostů v podmínkách, které byly nebo se staly limitujícími. V současné době se v evolučních „hot spots“ uplatňují vícenásobné mutualistické symbiózy (společný výskyt AM mykorrhiz a fixace vzdušného dusíku).

V experimentálních systémech s ECM i s AM bylo metodami značeného (^{14}C) opakovaně prokazováno, že cukerné látky z jedné dřeviny/rostliny jsou sdíleny prostřednictvím hyf mykorrhizních hub se sousedícími rostlinami/dřevinami, například se zastíněnými semenáčky či odrostky stejných druhů, ale i jiných druhů, které sdílejí stejný druh (a jedince) mykorrhizní houby. U dřevin poškozených defoliací byly značené cukerné látky přenášeny prostřednictvím společně sdíleného mycelia (podhoubí) do dřevin nepoškozených. Tyto a jiné pokusy přinesly poznání, že mykorrhizní systém znamená propojení jednotlivých fotobiontů prostřednictvím CMN mykorrhizních hub v systému porostu a účelné sdílení produktů fotosyntézy. Sdílení asimilátů prostřednictvím mykorrhizního mycelia přesahuje existenci jedince i druhu a umožňuje vývoj věkově a druhově rozrůzněných struktur porostu vegetace (ať dřevinné, nebo bylinné) a dovede překlenout stresové faktory, jako například zastínění nebo poškození jedince (defoliace), a to ve prospěch mykorrhizního celku – lesa. Vzájemné propojení hub a rostlin prostřednictvím mykorrhizních mycelií umožňuje účelné hospodaření s asimiláty v celém společenství vzájemně kompatibilních jedinců a druhů

(rostlin, dřevin, mykorhizních hub) a přispívá k cyklickému vývoji porostů a k minimalizaci ztrát živin ze společenství. Se znalostí existence vláknitého systému mycelií mykorhizních hub, které zajišťují látkový přenos (tedy přenos informací v podobě živin a jiných signálních látek) mezi dřevinami či rostlinami v porostu, je tedy možné vnímat les jako jakýsi superorganismus, ovšem s tou výhradou, že les na rozdíl od organismu neumírá. Les se obnovuje. Jedinci v lese odumírají, ale les žije dál.

3.2.1 Společná evoluce rostlin a hub a její formativní vliv na fungování ekosystémů

Mykorhizní symbiózy se vyskytují u suchozemských cévnatých rostlin. Předpokládá se, že právě přechod fotosyntetizujících organismů (fotobiontů) z vody do krajně nepříznivých terestrických podmínek byl umožněn jejich soužitím s houbami (mykobionty) a že tyto organismy vystoupily z vody na souš společně. Osídlení souše se začalo uskutečňovat v podmínkách existence surových horninových substrátů a jejich zvětralin, kdy nebyly vyvinuty půdy, za plné expozice UV záření, extrémních výkyvů teploty, větrných bouří, při silné erozi atd. Koncentrace CO₂ ve středním paleozoiku jsou odhadovány na 1 500 ppm (tedy 3–4násobně vyšší než v současnosti). Koevoluce rostlin a hub byla od samého počátku provázána vznikem mykorhiz. Jejich funkce v zajišťování minerálních živin a vody pro rostliny znamenaly účinné adaptace, výhodné pro osídlení extrémních stanovišť tehdejší souše. Vedly k vývoji půd a biomů během měnících se podmínek života na Zemi.

V evoluci jsou zaznamenána nejméně dvě hlavní období, kdy se mykorhizy objevily. Na vzniku prvních známých mutualistických symbióz – arbuskulárních mykorhiz (AM) – se začaly uplatňovat houby z oddělení *Glomeromycota*, evolučně odvozených od společných předchůdců saprotrofních hub oddělení *Mucoromycota*. Tito předchůdci se původně vyvíjeli ve vodním prostředí. Jejich hlavními charakteristikami, důležitými pro současné vlastnosti AM endomykorhiz, je to, že jejich mycelium je tvořeno hyfami, které mají trubicovitou strukturu bez přehrádek (tzv. sifonální) a že mají pouze jednoduchou enzymatickou výbavu, odpovídající možnosti příjmu jednoduchých živin z vodního prostředí. Ta jim neumožňuje štěpit složité polymery. První nálezy útvarů morfologicky podobných současným AM pocházejí z období prvohor na přelomu ordoviku a siluru před asi 410 miliony lety. Osídlování souše plavuněmi a kapradorosty a později pokročilejšími zástupci cévnatých rostlin znamenalo pokles koncentrací CO₂ a současně nárůst odumřelé rostlinné hmoty (nekromasy). Část nekromasy, která vznikala ve vodním a bažinatém prostředí v tropickém klimatu prvohor, se uložila v anaerobním prostředí do černouhelných slojí, další část v období chladnějších třetihor do hnědouhelných slojí a lignitu v mělkých jezerech. Na dně moří a oceánů se sedimenty mořských organismů, bakterií, řas, živočichů a rostlin přeměnily v ložiska ropy. V chladnějších obdobích čtvrtohor vznikla v mokřadech a prameništích a terénních depresích ložiska humolitu, především rašeliny. Na souši docházelo k hromadění rostlinné nekromasy, na jejímž rozkladu se podílela skupi-

na rozkladačů, včetně hub. Důležitým mezníkem ve vývoji rostlin byl vznik vodivých pletiv u cévnatých rostlin, která rostlinám umožnila rozvoj kořenů a efektivní příjem vody a živin z půdy a následně i větší vzrůst. Ve skupině hub došlo k podobné proměně, kdy potřeba transportu živin a vody vedla ke změnám v utváření hyf a k jejich jednoduché diferenciaci na vláknité vodivé a přehrádkované struktury (od jednotlivých hyf po složité rhizomorfy). V té době vznikalo značné množství vývojových linií saprofytních dikaryontních vláknitých hub (oddělení *Basidiomycota* a *Ascomycota*), které se vyznačují pokročilejší stavbou hyf a zvýšenou schopností rozkládat organickou hmotu rostlin ([box 3](#)).

Box 3: ZMĚNY VE STAVBĚ HYF V PRŮBĚHU EVOLUCE

Adaptaci hub na suchozemské prostředí a přechod k saprotrofnímu způsobu výživy v aerobním prostředí umožnily změny ve stavbě a fungování mycelií – hyf. Ve vodním prostředí primárně vodní houby nepotřebovaly pronikat do substrátů a přijímaly živiny, které byly ve vodě rozpuštěné. Adaptaci hub k životu v suchozemském prostředí umožnil především vznik příčných přehrádek v hyfách. Při jejich poranění již nedocházelo k úniku veškeré protoplazmy, ale hyfy mohly lépe regenerovat: zraněné úseky vývojově pokročilejších hub (*Dicarya*) se uzavírají, hojí a obnovují růst. Přehrádkováním (kompartmentací) hyf vznikly ne zcela těsně oddělené úseky hyf, mezi nimiž může proudit protoplazma, zatímco vstup jader je omezený. Buněčné stěny hyfy začaly být pevnější a mohly pronikat do pevnějších organických substrátů. V místě dostatku substrátu se hyfy bohatě větví a vylučují trávicí exoenzymy. Pro zlepšení transportu a ochranu přenášených zdrojů se hyfy spojují do souběžně probíhajících svazků, rhizomorf. Saprotrofní houby se tak vyvinuly v terestrických ekosystémech do role primárních rozkladačů. Svou aktivitou přispívají k enzymatickému rozkladu odumřelých rostlin a k recyklaci C, N a P z organických polymerů organické hmoty. K doložení uhlíkatých látek z organických polymerů lignocelulóz a komplexních sloučenin bílkovin s cukry a tuky během evoluce u saprofytních hub vznikly složité enzymatické systémy.

Od konce druhohor a především během třetihor, kdy došlo k významnému posunu ve vývoji nahosemenných a krytosemenných rostlin, přichází období, kdy se v koevoluci s cévnatými rostlinami vyvinuly mykorrhizy podruhé – objevily se nové typy mykorrhiz. Vznikaly několikrát v průběhu evoluce, přičemž vzniklo více vývojových linií ektomykorrhiz (ECM), erikoidních (ERM) a orchideových (ORCH) mykorrhiz. Vznikly také nové linie nemykorrhizních druhů rostlin i hub. Nejstarší doložené fosilní

nálezů ECM kořenů borovice pocházejí z doby před asi 50 miliony let z Princetonu v Kanadě. Nové typy mykorrhiz umožnily diverzifikaci rostlin a dřevin tím, že jim rozšířily možnost čerpat živiny z většího objemu půdy a obohatit je i živinami, které získávaly enzymatickým rozkladem ze SOM. Tak mohly ektomykorrhizní rostliny/dřeviny osídlit a přežít v nových biotopech. Rozvoj různých vývojových linií ECM doprovázel především rozvoj nahosemenných a krytosemenných dřevin. V období rozvoje nahosemenných (od konce permu v prvohorách) a později i krytosemenných dřevin (během druhohor a v třetihorách) vznikaly ektomykorrhizní rody a druhy dřevin čeledí *Pinaceae*, *Abietaceae*, *Fagaceae*, *Tiliaceae*, *Betulaceae* a *Myrtaceae* v oblastech, kde abiotické podmínky neumožňovaly rychlou mineralizaci, tedy v boreální, temperátní a mediteránní. V tropech vznikly ektomykorrhizy například u *Dipterocarpaceae*. ERM jsou známy u rostlin čeledi *Ericaceae*, vřesovcovité, ORCH mykorrhizy jsou zastoupeny u rostlin čeledi *Orchideaceae*. U velké většiny dřevin v tropických lesích, kde probíhá rychlá bakteriální mineralizace opadu, se jako hlavní mykorrhizní partner (mykobiont) udržely AM houby. Podrobnější pojednání o typech mykorrhiz je uvedeno v [kap. 4.3 Ekologie hub](#), v části Mykorrhizní typy.

Funkční skupiny vláknitých hub v suchozemských ekosystémech jsou spjaty s tím, jaká je jejich enzymatická výbava. Ta primárně určuje, jaké substráty jsou schopné houby využívat. Významné podklady pro popis strategií vláknitých hub přináší moderní metody evoluční ekologie. Jsou založeny na popis genomu hub v částech, které kódují enzymy potřebné pro rozklad organických polymerů nekromasy rostlin, hub a živočichů (SOM). Mykorrhizní strategie se během evoluce vyvíjely ze saprotrofních předchůdců vláknitých hub tak, že houby a rostliny v mykorrhize v určitých limitujících podmínkách prostředí získaly evoluční výhodu před rostlinami bez mykorrhizy nebo samostatnými saprofytními houbami. Výhoda mykobionta v mykorrhizní strategii spočívá v dotaci cukernými látkami ze strany rostliny, takže nepotřebuje vynakládat energii na získávání cukerných látek z organických látek v půdě jako běžné saprotrofní druhy. Během milionů let takové strategie u mykobionta může dojít ke změnám v některých částech genomu, k jeho projevení (expresi) anebo naopak k potlačení (uspání), které následně ovlivní jeho enzymatickou aktivitu. Vždy záleží na tom, nakolik jsou vzájemné soužití a látková „spolupráce“ obou partnerů pevné, zda se stávají závaznými (obligátními) nebo zda jsou příležitostné (fakultativní), a v jakém půdním prostředí se odehrávají.

Ukazuje se, že nejen jednotlivé typy saprofytních hub (např. lignikolní s odlišným typem tlení dřeva), ale i jednotlivé typy mykorrhiz se odlišují plnou přítomností nebo redukcí aktivity genů mykobiontů, kódujících vznik určitých specifických enzymů a jejich skupin. Výsledky porovnávání genomů hub a jejich různých životních strategií metodami, které již jsou dostupné ve specializovaných databázích z nedávné doby, poukazují na to, že ektomykorrhizní houby mají bližší vztah k houbám, které rozkládají dřevo (houby bílé a hnědé hniloby), ale během evoluce ztratily možnost exprese genů kódujících enzymy pro jeho úplný rozklad. Naopak houby erikoidních a orchideových mykorrhiz mají genetickou výbavu pro enzymy blízkou půdním saprofytům, jež využívají tu složku SOM, která vznikla humifikací nekromasy rostlinného opadu a hyf hub. Poznatky o enzymatických schopnostech ektomykorrhizních hub a hub erikoidních mykorrhiz v součas-

né době pocházejí ze znalosti genomu hub, jak ukazuje následující [box 4](#) a [obr. 3.2.1](#), jejich plné potvrzení v terénních experimentech však chybí. Je to dáno vysokým stupněm komplexity jevů v půdě, kdy lze v experimentech už jen velmi obtížně nebo vůbec eliminovat množství ostatních biotických a abiotických vlivů v půdě.

3.2.2 Základní typy mykorrhiz

K nejčastějším typům mykorrhiz v biomech terestrických ekosystémů, včetně lesů, patří arbuskulární mykorrhiza (AM, u asi 72 % druhů cévnatých rostlin), ektomykorrhiza (ECM, u 2 % druhů, avšak s většinou druhů dřevin temperátních lesů) a erikoidní mykorrhiza (ERM, u 1,5 % mykorrhizních druhů cévnatých rostlin). Další typy nebudou zmiňovány, i když nejsou v ekologii rostlin zanedbatelné (orchideový typ mykorrhizy je známý u 10 % cévnatých rostlin). Z celkového počtu druhů cévnatých rostlin na Zemi je asi jen 8 % zcela nemykorrhizních (NM), dalších 7 % druhů někdy vykazuje arbuskulární mykorrhizu, ale není u nich nalézána pravidelně (fakultativně mykorrhizní druhy). Vyskytují se druhy, které mohou mít oba typy arbuskulární mykorrhizy i ektomykorrhizy (ECM + AM). Arbuskulární mykorrhizy převažují v tropických oblastech, v tropických lesích a v savanách, v podmínkách temperátní zóny jsou zastoupeny spíše v lužních lesích a v travních ekosystémech, obvykle tam, kde je deficece P, ale relativní dostatek N – v takových porostech dochází k rychlé degradaci opadu a půdy obsahují nízké množství humusu. Směrem k severu a ve vyšších nadmořských výškách přibývají ektomykorrhizní vazby, které pokrývají širokou škálu podmínek na teplotním gradientu a na gradientu hromadění opadu v souvislosti s jeho pomalejším rozkladem a s formami půdního humusu. Ektomykorrhizy jsou vázané především na lesní biomy v temperátních boreálních oblastech. Erikoidní mykorrhizy jsou vázány na extrémní biotopy typu vřesoviště, bory s výskytem brusnic, na vrchoviště a na vysoké horské polohy a boreální oblasti s vysokým podílem těžko rozložitelného nahromaděného opadu.

Podrobnější popisy morfologie mykorrhiz a mykorrhizních sítí na příkladu ektomykorrhiz jsou uvedeny v [kap. 4.3](#) na [obr. 4.3.3](#) a [4.3.5](#).

V mykorrhizách se realizuje těsný fyziologický kontakt a přenos metabolitů mezi partnery (schéma symbiotického rozhraní a přenos živin jsou znázorněny na [obr. 4.3.4a](#) a [4.3.4b](#) v [kap. 4.3](#)). Z hlediska ekologie lesa jsou kromě mykorrhiz zásadní také mykorrhizní sítě v půdě. Jsou to soustavy hyf hub a jejich rhizomorf. Mají především explorační, exploatační a transportní funkci pro živiny a různé signální molekuly. Znamenají možnost propojení rostlin/dřevin v porostu s půdním prostředím a propojení rostlin/dřevin navzájem. Existence takové sítě umožňuje získávání, přenos a sdílení živin, vody a signálních látek na různé úrovni druhové a ekologické specifity.

Mykorrhizní asociace mezi rostlinou a houbou jsou klíčovým aspektem ekologie lesa. K procesům, které jsou umožněny symbiotickým rozhraním mezi partnery mykorrhizy, patří především:

1. Výměna živin mezi partnery mykorrhizy probíhá přímo na symbiotickém rozhraní v mykorrhize a je jednou z nejdůležitějších rolí mykorrhizních hub v ekosystému. Tato role je potvrzena evolučním vývojem. Mykorrhizy zvyšují

a usnadňují rostlinám příjem esenciálních živin, především makronutrientů P a N, ale i mikronutrientů z půdy. Rostliny poskytují houbám cukerné látky jako zdroj energie a jako základ pro stavbu jejich těla. Tím je zvýhodňují oproti saprotrofním houbám v půdě, které si musejí energii a stavební uhlíkaté látky vydobýt z půdy svépomocí.

2. Houby zvyšují toleranci rostlin vůči stresu – vůči suchu, salinitě a toxickým prvkům – tím, že podporují růst kořenů, příjem vody a živin. Současně produkují protektivní látky vůči stresu.
3. Houby zvyšují rezistenci proti onemocnění rostlin jinými mikroorganismy nebo viry: produkují antibiotika (a jiné sekundární metabolity) a současně vytlačují patogeny na povrchu rostlin v kompetici o živiny a prostor.
4. Mykorhizní houby a hostitelské rostliny navzájem komunikují prostřednictvím signálních molekul, jako jsou hormony, enzymy a sekundární metabolity. Signální látky umožňují koordinaci aktivit, jako jsou tvorba mykorhiz, příjem živin a odpovědi vůči stresu. Signální látky mohou být sdíleny i přes prostor mykorhizosféry a mykosféry, pravděpodobně nejsou závislé pouze na přenosu přes symbiotické rozhraní mezi buňkou houby a hostitelské rostliny v mykorhize.
5. Mykorhizní houby přispívají k sekvestraci C tím, že v půdě ukládají uhlíkaté látky, a mají tak podíl na redukci CO₂ do ovzduší.

V další části kapitoly bude pozornost věnována zejména těm jevům, které ukazují na funkce mykorhiz, jako jsou příjem a transport živin získaných z půdních roztoků a z forem vázaných v nahromaděné nekromase organismů a v SOM, a jevům, jimiž je zvyšována odolnost rostlin vůči stresu, dále „komunikaci“ rostlinných partnerů a hub v porostu prostřednictvím signálních molekul, a to jejich přenosem v rámci ekosystému lesa, a parametrům, které doprovázejí rozšíření zásadních typů mykorhiz v hlavních biomech Země.

3.2.3 Mykorhizní houby, příjem živin a schopnost degradace organických polymerů

Během evoluce se mykorhizní houby adaptovaly na výhodu získávat zdroje C a energie z cukerné dotace svých rostlinných partnerů a svou energii věnovaly na vytvoření více či méně rozsáhlé myceliální sítě k osídlení velkého objemu půdy a nadložního humusu, z něhož získávají nezbytné makronutrienty a mikronutrienty.

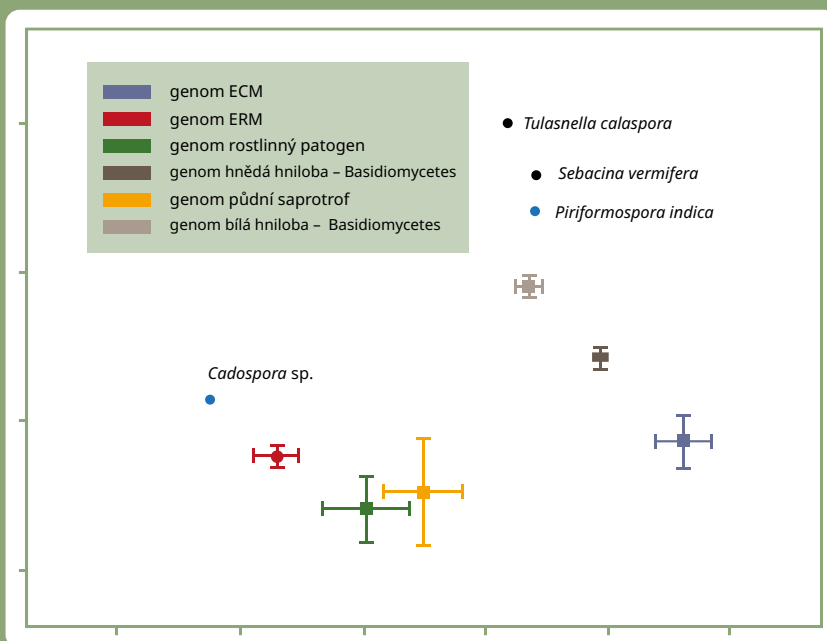
Funkční skupina AM hub je schopná využívat především ve vodě rozpustné minerální formy živin (především P) a optimalizovat příjem esenciálních stopových prvků (Fe, Zn, Mn, Cu). AM houby jsou schopné enzymaticky štěpit jednodušší molekuly typu glukanu a bílkovin. Některé studie poukazují také na schopnost produkce chitináz, potřebných k štěpení chitinu (příbuzné saprotrofní houby chitinázy využívají). AM houby, podobně jako jejich saprotrofní evoluční předchůdci, nemají genetickou výbavu pro rozklad polymerních složek dřeva – lignocelulóz.

Další skupiny mykorhizních hub, jako jsou ECM a ERM houby, které se vyvinuly ze saprotrofních vláknitých hub podříše *Dicarya*, nesou ve svém genomu informace pro produkci enzymů komplexu PFCWD (*plant fungal cell wall-degrading enzymes*) pro rozklad nekromasy rostlin a hub a celkově SOM v půdě. Analýza genomů hub různých ekologických skupin poukazuje na těsnější vývojovou souvislost ECM hub s lignikolními druhy hub a podobně i evoluční souvislost ERM hub s půdními houbami, které rozkládají složku humifikované nekromasy. Houby ECM a houby ERM jsou co do složení genů enzymatické výbavy vzájemně prokazatelně odlišené (viz [box 4](#)). Geny, které jsou určující pro vznik enzymů rozkládajících PFCWD, nejsou u mykorhizních hub „konstituční“, ale existují v režimu „spících“ genů. Proces jejich probouzení (exprese) a tvorby potřebných enzymů je vyvoláván systémem signalizačních molekul a regulačními mechanismy (viz podkapitola Genom a řízené exprese genů).

Box 4: PODOBNOST GENOMŮ EKOLOGICKÝCH SKUPIN HUB PODŘÍŠE *DICARYA*

[Obrázek 3.2.1](#) představuje vizualizaci výsledků, které popisují polohu hlavních ekologických skupin hub a jejich vzájemné uspořádání podle analýzy 61 genomů hub odlišujících se životní strategií. S dostatečným počtem testovaných genomů jsou zastoupeny půdní saprofytní houby, ektomykorhizní houby a houby erikoidních mykorhiz, houby patogenní a houby rozkládající dřevo, které způsobují bílou nebo hnědou hnilobu. Pouze dvěma jednotlivými genomy jsou zastoupeny druhy entofytních hub a hub orchideových mykorhiz. Vzájemná poloha testovaných ekologických skupin a jejich seskupení v diagramu ukazuje to, nakolik se liší nebo nakolik jsou si blízké v enzymatické výbavě. Analýza se týká genomů kódujících vznik enzymů pro rozklad polymerů v buněčných stěnách nekromasy rostlin a hub, které se souhrnně označují PFCWD a které v testu představují 217 genů a vazebných modulů. V ordinačním diagramu jsou vyznačeny vzájemné polohy genomů hub s různými strategiemi. Genomy hub – půdních saprotofofů, rostlinných patogenů a hub erikoidních mykorhiz – jsou (sice volněji) seskupeny do jednoho bloku a představují houby, které mají širší enzymatickou výbavu pro rozklad půdní SOM, odvozené z procesu rozkladu a humifikace nekromasy organismů, ale i enzymy, které jim umožňují parazitaci na rostlinách. Genom ektomykorhizních hub je prokazatelně vzdálen od genomu erikoidních mykorhiz, ale umístil se blízko hub, které rozkládají složky dřeva, a to k těm, jež způsobují bílé nebo hnědé tlení dřeva. Situace naznačuje možnosti rozdílného fungování hub s různými strategiemi v půdních ekosystémech, v jejich enzymatickém vybavení a konečně i v tom, jaké živiny jsou houby přítomné v mykorhizách schopné poskytnout svému hostiteli.

Celá analýza poukazuje na různé vývojové linie mykorhizních hub ze saprotrofních předchůdců. Vznikly v souvislosti s rozvojem semenných rostlin. Mykorhizní typy se ve svých funkcích odlišují. Nejstarší arbuskulární mykorhizy jsou vybaveny fosfatázami pro uvolnění P (v symbióze s pomocnými bakteriemi). Nedovedou získávat živiny ze složitých organických komplexů, protože po svých předchůdcích nezískaly geny pro vznik enzymů, rozkládajících složité polymery komplexu PFCWD.



Obr. 3.2.1 Ordinance ekologických skupin hub v podtřídě Dicarya podle podobnosti genů pro tvorbu exoenzymů. Ordinační diagram zobrazuje vzájemnou blízkost testovaných životních strategií hub. Data pro analýzu byla získána rozбором 61 genomů vztahených k životní strategii hub. Data představují průměr a směrodatnou odchylku skupiny hub určité životní strategie (barevné čtverce). Životní strategie byla určena podle genetické sestavy enzymů komplexu PFCWD. V enzymatickém komplexu byl testován počet genů pro 217 enzymů a modulů, které jsou zahrnuty do aktivity PFCWD. Jednotlivá černá a modrá kolečka se jménem druhu znamenají, že pro test bylo dostupných málo dat. Jednalo se o houby ORCHID mykorhizy, kdy byly použity pouze 2 genomy (černé kolečko), a o endofytní houby (modré kolečko). (Upraveno podle: Grellet et al., 2017.)

3.2.4 Genom a řízení exprese genů

Houby ECM (které ve svých vývojových liniích zahrnují i lignikolní druhy hub) mají ve svém genomu zachovanu potenciální schopnost exprese některých genů pro produkci určitých enzymů PFCWD, jež jsou potřebné pro uvolnění N a P vázaných v nadložním humusu a v SOM. Proces exprese „spících“ genů je primárně vyvolán deficiencí přijatelných živin. Strádající rostliny produkují specifické signální molekuly, jimiž „oznamují“ svůj hlad. Jimi vyvolají aktivitu systémů (prostřednictvím miRNA) vedoucí k expresi genů, kódujících potřebné enzymy. Procesy signalizace a regulace a řízení exprese genů nejsou zcela prozkoumány, ale je zřejmé, že jsou iniciovány určitými podmínkami prostředí. Dovolují tak oběma partnerům v mykorrhize reagovat například na nedostatek přístupných živin nebo na jiné stresové faktory.

Box 5: GENOM A EXPRESE GENŮ

Genom je soubor genů uložených v jádře buňky. Obsahuje genetickou informaci v DNA. Kromě jaderné DNA je v buňkách přítomná mitochondriální DNA a DNA v plazmidech. Analýza a porovnávání genomu druhů hub poukazují na jejich evoluční příbuznost. Vývojové linie jsou základem pro systematické třídění hub, současný systém hub je v posledních 30 letech postupně pořádan podle jejich fylogeneze.

Genom ikonické muchomůrky červené obsahuje přibližně 13 tisíc genů, hříbu smrkového 27 tisíc genů, dřevomorky asi 11 tisíc genů (genom člověka má asi 20–25 tisíc genů).

Růst, vývoj a reakce organismu jsou výsledkem procesu, který je naprogramován zapínáním a vypínáním genů (tj. naprogramovanou expresí genů), na něž organismus reaguje změnami v sestavách enzymů a strukturálních proteinů. Základní skupina genů (konstitučních), potřebná pro existenci organismu, je aktivovaná stále, dochází k jejich stálé expresi. U regulovaných genů dochází k expresi (zapínání) nebo k jeho potlačení (*gene silencing*) podle potřeb nebo jako reakce na specifické podněty. Kromě vnitřních signálů, jako jsou genetická informace, metabolismus a růstové látky (hormony), je vývoj organismu regulován signály vnějšími (abiotickými, kupříkladu dostupností živin).

V genomu rostlin i hub jsou kromě základní skupiny genů také úseky genomu, které produkují „malé nekódující“ molekuly RNA (miRNA), které ovlivňují to, kolik určité bílkoviny (enzymu) určitý gen produkuje. Ovlivňují expresi nebo „utišení“ aktivity určitého genu. Řetězce miRNA mykorrhizních hub reguluje jejich růst a vývoj, reakce na stres a interakce s hostitelskou rostlinou (vznik mykorrhizy i její stárnutí).

3.2.5. Mykorhizy zvyšují toleranci rostlin vůči stresovým faktorům

Současné výzkumy, jež jsou umožněny rozvojem moderní genetiky, biochemie a fyziologie, potvrzují dříve pozorované jevy, které v řízených experimentech zvyšovaly odolnost rostlin a dřevin vůči abiotickým stresům.

Odolnost proti suchu

Příjem vody u rostlin může být regulován několika způsoby:

1. expresí genu pro tvorbu aquaporinů (aqua, lat. voda) v kořenech. Aquaporiny jsou membránové proteiny, které usnadňují transport vody přes buněčnou membránu do buňky. Pokusy bylo prokázáno, že kořeny rostlin, resp. dřevin, které jsou osídleny mykorhizními houbami (AM, resp. ECM) tvoří více aquaporinů, a tím zvyšují příjem vody do kořenů (Xu a Zwiazek, 2020).
2. expresí genů pro tvorbu fytohormonu ABA (kyseliny abscisové), který má klíčovou roli pro regulaci otevírání a zavírání průduchů jako odpovědi rostlin vůči suchu. Vliv na otevírání a zavírání průduchů byl prokázán u AM (Stec et al., 2016 sec. in Begun, et al., 2019).

Odolnost vůči oxidativnímu stresu

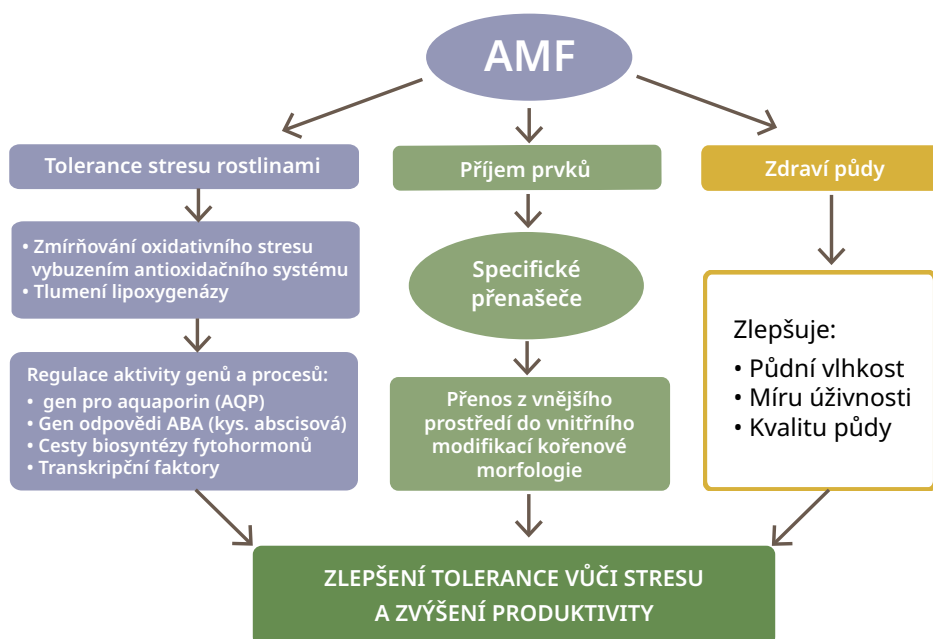
Oxidativní stres je způsoben nerovnováhou mezi produkcí reaktivních molekul kyslíku a schopností rostlin je detoxikovat. AM mykorhizní houby dovedou omezovat oxidativní stres několika způsoby (Nath et al., 2016 sec. in Begun, et al., 2019):

1. Zabezpečují příjem živin, jako jsou P a K. Oba prvky jsou nezbytné pro produkci antioxidantů.
2. Pomáhají zvyšovat aktivitu antioxidantních enzymů, které odstraňují oxidanty a zabráňují jejich hromadění v buňce.

Odolnost vůči toxickým kovům

Mykorhizní houby chrání rostliny před příjmem zvýšených koncentrací toxických kovů, jako jsou Pb, Cd, As, a to tak, že jejich ionty vážou do nerozpustných a netoxických sloučenin a imobilizují je ve své tkáni (Bano 2013, Herrera et al., 2018, sec. in Begun et al., 2019).

Schéma na [obr. 3.2.2](#), které shrnuje některé aspekty funkcí mykorhiz pro stres tolerantní životní strategii rostlin, je uvedeno podle Begun et al. (2019). Schéma bylo rozpracováno pro AM, ale v principu je platné i pro ECM a ERM. Procesy jsou nejvíce prozkoumány právě pro AM systémy.



Obr. 3.2.2 Prezentace funkcí arbuskulárních mykorhiz na regulaci procesů v ekosystému a na růst rostlin pod vlivem abiotických stresových podmínek. (Upraveno podle: Begun et al., 2019.)

3.2.6 Komunikace v mykorhizních sítích

Jemné kořeny rostlin, mykorhizy a myceliální systémy mykorhizních hub (CMN), včetně jejich povrchů, tedy rhizosféry, mykorhizosféry a mykosféry, jsou prostředím, kde rostliny a houby nejenže sdílejí a přenášejí živiny, ale i další látky – signální molekuly –, které se podílejí na řízení procesů v mykorhizním systému celého porostu. Některé aspekty fungování společné myceliální (mykorhizní) sítě (CMN), které spojují rostliny v porostu, zůstávají nejednoznačné a obtížné k testování. Pánuje shoda, že sítě CMN jsou klíčové složky fungování ekosystému (teze lesa jako mykorhizního systému). Mykorhizní sítě nejenže představují rozšířenou bioaktivní zónu a mají klíčovou roli v příjmu, transportu a redistribuci živin, ale podílejí se i na ochraně mykorhizních rostlin „v síti“ před herbivory (hmyzem) a patogenními houbami (*foliar necrotrophs*) tím, že se účastní přenosu signálních látek mezi rostlinami (Johnson a Gilbert, 2014).

Již dříve byl popisován pozitivní vliv mykorhiz na vznik růstových faktorů, které podporují dobrou zdravotní kondici rostlin a zvýšenou odolnost vůči patogenům. Bylo zjištěno, že kořeny rostlin, mykorhizy a mykorhizní sítě se podílejí na tvorbě

signálních látek, jež produkují mykorhizní houby a rostliny i další asociované mikroorganismy (bakterie). Je již prokázáno, že některé signální látky z rostlin jsou přenášeny k sousedním rostlinám prostřednictvím sítí CMN, a předávají tak informaci o aktuálním stavu partnerů.

Signální molekuly vznikají v rostlině nebo houbě obvykle vlivem podmínek v prostředí a vlivem fyziologického stavu mykorhizních partnerů. Jsou součástí mechanismu řízení a souhry partnerů v mutualistických symbiózách, iniciují je a udržují: ovlivňují tvorbu mykorhiz a vznik hlízek na kořenech bobovitých rostlin při interakci s diazotrofy. V procesech je obvykle zahrnuto více signálních molekul, které se v řetězu funkcí doplňují. Je známo, že existují „stresové“ signální látky, jež jsou uvolňovány do okolí v plynném skupenství, především etylen. Značná část signálních látek je však sdílena v roztocích v prostoru kontaktů kořenů a hyf. Většina signálních sloučenin jsou nízkomolekulární látky, které jsou produkovány do těsné blízkosti hyf a jemných kořenů, takže je možné u nich předpokládat přenos do cílových buněk difuzí. Signální látky přispívají i k přenosu signálů mezi dřevinami v porostu. Mají potenciál být transportovány a sdíleny prostřednictvím mykorhizní sítě. Tím by umožňovaly určitý způsob komunikace mezi rostlinami a houbami, včetně komunikace mezi jejich různými druhy. Přenos živin se realizuje na přesně definovaném symbiotickém rozhraní. Signální látky vyloučené do transportního systému mykorhizních sítí pronikají difuzí ze společně sdíleného těsného prostoru na povrchu kořenů, mykorhiz a mycelií: v rhizosféře, mykorhizosféře a v mykosféře.

Princip působení signálních látek spočívá v předání informace od partnera v mykorhize o potřebě k cílovému organismu, resp. o abiotických vlivech, které se dotýkají obou partnerů. Signální látky ovlivňují reakce rostlin nebo hub prostřednictvím procesů, které vedou k expresi genů. Přeneseně se tak jedná především o iniciaci a vývoj tvorby mykorhiz (symbiotických genů), o produkci potřebných enzymů nebo o facilitaci přenosu živin do rostliny.

Kupříkladu mechanismus vzniku a vývoje mykorhizy není náhodným procesem. Vznik mykorhizní infekce je řízen signálními látkami a hormony, které rostlina v závislosti na svém fyziologickém stavu vylučuje do prostoru rhizosféry. Tyto hormony kontrolují aktivitu (expresi) symbiotických genů u obou partnerů odpovědných za vznik mykorhizy. Například u hrachu bylo takových genů stanoveno 10 a u AM houby jich bylo nalezeno 8.

Rozpoznávání přenosu signálních mechanismů a popis jejich funkcí v rámci mykorhizní sítě jsou nyní výrazně urychlovány rozvojem molekulárních metod. Problematika signálních molekul a jejich přenos prostřednictvím sítí CMN přináší do poznávání evoluce a funkcí v ekosystémech nečekaná témata (Simard, 2018).

Transport signálních molekul je limitován kompatibilitou partnerů v určité mykorhizní síti. Záleží na jejich vzájemné molekulární, genetické a strukturální kompatibilitě. Pokud se podaří popsat způsoby příjmu/vydávání signálních látek do/z transportní myceliální sítě asociovaným partnerům, budou tyto limitace více objasněny. Přenos metabolitů včetně signálních látek mykorhizních sítí je do určité míry selektivní – týká se mnoha již známých, ale také dosud neznámých látek, jejichž příjem, transport a předání cílovému partnerovi podléhá biochemickým a fyziolo-

gickým procesům. V žádném případě jej nelze vnímat zjednodušeně a v analogiích, které známe z technologií přenosu elektřiny, plynu a vody.

Některé signální látky jsou produkovány jak mykorhizními houbami, tak i rostlinnými hostiteli, například auxin (Miransari et al., 2014, Daguerre et al., 2016). Dále je uvedeno (box 6) několik příkladů signálních látek a jejich uplatnění, obecně jsou jimi řízeny procesy, které se vztahují k vzájemné prosperitě mykorhizních hub a rostlin/dřevin.

Box 6: PŘÍKLADY SIGNÁLNÍCH MOLEKUL V SYSTÉMU MYKORHIZ, RESP. MYKORHIZNÍCH SÍTÍ

Signální molekuly produkované houbami:

- 1) *Mycorrhiza-Induced Small Secreted Protein (MiSSP)*. Tyto proteiny indukují expresi genů hostitelské rostliny, která vede k vyšší mykorhizní kolonizaci a zlepšuje růst rostlin.
- 2) Mykorhizní faktor (MF) je nízkomolekulární komplex lipidů a oligosacharidů produkovaný houbou (LCO). Svou funkcí je podobný „nodulačnímu faktoru“, který produkují hlízkové bakterie. MF stimuluje růst laterálních kořenů a indukuje změny v expresi genů hostitelské rostliny.
- 3) *Glomalin-Related Soil Protein (GRSP)* je signální molekula produkovaná houbou a je zahrnuta v procesu produkce glomalínu. Ten se uplatňuje při vytváření hrudkovité struktury půdy ve společenstvech AM hub (Lehman et al., 2017).
- 4) *Mycorrhizal Lipid (ML)* je tuková látka, která zvyšuje příjem P hostitelskou rostlinou.
- 5) *Mycorrhizal Synthetase (MS)* je enzym, který je zahrnut do produkce aminokyseliny glutaminu. Glutamin je důležitým zdrojem N pro mnoho rostlin. Glutamin je transportován prostřednictvím mykorhizní sítě z dřevin, které jsou asociovány s N_2 fixujícími bakterie (diazotrofy z čeledi *Fabaceae*, např. akát) do sousedních dřevin bez možnosti bakteriální fixace N_2 .

V mykorhizosféře a v rhizosféře se vyskytují další mikroorganismy, které jsou součástí komunikační sítě mykorhiz a podílejí se na klíčových procesech v ekosystému (Bouchra et al., 2022):

- 6) *Mycorrhizal Helper Bacteria (MHB)* jsou bakterie, které usnadňují vznik mykorhizy. Produkují určité spektrum signálních látek, včetně těžkých organických sloučenin a extracelulárních enzymů, které podporují růst a aktivitu mykorhizních hub.

Podobně jako mykorrhizní houby svými signálními molekulami ovlivňují procesy rostlin, tak také rostliny vysílají signální látky do rhizosféry vůči mykorrhizním houbám v podobě exudátů. Rostlinné hormony rovněž ovlivňují aktivitu parazitických rostlin, jako je například zářaza (*Orobanche*).

- 7) Rostlina produkuje kyselinu jasmonovou (JA), která může indukovat expresi genů u AM hub řídících přenos živin a metabolismus houby. Etylen reguluje expresi genu u ECM houby lakovky dvoubarevné (*Laccaria bicolor*) a zároveň i produkci určitých sekundárních metabolitů. Auxin (IAA) je klíčovým signálem v počáteční fázi tvorby ektomykorrhizy a přispívá k regulaci růstu kořenů. Dalšími rostlinnými hormony jsou cytokininy, kyselina abscisová (ABA) a kyselina salicylová (SA).
- 8) Strigolaktony, produkované rostlinou při deficienci P, působí jako atraktanty mykorrhizních hub, podporují klíčení spor a stimulují tvorbu AM a růst a větvení mycelií tím, že ovlivňují metabolickou aktivitu u AM hub, jako jsou procesy dýchání a metabolismus tuků. Tak zvyšují i efektivitu AM a růst rostlin.
- 9) Etylen je stresový rostlinný hormon a má funkci v signalizaci rostliny vůči mykorrhizní houbě: je zahrnut v regulaci mykorrhizní kolonizace kořenů a indukuje obranné reakce rostliny vůči patogenům.

Mykorrhizní síť může transportovat v rámci porostu i další hormony rostlin, jako jsou auxiny, cytokininy a gibereliny. Jejich funkcí je regulace fyziologických procesů rostlin.

3.2.7 Zastoupení mykorrhizních typů podél environmentálních gradientů a jejich funkce

Biomy se výrazně liší v procesu ukládání odumřelé organické hmoty. Teplé a vlhké prostředí je příznivé pro aktivitu destruentů, kdy dochází k rychlé mineralizaci SOM, naopak chladné/suché a kyselé prostředí je pro ně nepříznivé, dochází k hromadění SOM, v níž jsou vázány limitující živiny, především dusík, ale i fosfor. V boreálních podmínkách nebo v horských oblastech se tak hromadí humus typu „mor“ a v půdním systému je silný nedostatek přijatelných forem dusíku. Poměr C : N je tu velmi vysoký. V podmínkách České republiky je to zejména v pásmu smrčín, ale i v jehličnatých porostech s podrosty vřesu a brusnic na suchých biotopech, v borech a na vřesovištích nebo na vrchovištích.

Mykorrhizní strategie se poprvé vyvinula tam, kde byla v systémech limitována dostupnost fosforu. V této souvislosti se uplatnily arbuskulární mykorrhizy (AM), jejichž prvotní funkcí je intenzivní absorpce anorganického fosforu (Pi) v prostou vět-

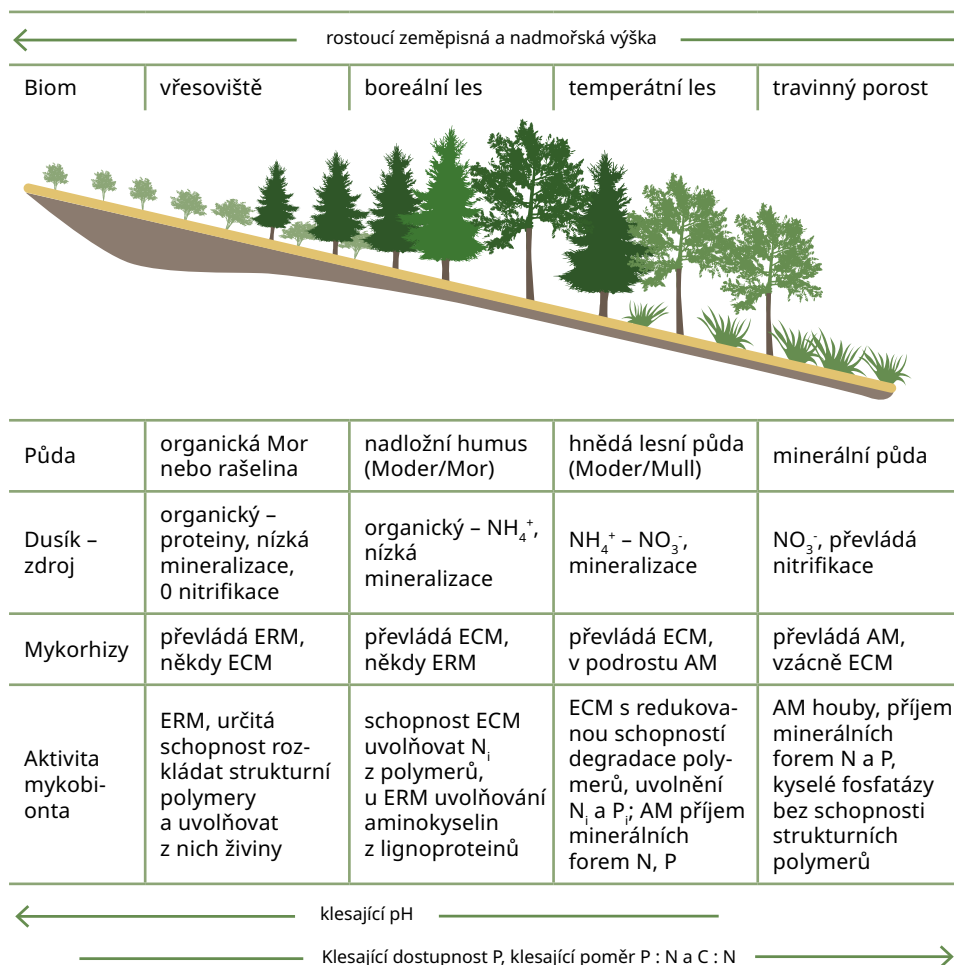
ším, než je dosah jejich rostlinných partnerů. Tato situace byla pro vznik mykorhiz primární. Vyskytovala se v oblastech „starých půd, vznikajících na silně zvětralých horninách (s nadbytkem Fe^{3+} a Al^{3+}), kde je fosfor vázán v pevných komplexech železa a hliníku. Tento dlouhodobý proces probíhal zvětráváním hornin v tropických oblastech. Naopak v oblastech „mladých půd“, tam, kde probíhalo opakované narušování dřívě zvětralého povrchu hornin v dobách ledových, byly horninové zdroje fosforu obnovovány (Turner a Condron, 2013).

V průběhu pozdějšího vývoje biomů se snižovala dostupnost minerálních forem dusíku (drtivou měrou se jedná o dvě formy: NO_3^- a NH_4^+ , značeno též jako N) tím, že byl pevně vázán do složitých organických a obtížně rozložitelných látek v humusu (N_{org} v SOM), do komplexů ligninu a glykoproteinů. Energetická a biochemická náročnost jejich rozkladu je umocňována i fyzikálně chemickými procesy humifikace. Evoluční výzva, kdy vznikaly souvislé porosty, v nichž se hromadil opad a SOM, kdy začala vznikat půda a kdy se nezbytné makronutrienty stávaly ve vyšší míře limitujícími, pravděpodobně vyvolala vývoj nových mutualistických vztahů. Tím se otevřela evoluční cesta k rozvoji ektomykorhiz a erikoidních mykorhiz, a to především u těch druhů cévnatých rostlin, které osídlovaly biotopy, v nichž se SOM hromadila. V té době se houby ve svých funkcích začaly rychleji diverzifikovat a zároveň umožnily další rozvoj diverzity rostlin.

Současné rozšíření rostlinných biomů na Zemi je proto výsledkem vzniku environmentálních gradientů, kdy se kromě jejich geografické polohy uplatňují také geologický vývoj, procesy zvětrávání a opakovaného vzniku půd, nadmořská výška, teplota a vlhkost a dostupnost srážek. V hlavních typech biomů převládají určité typy vegetace, doprovázené určitými typy mykorhiz. Výskyt mykorhizních typů úzce souvisí s druhovou skladbou rostlin/dřevin, s dostupností živin, s rozložitelností opadu a s formami humusu v půdě. Během procesu evoluce se u hub, které vstoupily na mykorhizní pouť, snižovala potřeba rozsáhlé enzymatické výbavy saprotrofů pro rozklad opadu, protože ve svém mykorhizním statutu již získávaly potřebné cukerné látky (energetické a stavební zdroje) od svých hostitelů. Nabyly tak evoluční výhody oproti saprofytům, které musely podržet celé enzymatické komplexy pro rozklad SOM, aby z nich získaly základní cukerné látky. Erikoidní mykorhizy a ektomykorhizy tak umožnily vznik biomů v extrémních biotopech, suchých, kyselých a studených, kde je rozklad SOM jinými destruenty omezený. V takových porostech se vyskytují rovněž častější požáry, při kterých se uvolňují živiny, a porost se obnovuje skokově. V gradientu hub, které se účastní základních mykorhizních typů, tedy od arbuskulárních přes široké spektrum ektomykorhizních typů až po erikoidní mykorhizy, se uplatňuje schopnost alespoň částečně degradovat složité organické substráty a získávat z nich dusík (obr. 3.2.3).

V temperátní části Evropy jsou lesní porosty s převahou AM v nížinných nivách lužních lesů. Jsou to periodicky zaplavované porosty s přirozenou převahou jasanu a jilmu, s rychlou mineralizací opadu a s převahou humusu typu mull, v bylinném podrostu je vysoká pokryvnost druhů eutrofních (např. kopřiva). To znamená, že dusík zde není limitujícím prvkem. AM, která osídluje mykorhizní kapacitu dřevin v nivách, zabezpečuje zadržování iontů PO_4^{3-} v půdním prostoru a sdílí je s dřevinami. V sušších partiích a na vyvýšených březích se objevují další druhy dřevin, které

hostí ECM druhy hub (z dřevin je zde dub, který snáší zaplavování, ale i habr, lípa či javor babyka). Tyto dřeviny znamenají přechod lužních porostů do pásma doubrav (urychlený omezením záplav hrázemi a poklesem hladiny spodní vody spolu s regulací břehů velkých řek). Směrem k navazujícím doubravám tak začínají převládat ektomykorhizy. Kromě lesních porostů se AM vyskytují v travních a v křovinatých biotopech u bylin a travin a u některých druhů křovin.



Obr. 3.2.3 Výskyt typů mykorhiz v závislosti na gradientu zeměpisné polohy (dané zeměpisnou šířkou a nadmořskou výškou), na gradientu hromadění půdní organické hmoty (SOM), na typu nadložního humusu, na gradientu dostupnosti P a pH a na formách dostupného N. Na gradientech se mění schopnosti mykorhizních hub degradovat strukturální polymery v SOM (celulózu, lignin, chitin, proteinové komplexy). (Upraveno podle: Read a Perez-Moreno, 2003.)

4. VYBRANÉ FRAGMENTY SÍTĚ VZTAHŮ

4.1 PŮDNÍ MIKROBIOM A JEHO ROLE V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH SE ZAMĚŘENÍM NA DEKOMPOZICI ORGANICKÉ HMOTY

Michal Choma

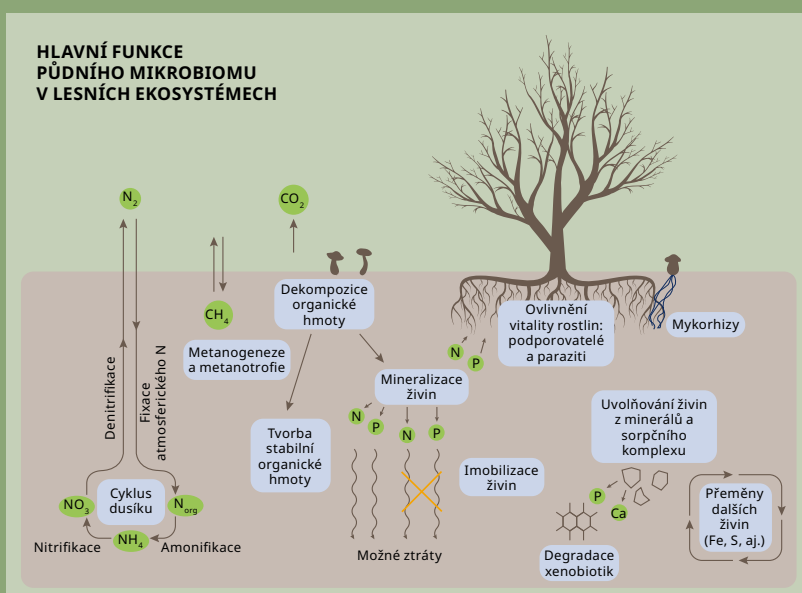
4.1.1 Půdní mikrobiom

Nedílnou součástí lesního ekosystému jsou půdní mikroorganismy. Půdní mikrobiální společenstvo neboli **mikrobiom zastává řadu funkcí, bez kterých by fungování lesa jako celku nebylo možné**. Nezastupitelnost půdních mikroorganismů tkví v jejich obrovské metabolické diverzitě. Díky ní v půdě neustále probíhají rozmanité biologické procesy, které přímo či nepřímo ovlivňují nejen primární produkci stromů, ale třeba také kvalitu odtékající vody. Škála mikrobiálních metabolických možností je široká a její detailní popis daleko přesahuje rámec této publikace. My si z této škály představíme jen to nejdůležitější, co je potřebné pro pochopení základních procesů, které mikroorganismy v půdě zprostředkovávají. V první řadě jsou mikroorganismy odpovědné za dekompozici organické hmoty, s níž souvisejí mineralizace živin a tvorba stabilního humusu. Dále se účastní přeměn v rámci cyklů dusíku (N), fosforu (P) a dalších živin (např. fixace atmosférického N, nitrifikace, denitrifikace, solubilizace P). Některé skupiny mikroorganismů žijí v těsném vztahu s rostlinami, např. mykorhizní nebo patogenní houby, a svou aktivitou přímo ovlivňují jejich vitalitu. Jiné žijí v blízkosti jejich kořenů, další v okolní půdě či ve vrstvě opadu a svou činností ovlivňují rostliny spíše nepřímo. Ale než se začneme detailněji zabývat tím, co půdní mikroorganismy dokážou, pojďme si je představit, abychom pochopili, jak v půdě fungují.

Box 1: FUNKCE ZPROSTŘEDKOVÁVANÉ PŮDNÍM MIKROBIOMEM „ROZCESTNÍK“

Aktivita půdních mikroorganismů ovlivňuje biologické procesy a vazby, které probíhají na různých úrovních ekosystému. Z důvodu co nejlepšího zasazení do kontextu jsou některé funkce mikrobiomu blíže diskutovány v ostatních kapitolách. Tento rámeček slouží jako rozcestník pro snadnější orientaci.

- Dekompozice organické hmoty (tato kapitola)
- Tvorba stabilní organické hmoty (tato kapitola)
- Mineralizace/imobilizace živin (tato kapitola + kap. 5.1 a 5.2)
- Mykorhizní symbióza (kap 3.2 a 5.2)
- Přeměny v rámci cyklu dusíku: fixace, amonifikace, nitrifikace, denitrifikace a další (kap. 5.2)
- Mineralizace a solubilizace fosforu a dalších živin (kap. 5.2)
- Podpora růstu rostlin a mykorhiz (tato kapitola)
- Patogenní mikroorganismy (kap. 4.3)
- Metanogeneze/trofie (tato kapitola)



Obr. 4.1.1 Přehled hlavních funkcí půdního mikrobiomu v lesních ekosystémech. (Zdroj: orig. autor.)

Mezi půdní mikroorganismy (také označované jako mikroflóra) řadíme **bakterie, archea** a **houby**. Zahrnutí hub, které tvoří poměrně velké struktury (např. plodnice nebo rhizomorfy), do jedné skupiny společně s mikroskopickými bakteriemi a archei, může působit poněkud zvláště. Hlavní roli však nehraje sama velikost organismu, ale způsob jeho interakce s půdním prostředím. Bakterie, archea a houby jsou (stejně jako kořeny rostlin) **osmotrofové**, to znamená, že zdroje přijímají přímo z půdního roztoku transportem přes buněčné membrány. Ve skutečnosti

tak houbové mycelium v půdě funguje do značné míry podobným způsobem jako mnohem menší prokaryotické buňky bakterií. Mezi půdní mikroorganismy ještě můžeme zařadit řasy a prvoky (protista). Význam řas je v lesních půdách vzhledem k jejich potřebě slunečního záření jako zdroje energie spíše omezený. Protista jsou významnou složkou půdních potravních sítí. Jejich role spočívá v predaci ostatních mikroorganismů, čímž mikrobiálně řízené přeměny ovlivňují, ale sami je přímo nezprostředkovávají. Proto se těmito dvěma skupinami nebudeme v této části publikace blíže zabývat. Houbám se detailně věnují kap. 3.2 a 4.3, bakterie a archea si představíme v následujícím textu.

4.1.2 Bakterie a archea

Bakterie a archea představují vývojově nejstarší formy života na Zemi. Jejich vznik před přibližně 3,5 miliardami let odstartoval přeměnu naší původně poměrně nehostinné planety do podoby, v jaké ji známe dnes. Jednak se z těchto jednoduchých jednobuněčných forem života postupně vyvinuly rostliny, houby a živočichové, ale hlavně **jsou tyto mikroorganismy díky obrovské druhové a metabolické diverzitě schopny osídlit a přeměňovat prakticky jakékoli prostředí na Zemi** a žít z nepřeborného množství zdrojů energie a forem živin. Dodnes jsou bakterie a archea mezi pionýry, kteří jsou schopni osídlit iniciální stadia půd (např. na ledovcových předpolích, lávových polích nebo výsypkách), a spustit tak postupnou sukcesí, která může vést až ke vzniku lesních ekosystémů, jimiž se zabývá tato kniha. Ovšem jejich význam zdaleka není omezen jen na mladé nevyvinuté půdy, bez jejich přítomnosti by plně nefungoval žádný typ ekosystému. Jsou všudypřítomné. Například jeden gram půdy může obsahovat až miliardy bakteriálních buněk náležejících k statisícům až milionům geneticky odlišných kmenů, z nichž pouze zlomek (odhaduje se, že cca 1 %) lze kultivovat a blíže studovat v čistých kulturách. S pokrokem molekulárních metod a sekvenčních technologií už není věda omezena jen na přímé kultivace mikroorganismů a složení a funkční potenciál mikrobiálních společenstev je možné zkoumat pomocí nahlédnutí do jejich (meta)genomu. I přesto zůstává metabolická a druhová diverzita prokaryot do velké míry nepopsána.

Ačkoli byly bakterie a archea dlouho zařazovány do jedné skupiny, fylogenetická taxonomie ukázala, že k oddělení archeí (společně s eukaryoty) od bakterií došlo už zhruba před 3,5 miliardami let, tedy relativně krátce po vzniku života. Archea se od bakterií liší především stavbou buněčné stěny a membrán. Přestože zastoupení archeí mezi půdními prokaryoty zřídka překročí několik procent, nelze jejich význam zanedbávat. Mnohé z archeí jsou extremofilové s unikátními enzymy a jinými proteiny, které umožňují jejich přežití ve vysokých teplotách nebo extrémně kyselých či alkalických půdách. Nalezneme mezi nimi např. autotrofní nitrifikátory, kteří jsou schopni nitrifikace i v kyselých půdách (např. smrkových) lesů (viz [kap. 5.2](#)).

4.1.3 Mikroorganismy a půdní prostředí

Pro pochopení fungování půdních mikroorganismů si musíme uvědomit, v jakých podmínkách žijí. Půda je směs pevných částic, vody a vzduchu. Pevné částice dosahují rozměrů v řádu nanometrů až milimetrů a mohou být minerálního (jíl, prach, písek) nebo organického původu (zbytky rostlin, živočichů a mikroorganismů v různém stadiu přeměny). Tyto částice vytváří agregáty o různé struktuře a velikosti (zpravidla 0,25–5 mm). Volné prostory mezi částicemi (póry) mohou být vyplněny vodou nebo vzduchem. Díky této struktuře je **půda velice heterogenní v prostoru a čase**. Pro představu: dostupnost vody, velikost a chemické složení půdních částic, půdní vody a vzduchu se liší v mikroměřítku na úrovni agregátů, v půdním profilu mezi jednotlivými horizonty, i ve větším měřítku v lese vlivem přítomnosti stromů, podrostu apod. Půda má svůj teplotní režim, je zaplavována, vysychá, vstup organické hmoty se liší v průběhu sezóny a dochází k její postupné dekompozici atd. Všechny tyto změny způsobují, že i **vodní prostředí, nezbytné pro osmotrofní mikroorganismy, a zdroje živin, uhlíku a energie jsou v půdě rozmístěny diskontinuálně a jejich dostupnost se mění v čase**, s čímž se mikroorganismy musejí umět vypořádat.

Hyfy vláknitých hub jsou dle druhu široké typicky 1–30 mikrometrů a mohou dosahovat délky v řádu centimetrů, případně se spojovat do rozměrnějších struktur, např. rhizomorfiů (viz [kap. 3.2](#)). Nemohou tak osidlovat nejmenší mikropóry, ve kterých se voda drží při snižující se půdní vlhkosti déle než v rozměrnějších mezopórech a makropórech. Na druhou stranu jim jejich vláknitá struktura umožňuje překlenout nepříznivé prostředí a vyhledávat a propojovat izolované zdroje. To platí především v případě mykorrhizních hub, které jsou podporovány rostlinnými partnery. Rozrůstání saprotrofních hub je podmíněno dostatkem rychle využitelných uhlíkatých látek (např. jednoduché cukry, bílkoviny). Bakterie a archea, jejichž buňky jsou velké řádově od 0,2 do 1 μm (ale existují i druhy dosahující 10 μm) jsou v půdě vázány na vodní film na povrchu pevných částic, případně vodou naplněné póry (zpravidla mikropóry o velikosti $<10 \mu\text{m}$, kde jsou chráněny před predací). Samy se mohou pohybovat jen omezeně, zhruba jen stovky μm v rámci souvislého vodního filmu. Na mnohem delší vzdálenosti se však mohou přemísťovat pomocí rostoucích kořenů, hyf hub (tzv. houbové dálnice), pohybujících se půdních živočichů nebo protékající vodou. Aktivní pohyb za novými zdroji je energeticky náročný, a tak je pro mikroorganismy výhodnější přečkat nepříznivé období v dormantním stavu (klidový stav s dočasným zastavením nebo omezením fyziologických procesů) a reaktivovat, až budou zdroje opět dostupné. **V půdě jsou aktuální hotspoty příznivých podmínek jen v poměrně malé části jejího objemu, a tak podstatná část půdního mikrobiomu trpělivě vyčkává v dormantním stavu**, až se dostupnost vody a substrátu v místním mikrohabitatu obnoví. Dříve se předpokládalo, že dormantní buňky jsou víceméně neaktivní. Ukazuje se však, že i dormantní mikroorganismy metabolizují a vyměňují si chemické látky s okolím, takže i v tomto stavu ovlivňují půdní prostředí, byť v mnohem menší míře než plně aktivní část společenstva. Zachování bazálního metabolismu i v době dormance pravděpodobně umožňuje mikroorganismům rychle reagovat a začít růst, jakmile dojde k obnovení dostupnosti zdrojů.

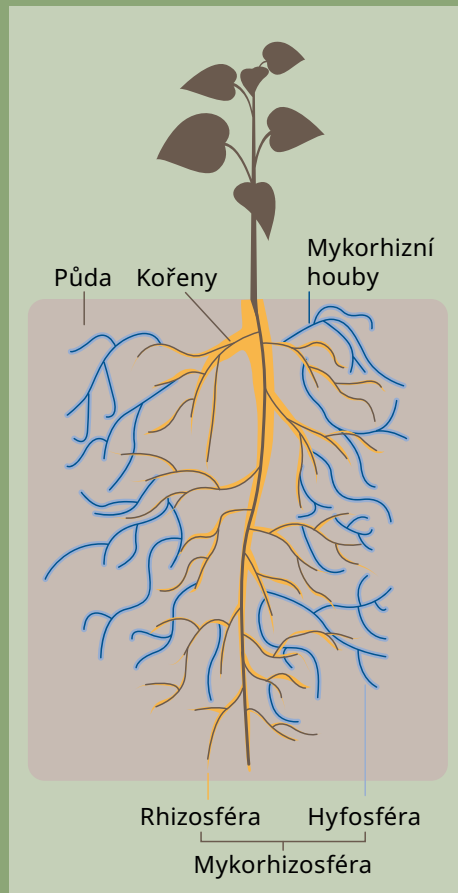
Box 2: MYKORHIZOSFÉRA JAKO JEDNO Z NEJPŘÍZNIVĚJŠÍCH PROSTŘEDÍ V LESNÍ PŮDĚ (POJMY, DEFINICE)

Rhizosféra je část půdy, která je přímo ovlivněna přítomností kořenů a jejich činností. Akční dosah kořenů je zvětšován mykorrhizními houbami (ve střeoevropských lesích zhusta dominovaných ektomykorrhizní symbiózou se může jednat až o desítky centimetrů). Oblast v půdě pod přímým vlivem houbového extraradikálního (mimokořenového) mycelia se nazývá **hyfosféra**. Půdní prostředí podléhající vlivu kořenů a jejich symbiotických hub se nazývá **mykorrhizosféra**.

Hlavním fenoménem (myko)rhizosféry je vylučování **rhizodepozic**, tedy látek, které kořeny i hyfy uvolňují do svého okolí. Jedná se o širokou paletu od jednoduchých organických kyselin, aminokyselin a cukrů – souhrnně nazývaných **kořenové exudáty** – přes hormony, enzymy a látky slizového charakteru až po celé buňky. Část těchto látek uvolňují kořeny pasivně difuzí hlavně v okolí rostoucí kořenové špičky, jiné jsou vylučovány aktivně a cíleně, např. mucigely chránící kořenovou špičku, látky s chelatačním účinkem usnadňující příjem některých živin, chemické signály, odpadní sekundární metabolity apod. Mycelium mykorrhizních hub je jednoduchými látkami z kořene přímo živeno, další redistribuuje dále od kořenů a zároveň produkuje vlastní **hyfové exudáty**.

Díky činnosti kořenů a mimokořenových hyf mykorrhizních hub je mykorrhizosféra ve srovnání s okolní volnou půdou mnohonásobně bohatší na snadno rozložitelné organické látky. Stává se proto hotspotem, místem významné mikrobiální aktivity s řádově vyšší biomasou a aktivitou extracelulárních enzymů a specifickým složením mikrobiomu v porovnání s okolní půdou. Tato podpora půdních mikroorganismů se rostlině vrací v podobě zvýšení dostupnosti důležitých živin, jako např. N a P (viz níže *priming efekt*), lepšího přežívání v podmínkách nedostatečné vlhkosti půdy apod.

Mykorrhizosféru obývá mikrobiální společenstvo odlišné od okolní půdy. Obecně jsou v něm více zastoupené rychle rostoucí mikroorganismy. Často se jedná o bakterie podporující růst rostlin (PGPB – *plant growth promoting bacteria*) a mykorrhizy (MHB – *mycorrhiza helper bacteria*), ale také o rostlinné parazity. Přítomnost kořenů láká i herbivory a parazity z řad prvoků a živočichů (např. z kmene Nematoda či třídy hmyzu). Vysoká mikrobiální biomasa se stává zdrojem potravy pro její požírače od myxobakterií přes prvoky až po roztoče.



Obr. 4.1.2 Mykorhizosféra. (Upraveno podle: <https://www.santiamorganics.com>.)

4.1.4 Diverzita mikroorganismů

Jednotlivé druhy mikroorganismů mají omezenou genetickou výbavu, která určuje, jakých metabolických procesů jsou schopny. Zároveň determinuje šíři jejich ekologické valence (rozpětí podmínek, které jsou schopny snášet) pro jednotlivé environmentální faktory, např. teplotu, vlhkost, koncentraci prvků aj. Tyto vlastnosti stanovují jejich ekologickou niku, tedy souhrn podmínek prostředí, v nichž je daný mikroorganismus schopen přežít a rozmnožovat se. Celá šíře podmínek, ve kterých je

organismus teoreticky schopen přežít, se nazývá fundamentální (základní) nika. V reálném prostředí se fundamentální niky organismů překrývají a dochází tak ke kompetici. Konkurenční tlak určuje realizovanou niku, tedy místo v systému, které daný druh reálně zaujímá. Realizovaná nika je výsledkem průniku podmínek prostředí, které jsou pro daný organismus příznivé a v nichž se zároveň dokáže kompetičně prosadit. Kompetice vede k diferenciaci nik, což je proces, díky kterému **mohou mikroorganismy využívat stejné zdroje v prostředí koexistovat**. Příkladem z lesní půdy může být diferenciaci nik mezi rhizosférou a volnou půdou. Bakterie z kmene *Acidobacteria* i zástupci rodu *Burkholderia* jsou schopny přežít jak ve volné půdě chudé na dostupné jednoduché organické látky, tak v rhizosféře, která je jednoduchými uhlíkatými látkami bohatě zásobena. Burkholderie jsou ale schopny využít vysoké dostupnosti uhlíkatého substrátu k rychlému růstu a množení, a získat tak konkurenční výhodu nad pomaleji rostoucími acidobakteriemi. Oproti tomu acidobakterie mají bohatší enzymatickou výbavu, která jim umožňuje rozkládat složité polymery, čehož burkholderie nejsou efektivně schopny. Výsledkem je diferenciaci nik mezi burkholderiemi, které bývají početnější v rhizosféře, ale ve volné půdě jsou oproti acidobakteriím v menšině.

Půda díky obrovské heterogenitě podmínek mikroprostředí a forem zdrojů energie a živin nabízí širokou škálu volných nik, a umožňuje tak koexistenci tisíců až desítek tisíců mikrobiálních OTU (ty můžeme vnímat jako druhy – viz [box 3](#)). Diverzita půdních mikroorganismů zdaleka nebyla popsána a neustále jsou objevovány a charakterizovány nové druhy prokaryot i hub (viz též [kap. 4.2, box 2](#)). Tento proces je urychlován moderními genetickými metodami a díky tomu prochází taxonomický systém prokaryot (částečně i hub) rychlým vývojem a nezřídka bouřlivými přeměnami. Některé taxonomické skupiny jsou rozdělovány, zatímco jiné spojovány, případně přesouvány v rámci fylogenetické hierarchie. Držet krok s fylogenetickými taxonomy vyžaduje nemalou míru pozornosti a úsilí. Navíc zástupci jednoho rodu (nebo dokonce druhu) mohou mít značně odlišné schopnosti. Čistě taxonomicky založené škatulkování prokaryot nebo hub tedy nemá velký význam. **Více než na samotné druhové složení je vhodnější se soustředit na metabolický a funkční potenciál mikrobiomu.** Těžiště pozornosti mikrobiální ekologie tak spočívá ve studiu funkčních skupin (guild – *functional guilds*) – kohort mikroorganismů, které jsou definovány na základě společných znaků, podobné genové exprese a užití stejné niky. Příkladem mohou být fixátoři vzdušného dusíku, denitrifikátoři nebo erikoidní mykorhizní houby. Mikrobiom tak nelze vnímat pouze jako konsorcium taxonomických jednotek, ale také jako knihovnu genů, které mohou být exprimovány za určitých environmentálních podmínek. Když to hodně zjednodušíme, pro pochopení fungování lesní půdy je zásadní zejména to, jestli jsou součástí půdního mikrobiomu např. organismy schopné oxidace amoniaku na dusitan (první krok nitrifikace), a méně podstatné je pak to, jestli patří k rodu *Nitrosomonas*, *Nitrosarchaeum* nebo k nějakému jinému, který třeba ještě ani nebyl popsán. **Díky tomu je půdní mikrobiom funkčně redundantní. Mikrobiomy s různým taxonomickým složením mohou provádět stejné funkce.**

Diverzita nik půdního prostředí a mikrobiomu, který jej obývá, umožňuje koexistenci druhů, které mají různé schopnosti, nároky a využívají stejné zdroje. Například rozklad dřeva je zprostředkován primárně houbami s patřičnou enzymatickou

výbavou. Ty jsou ale často limitovány nedostatkem dusíku, na který je dřevo poměrně chudé. Rozkládající se dřevo je vedle těchto hub obýváno i bakteriemi, které dovedou fixovat atmosférický dusík. Na jednu stranu se „přiživují“ na schopnostech hub tím, že využívají organické látky, které jsou produktem jejich rozkladné činnosti, ale zároveň rozkládající se dřevo obohacují o dusík, čímž houby zásobují. Ve výsledku je tak rozklad dřeva efektivnější a zároveň se půda obohacuje o dusík. Podobným příkladem je specializace rozkladačů na organickou hmotu v různém stupni dekompozice, díky níž se na rozkládaném substrátu postupně střídají společenstva s odlišným složením (viz substrátová sukcese níže), což umožňuje postupný efektivní rozklad organické hmoty. Toto je tzv. **funkční komplementarita**, kdy rozdílné druhy využívají sdílené zdroje různým způsobem, což umožňuje jejich koexistenci v půdě a zároveň **zajišťuje správné fungování půdy a ekosystémových služeb**, které poskytuje.

Box 3: BAKTERIÁLNÍ DRUH, OTU, NEBO SNAD ASV ČI ESV? (POJMY, DEFINICE)

Druh je v biologii základní taxonomická jednotka, která označuje skupinu organismů, které jsou schopny pomocí sexuální reprodukce vytvořit další plodnou generaci. Jednotlivé druhy lze navíc často mezi sebou odlišit morfologickými znaky. Každý druh má binomiální jméno, např. *Abies alba*, jedle bělokora. Tento koncept navrhl Carl Linné ve svém díle *Systema naturae* (Soustava přírody, 1735) a původně byl zaveden pro vyšší organismy (rostliny a živočichy). Později začali mikrobiologové stejným způsobem pojmenovávat také bakteriální druhy (např. *Caballeronia mineralivorans*). Klasický koncept druhu ale nelze na bakterie aplikovat, protože ty se nemnoží sexuálně, ale prostým dělením buněk. Proto se bakteriální druhy vymezují na základě genetické podobnosti. Morfologie není v případě prokaryot příliš dobrým vodítkem a rozhodně ne všeobecně využitelným postupem klasifikace. Pro zkušeného botanika není problém určit druhové složení rostlin v zájmové lokalitě, ale půdní mikrobiolog se dostává do úzkých. Přímé mikroskopování půdy a popis druhů jsou prakticky nemožné a kulturačními metodami lze postihnout maximálně řádově procenta z reálné diversity vzorku.

Vývoj geneticky založených metod však mikrobiologům poskytl nástroje, jak tento problém obejít. Místo přímého pozorování buněk lze z půdní DNA zjistit, kdo v půdě žije. Má to samozřejmě svá úskalí, ostatně jako každá metoda, ale jejich detailnější přiblížení je mimo záběr této knihy. V současnosti je nejrozšířeněji využívána sekvenace barkodových genů. Jako barkodový (z anglického *barcode*, čárový kód) se označuje gen, který mají zájmové organismy (např. bakterie) společný, nalezneme jej ve všech buňkách, ale zároveň je jeho zápis (pořadí nukleotidových bází A, C, G, T) taxonomicky specifický.

V případě bakterií se nejčastěji používá část genu pro malou podjednotku ribozomů (gen pro 16S rRNA). Princip spočívá v tom, že se z celkového vzorku půdní DNA snažíme osekvenovat (přečíst pořadí nukleotidových bází) všechny varianty barkodového genu, které se následně na základě podobnosti shlukují do tzv. OTU (*Operational Taxonomic Unit* – operační taxonomická jednotka), k nimž se na základě porovnání s databází přiřadí taxonomické zařazení. Hrubým výstupem těchto analýz je počet sekvencí přiřazených k jednotlivým OTU („druhům“) s přiřazenou taxonomickou klasifikací ve zkoumaném vzorku.

Dříve se pro prokaryota standardně používalo shlukování do OTU o podobnosti 97 % (k OTU patřily všechny verze sekvence, které si navzájem byly podobné z 97 % a více). Dnes se odborníci na bioinformatiku kloní k názoru, že toto klastrování (shlukování) je příliš hrubé (sekvence přiřazené k jedné OTU mohou pocházet z více odlišných reálných druhů, resp. genotypů). Proto se v mikrobiální ekologii stále častěji setkáváme s ASV či ESV (*Amplicon/Exact Sequence Variant* – přesná varianta amplikonové sekvence), které jsou shlukovány na základě 99–100% podobnosti, a měly by tak lépe reprezentovat reálnou genetickou diverzitu.

4.1.5 Diverzita metabolismu

Základním motorem života je energetická a látková přeměna – **metabolismus** –, což je soubor chemických reakcí, které udržují buňky naživu. Tyto biochemické pochody lze rozdělit do dvou skupin – na katabolické a anabolické reakce. Úkolem **katabolických reakcí** je získat energii pro zabezpečení životních funkcí. **Anabolické reakce** zajišťují syntézu organických látek, které slouží k tvorbě strukturních a funkčních komponent buněk. V katabolických procesech se redukovaná látka (např. cukry), které organismus využívá jako zdroj energie (elektronů), postupně oxidují až na konečný produkt, kterým je nejčastěji CO_2 . Získaná energie a meziprodukty řetězce katabolických reakcí se následně využívají v anabolických procesech k syntéze buněčných komponent.

Přírodní prostředí nabízí různé možnosti, jak získat energii a uhlík pro stavbu biomasy. Výsledkem evoluce mikroorganismů je široká škála metabolických drah, které mohou tyto různorodé zdroje zužitkovat. Organismy lze obecně dělit do skupin podle toho, jaké zdroje uhlíku využívají pro tvorbu svých buněk, co je pro ně zdrojem energie a redukčních ekvivalentů – vodíku a elektronů. Tyto skupiny nejsou ostře ohraničené a mohou se volně prolínat.

Organismy mohou využívat organické nebo anorganické formy uhlíku. **Heterotrofové**, mezi něž patří všichni živočichové, houby, většina bakterií, některá ar-

chea, ale i nezelené a holoparazitické rostliny, využívají organické látky. Anorganické formy uhlíku (CO_2 a HCO_3^-) jsou využívány **autotrofy**, ke kterým řadíme naprostou většinu rostlin a řas a některé bakterie a archea. Schopnost kombinovat oba zdroje se nazývá **mixotrofie** a mají ji např. orchideje a některé řasy a prokaryota.

Zdrojem energie pro zabudování uhlíku do biomasy může být sluneční záření nebo energie uložená v chemických vazbách. **Fototrofové** (fotosyntetizující rostliny a některá prokaryota) pomocí fotoaktivních pigmentů (např. chlorofylů a karotenoidů) zužítkovávají sluneční energii. Všechny ostatní organismy jsou **chemotrofové**, využívající energii uvolněnou oxidací redukovaných sloučenin. Chemotrofy můžeme následně ještě rozdělit na litotrofy a organotrofy. **Litotrofy** schopné využít anorganické látky (např. NH_4^+ , H_2 , Fe^{2+} aj.) nalezneme výhradně mezi prokaryoty. Všechny ostatní bakterie, archea i eukaryota (houby, živočichové, rostliny) patří mezi organotrofy katabolizující organické látky.

Tab. 4.1.1 Rozdělení mikroorganismů do trofických skupin na základě zdroje energie, redukčních ekvivalentů a uhlíku.

TROFICKÉ SKUPINY			
Zdroj energie	Zdroj redukčních ekvivalentů	Zdroj uhlíku	Název
Světlo Foto-	Organický -organo-	Organický -heterotrof	Fotoorganoheterotrof
		Oxid uhličitý -autotrof	Fotoorganocautotrof
	Anorganický -litho-	Organický -heterotrof	Fotolithoheterotrof
		Oxid uhličitý -autotrof	Fotolithocautotrof
Chemické sloučeniny Chemo-	Organický -organo-	Organický -heterotrof	Chemoorganoheterotrof
		Oxid uhličitý -autotrof	Chemoorganocautotrof
	Anorganický -litho-	Organický -heterotrof	Chemolithoheterotrof
		Oxid uhličitý -autotrof	Chemolithocautotrof

Činnost litotrofních mikroorganismů je zásadní pro cykly živin, obzvláště v poměrně komplexním cyklu dusíku. Neméně podstatné jsou i transformace dalších důležitých prvků, jako jsou např. síra a železo (viz [tab. 4.1.2](#)). Většina půdních mikroorganismů ale patří mezi chemoorganoheterotrofy, kteří se živí organickými látkami.

Tab 4.1.2 Příklady litotrofních způsobů výživy.

	PŘÍKLAD ORGANISMU	ZDROJ ENERGIE A ELEKTRONŮ	AKCEPTOR ELEKTRONŮ
Železo oxidující bakterie a archea	<i>Acidithiobacillus ferrooxidans</i>	$\text{Fe}^{2+} \rightarrow \text{Fe}^{3+} + \text{e}^-$	O_2
Nitritační b.	<i>Nitrosomonas</i>	$\text{NH}_3 \rightarrow \text{NO}_2^- + \text{e}^-$	O_2
Nitrifikační b.	<i>Nitrobacter</i>	$\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^- + \text{e}^-$	O_2
Purpurové sирné b.	Halothiobacillaceae	$\text{S}^{2-} \rightarrow \text{S}^0 + \text{e}^-$	O_2
Síru oxidující b.	Rhodobacteraceae a Thiotrichaceae	$\text{S}^0 \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + \text{e}^-$	O_2
Vodík oxidující b.	<i>Cupriavidus metallidurans</i>	$\text{H}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{e}^-$	O_2
Annamox b.	Planctomycetes	$\text{NH}_4^+ + \text{NO}_2^-$	$\text{N}_2 + \text{H}_2\text{O}$
Síru oxidující anaerobní b.	<i>Thiobacillus denitrificans</i>	$\text{S}^0 \rightarrow \text{SO}_4^{2-} + \text{e}^-$	NO_3^-
Sulfát redukující (hydrogen) b.	<i>Desulfovibrio paquesii</i>	$\text{H}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{e}^-$	SO_4^{2-}
Sulfát redukující (phosphite) b.	<i>Desulfotignum phosphitoxidans</i>	$\text{PO}_3^{3-} \rightarrow \text{PO}_4^{3-} + \text{e}^-$	SO_4^{2-}
Methanogeni	Archea	$\text{H}_2 \rightarrow \text{H}_2\text{O} + \text{e}^-$	CO_2
Karboxidotrofické b.	<i>Carboxydotherrnus hydrogenoformans</i>	$\text{CO} \rightarrow \text{CO}_2 + \text{e}^-$	H_2O

4.1.6 Proč se zabývat dekompozicí organické hmoty

Organická hmota v půdě plní mnoho nezastupitelných funkcí (viz [kap. 5.1](#)). Z pohledu správného fungování lesa, a tedy i zajištění jeho produkce je organická hmota obzvláště důležitá díky schopnostem zadržovat vodu v půdě a sloužit jako zdroj a zásobárna živin. V posledních letech lesy trpí přísušky vlivem klimatických změn, které ovlivňují roční průběh teplot i srážek, a vodní retenční schopnost půdy nabývá stále většího významu. Živiny jsou z ekosystému nevyhnutelně odnášeny např. s vytěženým dřívím. V kombinaci s acidifikací půd, která snižuje biologickou dostupnost živin, tak v podstatné části našich lesů může docházet k limitaci produkce (viz [kap. 6.5](#)) a nutnosti (biologické) meliorace půd. Dopady těchto problémů může alespoň částečně zmírňovat půdní organická hmota. Plnění jejích funkcí je závislé na jejím množství a kvalitě. Ty jsou v hospodářských lesích do značné míry ovlivněné nastaveným hospodařením. Podstatnou roli hraje především dřevinná skladba, která určuje množství a složení vstupující organické hmoty. Avšak lesníci činí mnoho dalších rozhodnutí, kterými mohou budoucnost půdní organické hmoty dále ovlivňovat. Příímý vliv může mít např. strategie nakládání s těžebními zbytky, jež mohou posloužit jako zdroj organické hmoty, nebo použití těžké techniky a jeho načasování, které – pokud je nesprávně uchopeno – vede k erozi povrchových vrstev půdy, které jsou na organickou hmotu nejbohatší. Vedle těchto vcelku jednoduše vysvětlitelných efektů svou činností ovlivňujeme také osud organické hmoty prostřednictvím působení na edafon, půdní organismy, které odpovídají za dekompozici půdní organické hmoty a recyklaci živin, a náš vliv na půdní organickou hmotu tak nemusí být na první pohled zřejmý.

4.1.7 Organická hmota jako zdroj obživy

Organická hmota je **nejdůležitějším zdrojem energie půdních potravních sítí**. Jakmile se vstupující organická hmota (především rostlinné zbytky a rhizodepozice, ale i mrtvá těla a exkrementy živočichů) ocitne na povrchu půdy nebo přímo v ní, začnou ji půdní organismy zpracovávat. V průběhu tohoto procesu dochází k **mineralizaci organické hmoty**. Ta je postupně rozkládána na minerální anorganické prvky – CO_2 a minerální formy živin. CO_2 je uvolněn do atmosféry, ostatní prvky se vyplavují do půdního roztoku, ze kterého mohou být zpětně využity kořeny rostlin nebo mikroorganismy (viz [kap. 5.2](#)). Tento rozklad však není přímočarý a ne všechna organická hmota je beze zbytku zmineralizována. V průběhu dekompozice se z rozkládané komplexní organické hmoty uvolňují do půdy **jednodušší organické sloučeniny**, které mohou být **metabolicky využity mikroorganismy**. A konečně, část jednodušších i komplexních organických látek může být v půdě fyzikálně-chemickými procesy ochráněna před dalším rozkladem, čímž vzniká **stabilní organická hmota** – humus.

Půdní živočichové mají dominantní vliv na přesun organické hmoty v půdním profilu a její rozmělnování, částečné natrávení a promíchávání, které jsou nezastupitelné. Samotný rozklad na molekulární úrovni je řízen činností saprotrofních bakterií, archeí a hub (některé mykorrhizní houby mohou k rozkladu komplexní organické hmoty také přispívat, ale nejsou to dekompozitoři v pravém slova smyslu). Saprotrofní mikroorganismy jsou chemoorganoheterotrofové. Získávají energii a uhlík pro tvorbu své biomasy z organických sloučenin. Energie slunečního záření, která byla během fotosyntézy rostlinami uložena do redukovaných vazeb organických sloučenin, je využita v průběhu buněčného dýchání (respirace). To je sled biochemických reakcí, při kterém je vstupující substrát (typicky jednoduchý cukr, např. glukóza) postupně rozkládán a meziprodukty a elektrony uvolněné během těchto reakcí jsou využívány k tvorbě ATP (adenosintrifosfátu), univerzálního okamžitě využitelného zdroje energie pro další buněčné procesy. Energeticky nejvýhodnější formou buněčného dýchání je aerobní respirace, kde jako terminální akceptor elektronů slouží O_2 . Za aerobních podmínek, při dostatku kyslíku v půdě, tato strategie převažuje. Pokud je kyslíku málo, převládají anaerobní podmínky a mikroorganismy jsou nuceny využívat alternativní metabolické dráhy a akceptory elektronů. Tyto formy katabolismu jsou však méně výnosné.

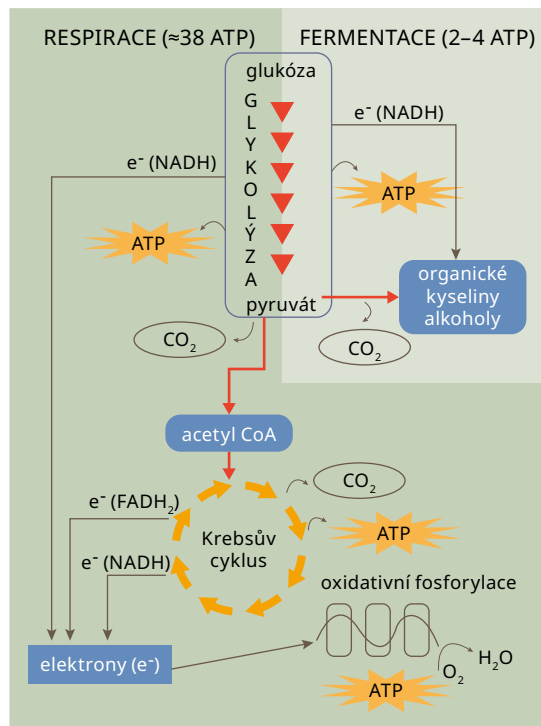
Aerobní a anaerobní dýchání a fermentace

Aerobní buněčné dýchání probíhá ve třech krocích. První je **glykolýza**, během níž je vstupující glukóza rozložena na dvě molekuly pyruvátu (anion kyseliny pyrohroznové) a vygenerují se dvě molekuly ATP. Následně je pyruvát oxidován na acetylkoenzym A, který vstupuje do **Krebsova (citrátového, TCA) cyklu**, sledu enzymatických reakcí, jejichž výsledkem jsou další dvě molekuly ATP. Zároveň během glykolýzy a Krebsova cyklu vznikají redukované koenzymy $FADH_2$ a $NADH$, které jsou přenašeči elektronů, které se využijí v **dýchacím řetězci a oxidativní fosforylaci**, během nichž jsou elektrony předávány systémem oxidoreduktáz (enzymů umožňujících přenos elektronů mezi přenašeči) a přenašečů až na terminální akceptor. Tím je v případě aerobní respirace O_2 . Výsledkem je vznik dalších molekul ATP. Teoretický čistý zisk z jedné molekuly glukózy při aerobním dýchání je 38 molekul ATP. Jedná se o energeticky nejvýhodnější formu respirace.

V anaerobních podmínkách, které mohou dominovat v půdě během zamokření, ale v jednotlivých mikroprostředích (uvnitř půdních agregátů) nastávají i za běžné vlhkosti půdy, dostupnost O_2 klesá. Mikroorganismy jsou nuceny využít jiné akceptory elektronů, pokud jsou k tomu metabolicky vybaveny. V takovém případě mluvíme o **anaerobní respiraci**. Molekul, které se dají využít jako konečný příjemce elektronů, je celá řada. Všechny tyto alternativní akceptory mají společné to, že zisk ATP z respirace, kterou zprostředkovávají, je vždy nižší než z aerobního dýchání. V půdě jsou nejčastěji využívány nitrát (NO_3^-), sulfát (SO_4^{2-}), železo (Fe^{3+}) a CO_2 . **Denitrifikátoři**, bakterie, archea a houby využívající nitrát jsou zpravidla **fakultativní anaerobové**. Přednostně využívají O_2 , ale v případě jeho nedostatku dokážou v buněčném dýchání využívat NO_3^- a redukovat jej na plynné formy N. Tento proces nazývaný denitrifikace vede ke ztrátám N z půdy a je blíže diskutován v [kap. 5.2. Síru](#)

redukující bakterie jsou naopak většinou **striktní anaerobové**, za přítomnosti kyslíku je jejich metabolismus zastaven. Sírany redukují na sirovodík (H_2S), který dodává zamokřeným půdám typický zápach. Methanogenní archea redukují CO_2 na metan (CH_4). **Metanogeneze** je také považována za striktně anaerobní děj a je jí věnována stále větší pozornost, protože metan je mnohem účinnější skleníkový plyn než CO_2 . (Pozn.: Emise metanu z půd jsou částečně snižovány metanotrofy. To jsou bakterie a archea žijící v mikroprostředích společně s metanogeny, které využívají metan jako zdroj uhlíku a energie.)

Abychom měli výčet možností katabolického využití organické hmoty kompletní, zmíníme ještě **fermentaci**. Fermentátoři, které nalezneme mezi prokaryoty i houbami, jsou striktně anaerobní mikroorganismy, které při katabolismu nevyužívají externí akceptory elektronů, ale přenášejí elektrony na jednoduché organické látky uvnitř buňky. Výslednými produkty jsou alkoholy, organické kyseliny nebo ketony, které jsou následně vylučovány do prostředí. Součástí fermentace je glykolýza, ale jen část Krebsova cyklu. Energetický výtěžek fermentace je zhruba desetinový v porovnání s aerobní respirací.



Obř. 4.1.3 Schematické znázornění centrálních metabolických cyklů respirace a fermentace. (Upraveno podle: Šantrůčková et al., 2018.)

Mikrohabitaty s nedostatkem kyslíku se mohou alespoň dočasně vyskytovat v jakékoli půdě a anaerobové jsou tak běžnou součástí půdního mikrobiomu lesů (i pouštní nebo jiné aridní půdy mají společenstva anaerobních mikroorganismů). Jestli a nakolik budou metabolicky aktivní, závisí na mnoha faktorech. Obecně mají větší potenciál k častějšímu rozvoji anaerobních podmínek půdy s jemnější texturou s vysokým podílem jílu a/nebo hlíny, které obsahují více mikropórů schopných udržet vodu (a tedy potenciálně anaerobní prostředí) déle v porovnání s písčitymi půdami. Důležitou roli hrají topografické a hydrologické podmínky. V širším měřítku mají nejvhodnější podmínky pro anaerobní děje půdy v lesích trvale nebo často zamokřených až zaplavovaných, např. lužní lesy nebo rašelinné smrčiny a bory. Na opačné straně gradientu pak stojí např. teplomilné doubravy nebo suché skalní bory. Na měřítku v rámci porostu mohou být hydrické podmínky ovlivněny přítomností potoků, terénních depresí, lesních cest nebo lokálním zhutněním půdy po pojezdech techniky. Svou roli sehrávají i lokální klimatické podmínky. Srážkové úhrny v horských oblastech České republiky jsou více než dvojnásobné v porovnání s nížinami ve srážkovém stínu, vydatný déšť způsobuje rozsáhlejší a delší dobu zamokření půdy než drobnější srážky atd. Neméně důležitá je i přítomnost klíčových akceptorů elektronů, ale těch v půdách našich lesů nebývá nedostatek (půdy většinou nejsou limitovány dusíkem, takže obsahují dostatečné koncentrace nitrátů, CO_2 je všudypřítomným produktem aerobní respirace nebo oxidace methanu apod.). Svou roli hraje i složení a struktura porostu (i podrostu), se kterou souvisí kvalita opadu, jež má významný vliv na fyzikálně-chemické vlastnosti půdy, na izolační schopnosti opadu (vrstva listů propouští vodu hůře než jehličí), na hloubku prokořenění a schopnosti kořenů provzdušňovat své okolí atd. Je tedy velmi obtížné generalizovat a vždy záleží na komplexní interakci mnoha lokálně specifických podmínek.

4.1.8 Dekompozice organické hmoty a funkce enzymů v půdě

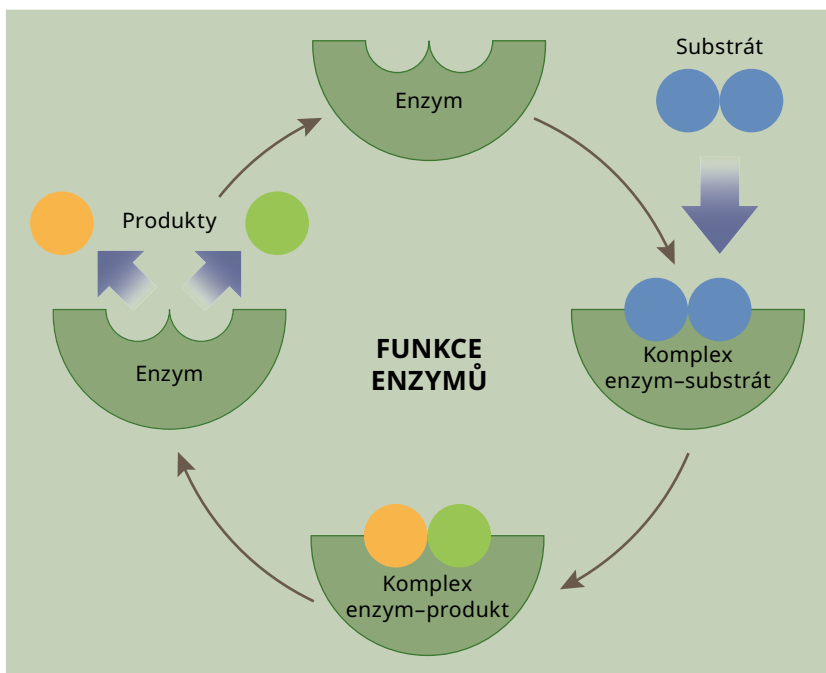
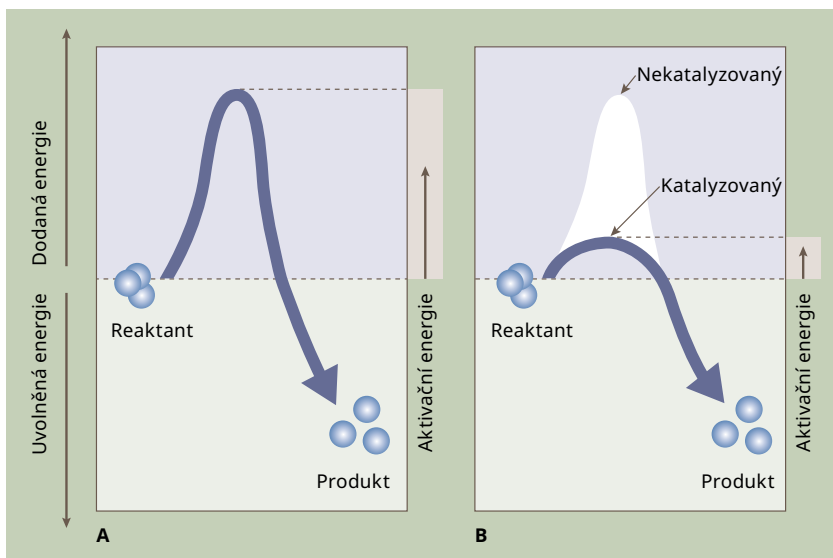
V organicky bohaté půdě, jako např. ve svrchních půdních horizontech temperátních lesů, jsou mikroorganismy obklopeny organickou hmotou, která je plná využitelné energie a dalších zdrojů. Mohlo by se tak zdát, že mají blahobyt na dosah bez práce. Ovšem substrátem pro buněčné dýchání jsou nízkomolekulární látky. Tyto jednoduché látky (uvažujeme v kontextu dekompozice organické hmoty, takže si představme např. jednoduché cukry či aminokyseliny) jsou ale z prostředí velmi rychle odčerpávány a využívány všudypřítomnými mikroorganismy, a jejich dostupnost v půdě je proto nízká. **Většina mrtvé organické hmoty je ve formě vysokomolekulárních komplexních látek** (celulózy, hemicelulóz, ligninu, chitinu aj. – viz níže), které buňky přijmout nedovedou. Aby mohly mikroorganismy organickou hmotu využít, musejí tyto polymerní látky rozložit na menší molekuly, které mohou následně být skrz membránu transportovány dovnitř buňky. Za tímto účelem mikroorganismy vylučují enzymy.

Box 4: ENZYMY

Enzymy jsou základním kamenem metabolismu, katalyzují většinu biochemických procesů probíhajících v živých organismech. Jejich funkce spočívá v tom, že navázáním na cílovou molekulu v ní provedou změny, které sníží množství energie, jež je potřeba vynaložit pro její rozdělení nebo odštěpení jejích částí. Funkci enzymu si můžeme zjednodušeně představit na příkladu louskáčku na ořechy. Pokud se chceme dostat k jádru ořechu, musíme rozlomit skořápku. Holýma rukama to sice jde, ale není to snadné, musíme vynaložit velkou sílu. Pokud si vezmeme na pomoc louskáček, energie, kterou je potřeba vynaložit k porušení skořápky, je podstatně nižší. I když enzymy nefungují úplně analogicky k louskáčku, princip je podobný. **Enzymy snižují množství energie, která musí být dodána ke změně v cílové molekule.** Enzymy jsou zpravidla velmi specifické, tedy katalyzují jen určité biochemické reakce/přeměny ([tab. 4.1.3](#)).

Tab. 4.1.3 Hlavní kategorie enzymů.

NÁZEV	FUNKCE	PŘÍKLAD
Oxidoreduktázy	katalyzují oxidačně/redukční reakce	lakázy – syntéza a rozklad ligninu
Transferázy	přenášejí funkční skupiny (např. methyl-, acetyl- nebo fosfátovou skupinu)	kinázy – přenášejí fosfát z ATP na substrát, např. syntéza bílkovin
Hydrolázy	katalyzují hydrolýzu chemických vazeb	celulázy – rozklad celulózy
Lyázy	štěpí chemické vazby jiným způsobem než hydrolýzou či redoxní reakcí	RuBisCO – fotosyntéza
Izomerázy	katalyzují isomerizační reakce	GPI – přeměna glukózy-6-fosfát na fruktózu-6-fosfát během glykolýzy
Ligázy	spojují dvě molekuly kovalentní vazbou	DNA ligáza – spojování krátkých řetězců DNA
Translokázy	umožňují přenos molekul přes buněčné membrány	SecA – přenos bílkovin přes membránu



Obr. 4.1.4 Schematické znázornění funkce enzymů. (Upraveno podle: Robinson, 2015 a <https://www.shutterstock.com/cs/image-vector/enzyme-function-substrate-product-enzyme-product-complex-760624435>.)

Některé enzymy katalyzují metabolické procesy pouze uvnitř buňky, např. enzymy účastníci se stavby buněčných struktur, některé se mohou vyskytovat uvnitř i vně buňky, např. betaglucosidázy odštěpující glukózu z celobiózy. **Extracelulární enzymy** mají primární roli v prostředí mimo buňku. Jsou buňkami cíleně vylučovány, aby zprostředkovaly chemické přeměny v okolí buněk. Jejich hlavním účelem je **rozkládat komplexní látky** na menší molekuly, které jsou buňky schopny přijmout a využít. Tyto enzymy mají nezastupitelnou roli v cyklu uhlíku (rozklad celulózy a ligninu), dusíku (rozklad bílkovin), fosforu (uvolňování fosforečnanů) a dalších živin ([tab. 4.1.4](#)). Nejčastěji se jedná o hydrolázy a oxidázy.

Tab. 4.1.4 Přehled enzymů studovaných v půdě. V posledním sloupci uveden EC kód (Enzyme Commission number), jedinečné označení (skupin) enzymů. (Upraveno podle: Šantrůčková et al., 2018.)

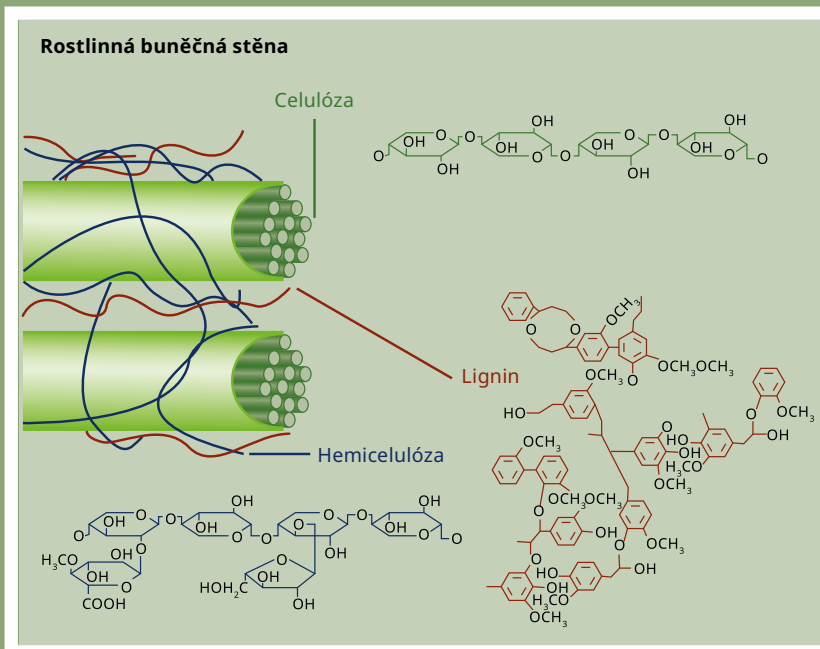
ŽIVINA	FORMA	SLOUČENINA	ENZYM	EC
C	polysacharidy	celulóza	endo-glukanázy	3.2.1.4
			celobiohydrolázy	3.2.1.91
			β -glucosidáza	3.2.1.21
		hemicelulóza	endo-xylanáza	3.2.1.8
			endo-mananáza	3.2.1.78
			β -glykozidázy	3.2.1.XX
			estarázy	3.2.1.XX
		chitin	endo-chitináza	3.2.1.14
			N-acetylglukosaminidáza	3.2.1.52
		škrob	β -glucosidáza (amyláza)	3.2.1.3
	aromatické uhlovodíky	lignin	Mn-peroxidáza	1.11.1.13
			lignin peroxidáza	1.11.1.14
			lakáza (fenoloxidáza)	1.10.3.2
			enzymy produkující H_2O_2	1.1.3.XX
alifatické uhlovodíky	estery mastných kyselin	lipáza	3.1.1.3	
N	peptidy	bílkoviny	proteázy	3.4.21.XX
		peptidy	aminopeptidázy	3.4.11.XX
	nepeptidové sloučeniny	primární aminy	amidáza	3.5.1.4
		močovina	ureáza	3.5.1.5
P	monoestery		fosfomonoeteráza	3.1.3.1
			fytáza	3.1.3.8
	diestery		fosfodiesteráza	3.1.4.1
			DNAza	3.1.21.1
			RNAza	3.1.27.1
S		arylsulfatáza	3.1.6.1	

Mrtvá organická hmota vstupující do půdy je především rostlinného původu, pochází z nadzemního opadu, odumřelých kořenů a rhizodepozic. Nízkomolekulární látky kořenových exudátů jsou v půdě prakticky okamžitě využity. Oproti tomu rostlinný opad je z 80–90 % složen z komplexních strukturních látek. Je to dáno jednak samotným složením rostlinné biomasy, v níž jsou strukturní látky nezbytné jako mechanická opora těla, a jednak tím, že se rostliny snaží neplýtvat a před řízeným „odhozením“ nepotřebných částí využitelný obsah buněk recyklují. Proto organické látky s vysokým obsahem N a P tvoří jen malý podíl z masy opadu, která je vlivem toho chudá na živiny a nízkomolekulární cytoplazmatické látky. Přesné složení závisí na druhu rostliny, na orgánu, ze kterého pochází, i na jeho vývojovém stadiu. Například větve mají ze své podstaty větší podíl strukturních látek než listy. Vždy ale platí, že rostlinný opad je tvořen především obtížně využitelnými komplexními látkami.

Největší část – obecně zhruba polovinu suché hmotnosti – rostlinných zbytků tvoří **celulóza**. Je to polysacharid tvořený **lineárním řetězcem jednotek glukózy** ([box 5, obr. 4.1.5](#)). Jedna molekula celulózy je tvořena řádově tisíci jednotek glukózy. Druhé největší zastoupení mají **hemicelulózy** (cca 1/3). Jsou to **polymery hexóz a pentóz** (šesti- a pětiuhlíkatých sacharidů) a **uronových kyselin** (derivátů monosacharidů). Poměr obsahu hemicelulóz ku celulóze je variabilní a druhově specifický. Opad listnatých stromů má obecně nižší podíl hemicelulóz než opad jehličnanů. Lignin je třetí nejčastější složkou rostlinných zbytků a tvoří obecně 10–15 % suché hmotnosti. V dřevě je jeho podíl vyšší, může tvořit i více než třetinu jeho suché hmotnosti, a tudíž je jeho vstup a význam v lesích oproti ostatním ekosystémům podstatnější. Přesné složení **ligninu** je závislé na konkrétním rostlinném druhu, ale základem jsou vždy **fenolické látky** propojené do **složitých nelineárních polymerů** ([obr. 4.1.5](#)).

Box 5: LIGNOCELULÓZOVÝ KOMPLEX

Celulóza, hemicelulózy a lignin se v buněčných stěnách rostlin (a tudíž ani v opadu) nevyskytují odděleně, nýbrž tvoří lignocelulózový komplex. Každá složka této směsi polymerů má svou specifickou funkci. Vlákna celulózy jsou základní stavební jednotkou buněčných stěn, díky nimž mohou rostliny vytvářet pevné a vzpřímeně rostoucí orgány. Hemicelulózy propojují jednotlivá mikrovlákna celulózy mezi sebou, čímž přispívají k pevnosti vytvořených struktur. Zároveň je na ně navázán lignin, který tvoří ochrannou bariéru před škodlivými vlivy, zejména před mikrobiálním rozkladem. Působí jako fyzikální bariéra, zamezující mikrobům (respektive jejich hydrolytickým enzymům) přístup k celulóze. Navíc snižuje aktivitu celuláz tím, že se celulózy navazují na funkční skupiny ligninu, a nemohou tak rozkládat celulózu. Právě díky protektivnímu významu je lignin ze své podstaty vysoce rekalitrantní (odolný vůči biologickému rozkladu).



Obř. 4.1.5 Schematické znázornění složení celulózy, ligninu a hemicelulózy. (Upraveno podle: Bamdad et al., 2018.)

Všechny výře zmíněné skupiny strukturních látek tvoří příliš velké molekuly na to, aby je buňky prokaryot a hub dokázaly přijmout a zužitkovat. Mikroorganismy proto produkují extracelulární enzymy, které na tyto komplexní látky cílí a dovedou je rozštěpit na menší molekuly. Rozklad celulózy je řízen hydrolytickými enzymy. To je skupina enzymů, které katalyzují reakci, při které je za pomoci molekuly H_2O substrát rozdělen na více menších produktů, takže fungují podobně jako nůžky, které dlouhý lineární polymer jednotek glukózy stříhají na menší kousky. Patří mezi ně **celulózy**, štěpící polymer celulózy nespecificky na jakékoli pozici uvnitř molekuly na různě dlouhé menší jednotky. Druhou skupinou jsou **celobiosidázy** schopné oddělovat pouze molekuly celobiozy (disacharidu tvořeného dvěma jednotkami glukózy) od konců molekul celulózy. Ty už jsou dostatečně malé na to, aby mohly být skrz membránu přijaty do buňky. A konečně **betaglukosidázy** umožňují rozdělení celobiozy na dvě molekuly glukózy, které mohou vstoupit do glykolýzy a být využity v respiraci. Celulolytické schopnosti nejsou univerzálně rozšířeny napříč celým půdním

mikrobiomem. Genetickou výbavu pro syntézu celulólytických enzymů mají pouze některé skupiny saprotrofních hub a bakterií. Ještě méně rozšířená je schopnost rozkládat lignin. Schopnost vytvářet enzymy, které polymer ligninu rozloží na jednotlivé fenolické jednotky, je omezena pouze na úzkou skupinu hub (viz [kap. 4.3](#)). Role bakterií v rozkladu ligninu je stále předmětem diskuze. Přestože byla schopnost produkce lignolytických enzymů u některých skupin bakterií doložena, jejich příspěvek k dekompozici ligninu (a dřeva) se stále považuje za minimální v porovnání s houbami. Protože polymer ligninu neobsahuje hydrolyzovatelné vazby, účastní se jeho štěpení oxidativní enzymy. Nejrozšířenější z nich jsou **lakázy** (fenol oxidázy) a **peroxidázy**. Lakázy umožňují rozklad ligninu tím, že vytvářejí volné radikály, které narušují vnitřní strukturu ligninu. Peroxidázy katalyzují oxidativní rozklad polyfenolických jednotek působením peroxidu vodíku (H_2O_2).

Pro úplnost uvedme ještě další dva velmi časté polymery, se kterými se saprotrofové setkávají. **Škrob** je zásobní látkou rostlin. Jedná se o polymer glukózy, ale na rozdíl od celulózy, kde jsou jednotky glukózy organizovány lineárně, se struktura škrobu může větvit a navíc obsahovat malou příměs lipidů a proteinů. **Chitin** je polymer aminocukru N-acetyl-glukosaminu a po celulóze je to druhý nejrozšířenější polymer na Zemi. Jeho zdroji jsou buněčné stěny hub a exoskelety členovců. Princip depolymerizace škrobu a chitinu je podobný rozkladu celulózy, je zprostředkován hydrolytickými enzymy. Enzymy rozkládající tyto makromolekuly jsou uvedeny v [tab. 4.1.3](#).

Box 6: BIODEGRADACE

Chemický průmysl, nedokonalé spalování paliv a aplikace pesticidů jsou zdrojem **xenobiotik** (chemických látek, jež nevznikly přirozenou cestou), které se dostávají do všech složek životního prostředí. Některé z nich jsou perzistentní, zůstávají v prostředí po dlouhou dobu a mohou ohrožovat správné fungování ekosystémů a lidské zdraví. **Aromatické kontaminanty** (xenobiotika s aromatickými jádry v molekulární struktuře) jako např. polycyklické aromatické uhlovodíky, nitroorganické sloučeniny, ftaláty, polychlorované bifenyly a další látky fenolického charakteru mají podobnou molekulární strukturu jako lignin (a produkty jeho rozkladu). Proto mohou být **rozkládány aktivitou oxidativních enzymů**, které mají primárně lignolytickou funkci. Bakterie a houby tak mohou svou činností přispívat k odbourávání těchto kontaminantů. Tato schopnost **biodegradace** je možností pro řízené polopřirozené **sanace kontaminovaných půd**.

4.1.9 Dynamika dekompozice a faktory, které ji ovlivňují

Rychlost dekompozice lze jednoduše matematicky popsat jako změnu množství substrátu (organické hmoty) v čase. Průběh dekompozice je závislý na množství organické hmoty a rychlosti, jakou se rozkládá:

$$dA/dt = -k A$$

Tato rovnice nám udává, že změna množství organické hmoty (dA) za časový úsek (dt) je rovna rychlosti rozkladu (k – dekompoziční konstanta) a množství rozkládané organické hmoty (A). **Dekompoziční konstanta** udává, jak velký podíl opadu se rozloží za určitý čas. Pokud je $k = 1$ a jednotkou je rok⁻¹, znamená to, že se za jeden rok rozloží 100 % opadu. Při $k < 1$ se rozloží jen část opadu. Např. $k = 0,4$ odpovídá rozkladu 40 % opadu za jeden rok. Hodnota $k > 1$ znamená, že k rozkladu veškerého opadu stačí méně než rok. Hodnota $k = 2$ tedy říká, že by se za rok rozložilo 200 % opadu, tudíž dané množství opadu se rozloží za půl roku. Pokud výše uvedený vztah zintegrujeme, získáme rovnici:

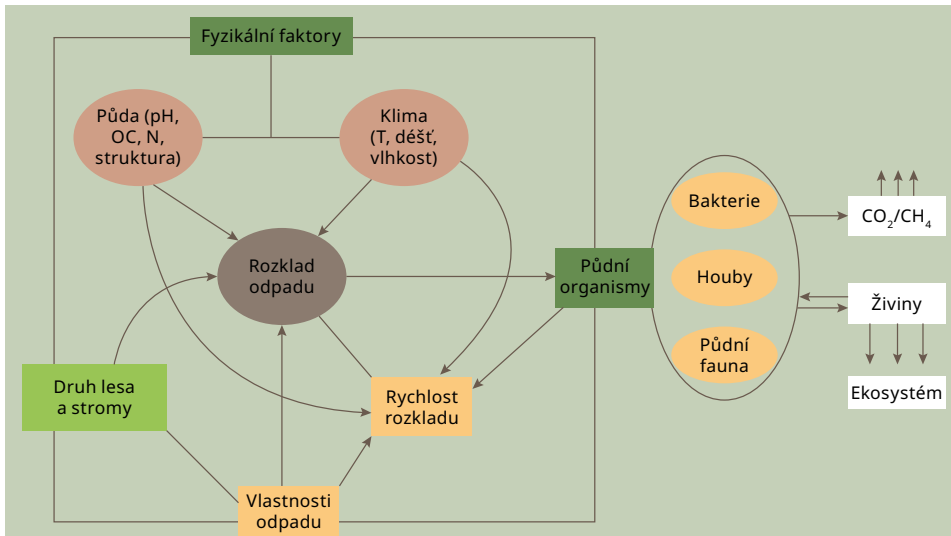
$$A_t = A_0 e^{-kt}$$

Z tohoto vztahu vyplývá, že množství rozkládané organické hmoty v určitém čase (A_t) je dáno množstvím organické hmoty na počátku rozkladu (A_0), dekompoziční konstantou (k) a uplynulým časem (t). Úbytek organické hmoty není lineární. Zpočátku probíhá nejrychleji a postupně zpomaluje, až se téměř zastaví. Čím vyšší dekompoziční konstanta, tím rychleji se organická hmota rozkládá a počáteční fáze rozkladu je dynamičtější. Jednoduché cukry jsou snadno využitelné, rozkládají se rychleji, a tak mají mnohem vyšší dekompoziční konstantu než obtížně rozložitelný lignin.

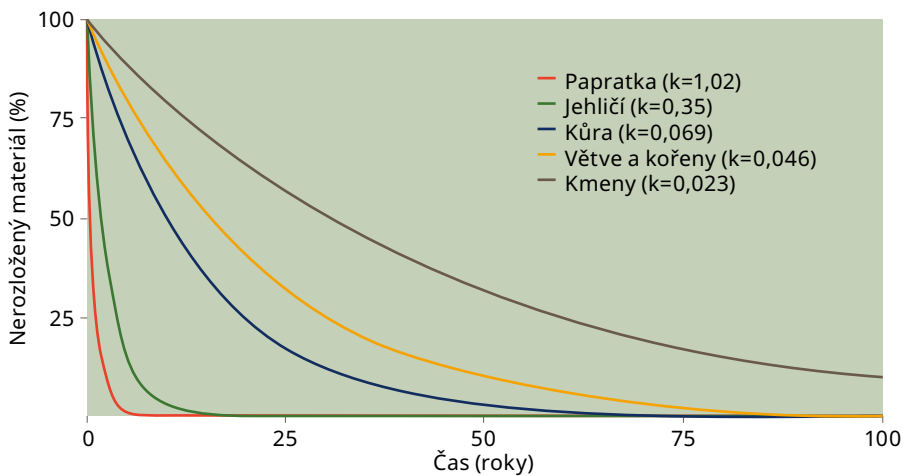
Organická hmota vystupuje do půdy jako směs různě rozložitelných látek. Rychlost jejího rozkladu (dekompoziční konstanta) je dána jejím konkrétním složením (obr. 4.1.6). Reálný průběh dekompozice však zásadně ovlivňuje především klima (teplota a vlhkost) a vegetační kryt. **Teplota a vlhkost** přímo ovlivňují dynamiku metabolických procesů a na typu vegetačního krytu závisí **kvalita vstupující organické hmoty** a do velké míry i složení (a tedy dekompoziční schopnosti) edafonu. Nejedná se jen o složení mikrobiálního společenstva a zoofauny živící se detritivorně, ale i druhů spásajících mikrobiální biomasu. Stranou však nezůstává ani řada dalších faktorů jako struktura, heterogenita a pH půdy, propojenost jednotlivých částí půdy, interakce organismů v rámci celé půdní potravní sítě aj.

Z pohledu **složení organické hmoty** je nejdůležitější obsah **ligninu** (a dalších fenolických látek) a živin, zejména **dusíku** (ale i fosforu, draslíku, vápníku, hořčíku, manganu aj.). Čím více ligninu a méně dusíku, tím pomalejší rozklad. Pokud si vezmeme příklad ze smrkového lesa, nejvyšší dekompoziční konstantu ($k=1$) má bylinný podrost, jehož opad má nejméně ligninu a je nejbohatší na dusík. Jehličí má hodnotu $k=0,3$. Obsa-

huje více ligninu a jeho dekompozice je v porovnání s bylinami nižší. Je ale stále relativně bohaté na dusík, proto se rozkládá rychleji než dřevnaté části: větve a kmeny ($k < 0,05$), které jsou až ze třetiny tvořeny ligninem a mají vysoký poměr ligninu ku dusíku.



Obr. 4.1.6 Schematické znázornění faktorů ovlivňujících rychlost rozkladu organické hmoty. (Upraveno podle: Krishna a Mohan, 2018.)



br. 4.1.7 Příklad rychlosti dekompozice různých složek rostlinného opadu horské papratkové smrčiny: listy papratty horské; jehličí, kůra, větve a kořeny, a kmeny smrku. Dekompoziční konstanty (k) jsou vztaženy na rok⁻¹. (Upraveno podle: Šantrůčková et al., 2006, Oulehle et al., 2019.)

Pokud půda není zmrzlá, dekompozice probíhá, jen je při teplotách blízkých 0 °C velmi pomalá. **Rychlost dekompozice se zvyšuje s rostoucí teplotou.** Teplotní odpověď dekompozice je exponenciální. To znamená, že při nízkých teplotách je růst rychlosti dekompozice pozvolný, ale zhruba okolo 15 °C každý další nárůst teploty dekompozici prudce zvýší. Nejdůležitějším poznatkem vyplývajícím z této závislosti je to, že i relativně malé navýšení teploty ve vegetační sezóně (v České republice dlouhodobý průměr ~16 °C), ale také neobvykle teplé zimní období, může rozklad organické hmoty významně zrychlit.

Teplotní odpověď dekompozice je do značné míry závislá na půdní vlhkosti. Při půdní vlhkosti 50–75 % maximální vodní kapacity je teplotní odpověď ovlivněna minimálně. Tato optimální vlhkost nabízí vyvážené podmínky, kdy dochází k dobré výměně plynů, půda je dostatečně provzdušněna, a nehrozí tak nedostatek kyslíku, který by limitoval aerobní mikroorganismy, jež jsou nejefektivnějšími rozkladači. Při vlhkostech mimo toto optimum je teplotní odpověď dekompozice zpomalena. Při nižší vlhkosti dochází ke stresu suchem, který může vést až k odumření nebo dormanci mikroorganismů, a tedy k téměř úplnému zastavení dekompozice. Přílišné zamokření půdy omezuje aerobní saprotrofy a aktivitu přebírají fakultativní či obligátní anaerobové, jejichž metabolismus je méně výkonný, a rychlost dekompozice tak klesá (viz [kap. 4.1.7](#)).

Vegetace ovlivňuje rozklad organické hmoty primárně **složením opadu**, který produkuje, a **jeho množstvím**. Produkce nadzemního opadu je řízena klimatem a úživností stanoviště mnohem více než konkrétním druhem stromu. Pokud listnaté a jehličnaté stromy rostou ve stejných podmínkách (klima a půda), významně se neliší v celkové roční produkci drobného opadu (listů a větviček). Kvalita opadu je ale na druhu stromu do značné míry závislá. **Listy opadavých stromů** zpravidla obsahují více dusíku, fosforu, draslíku, hořčíku, vápníku aj. a zároveň méně ligninu, a proto se **rozkládají rychleji než jehličí**. Různé je také rozložení vstupu opadu v průběhu sezóny. Vrchol intenzity opadu nadzemních částí je u temperátních opadavých stromů na konci vegetační sezóny, zatímco jehličí vždyzelených jehličnanů opadá i v průběhu roku. Významnou roli hraje také **pH opadu a půdy**, které je obvykle **nižší pod jehličnany** (smrky, borovicemi) než pod opadavými druhy (buky, duby). V kyselém prostředí je aktivita mikroorganismů limitována fyziologickým stresem a navíc zde často chybí efektivní promíchávači půdy (např. žížaly), kteří dekompozici urychlují tím, že organickou hmotu z povrchu půdy fragmentují a transportují do nižších vrstev půdy (viz bioturbace v [kap. 4.2](#)).

Charakter **vegetace** dále **modifikuje mikrostanovištní podmínky**. Zápoj a index listové plochy (LAI – *leaf area index*, tedy plocha listů stromů vztažená na plochu povrchu půdy) ovlivňují **vlhkost a teplotu půdy pod porostem**. Jehličnany mají větší LAI, a tak na povrch půdy propouštějí menší množství srážek v porovnání s listnáči, což také může přispívat k výše zmíněné pomalejší dekompozici pod jehličnany. Tento vliv se pokládá za méně určující než kvalita opadu a její vliv na půdu, ale může nabývat na významu v kontextu měnícího se množství a ročního rozložení srážek. Porosty s řidším zápojem propouštějí více světla, díky čemuž se ve dne povrch půdy zahřívá intenzivněji v porovnání s více zastíněnými podmínkami,

což může zvýšit rychlost dekompozice. Na druhou stranu si porosty s hustějšími krunami stromů udržují stabilnější mikroklima s menšími teplotními výkyvy, menší evaporací z povrchu půdy, a tudíž s větší půdní vlhkostí. To opět může přispět ke zrychlení dekompozice. Neexistuje proto jednoznačný závěr, zda s hustotou zápoje rychlost dekompozice roste či klesá, a vždy je důležité brát v potaz další specifické faktory daného stanoviště.

Je důležité si uvědomit, že do půdy nevstupuje jen nadzemní opad, ale že **část organické hmoty pochází z podzemní biomasy, z kořenů**. Tento zdroj zdaleka není zanedbatelný. V lesních ekosystémech je do kořenů investována i více než polovina čisté primární produkce. Kořeny nemusejí být stavěny tak, aby odolávaly gravitaci, proto obsahují zpravidla relativně méně ligninu než nadzemní části rostlin. Neobsahují však ani fotosyntetické pigmenty bohaté na dusík. Podobně jako u nadzemní biomasy je jejich složení variabilní v závislosti na druhu, části kořenového systému i vývojovém stadiu. Často je ale živinami chudší než nadzemní opad. Nadzemní opad se hromadí na povrchu půdy a je do ní zapravován činností promíchávačů, kořeny jsou jediným významným přímým zdrojem čerstvé organické hmoty do podpovrchových horizontů půdy. Vstup organické hmoty do půdy není v podmínkách mírného pásu v průběhu roku vyrovnaný. Podzemní vstup organické hmoty v lesích je tvořen v létě především kořenovou exudací, na podzim a v zimě, kdy ustává fotosyntéza nadzemních částí rostlin, je exudace nízká a vstup je dominován odumřelými kořeny.

Kořenové exudáty jsou nízkomolekulární uhlíkaté látky, které kořeny vylučují do půdy. Jejich zdrojem jsou asimiláty vytvořené v průběhu fotosyntézy v zelených nadzemních částech rostlin. Jejich určitý podíl je transportován do kořenů, aby zajistil jejich růst a získ energie (při dýchání kořenů) potřebný k příjmu vody a živin. Část těchto látek je pak v původní formě uvolňována do půdy v místech, kde kořeny rostou a nejsou ještě dobře chráněny proti ztrátám. Obecně platí, že čím více je primární produkce rostlin limitována dostupností dusíku či fosforu, tím více kořenových exudátů rostlina vylučuje. Je to dáno především tím, že pokud nejsou k dispozici živiny (N, P a další prvky) v množství dostatečném pro rychlou tvorbu biomasy (odpovídající rychlosti fotosyntézy), nadbytečné asimilované uhlíkaté látky jsou ukládány ve formě zásobních látek a netoxických sekundárních metabolitů, část z nich je prodýchána a zbytek nevyužitelných látek je vyloučen kořeny. Další látky jsou v kořenech syntetizovány a vylučovány cíleně. Mohou mít ochranný efekt, stimulační či signalizační význam nebo umožňují příjem některých specifických živin (železa, fosforu apod.).

Kořeny se nehledě na důvod a způsob, jakým do půdy vylučují **jednoduché uhlíkaté látky**, stávají **důležitým hybatelem aktivity mikrobiomu v rhizosféře**. Heterotrofní mikroorganismy díky nim mají dostatek energie a uhlíku pro růst. Stejně jako rostliny jsou však limitovány nedostatkem dalších živin (např. dusíku a fosforu), které je potřeba získat z komplexních látek z okolní půdy. Získaný uhlík a energii tak investují do produkce extracelulárních enzymů, která je energeticky poměrně nákladná. Díky tomu se významně urychluje rozklad půdní organické hmoty v okolí kořenů (v mykorhizosféře), který vede k uvolňování v ní zabudovaných živin. Z toho neprofitují jen samy mikroorganismy, ale zároveň i rostliny. Část živin se stává pro rostliny

dostupná hned, jakmile se uvolní z rozkládané organické hmoty. Ale i živiny, které byly mikroorganismy rychle využity, jsou imobilizovány jen dočasně a postupně se uvolňují do půdy vlivem jejich smrti nebo predace. Tato stimulace rychlosti dekompozice vstupem „čerstvé“, energeticky bohaté organické hmoty se nazývá rhizosférní **priming efekt**, který je považován za hybnou sílu rozkladu stabilní organické hmoty a recyklace živin v ní obsažených. Přestože je priming efekt často zmiňován v kontextu kořenové exudace, jakýkoli organický materiál nově vstupující do půdy může vést ke zrychlení mineralizace půdní organické hmoty. Může docházet i k negativnímu efektu, kdy se dekompozice sníží, protože část mikrobiomu původně rozkládajícího stabilní organickou hmotu začne preferenčně využívat čerstvou organickou hmotu, popřípadě nekromasu mikroorganismů rostoucích na této nově vstupující organické hmotě. Tento stav však zpravidla bývá v mykorhizosféře přechodný.

Box 7: SUBSTRÁTOVÁ SUKCESE

V průběhu rozkladu mrtvé organické hmoty dochází ke změnám v její kvalitě, která závisí na postupných změnách ve složení mikrobiomu, jež tento substrát osidluje a rozkládá. **V době odumírání a v prvních dnech až týdnech** po vstupu do půdy mikrobiálnímu společenstvu částečně dominují organismy, které už v rostlinné biomase byly přítomny, např. paraziti, ale především **kopiotrofní** saprotrofové, rychle rostoucí bakterie a sacharolytické (cukerné) houby, a které rychle zpracovávají snadno využitelné vodorozpustné látky. Jakmile se tyto **nejjednodušší zdroje vyčerpají**, kopiotrofové odumírají a jejich biomasu a hůře rozložitelnou část odpadu osidlují enzymaticky lépe vybavené, ale pomaleji rostoucí **oligotrofní** druhy. Nejdříve celulólytické houby a bakterie a později, když v substrátu ubývá celulóza, která není chráněna v lignocelulózovém komplexu, začnou otěže přebírat lignolytické houby. Celý tento proces je ovlivňován také zoofaunou, která opad fragmentuje, natráví a promíchává s okolní půdou a dále rozklad stimuluje tím, že biomasu hub a bakterií požírá, čímž urychluje její růst. Původ organické hmoty rámcově určuje, jaké mikroorganismy budou substrát osidlovat. Dřevnaté zbytky nakonec ovládnou dřevorozkladné houby, měkké části méně bohaté na lignin osídlí spíše plísňe a ostatní saprotrofní houby. Když se substrát vyčerpá, odumírající mikrobiální biomasu využijí rozkladači mikrobiální nekromasy, např. plísňe rodu *Mortierella*.

Box 8: ŽIVOTNÍ STRATEGIE V MIKROBIÁLNÍ EKOLOGII: KOPIOTROFNÍ A OLIGOTROFNÍ A C-S-R STRATEGIE

Životní strategie, tedy způsob chování a reakce na prostředí, rozdělují biologické druhy do skupin s podobnými funkčními znaky. V mikrobiální ekologii se nejčastěji používají dva koncepty: kopio-oligotrofní kontinuum a C-S-R strategie. Tyto rámce byly definovány na základě životních strategií rostlin a živočichů a až následně převzaty mikrobiálními ekology.

Kopio-oligotrofní kontinuum je primárně založeno na fyziologických schopnostech mikroorganismů získávat zdroje. Oligotrofní mikroorganismy se od kopiotrofních liší především růstovou rychlostí a afinitou k substrátu (mírou schopnosti získávat ho z prostředí, kde se vyskytuje v nízkých koncentracích), které udávají jejich reakci na změny v dostupnosti zdrojů. Kopiotrofové mají vysokou růstovou rychlost, ale pouze pokud jsou dobře zásobeni zdroji. Oproti tomu pomalu rostoucí oligotrofové jsou schopni reprodukce i v prostředí s nízkými koncentracemi živin, a to díky své schopnosti získávat limitující zdroje např. z obtížně rozložitelné organické hmoty a efektivně je využít.

Zatímco předchozí koncept je kontinuum se dvěma póly a vychází pouze z fyziologických schopností využití zdrojů, **C-S-R rámec** zohledňuje i schopnosti přežití v nepříznivých podmínkách a lépe tak zohledňuje realitu. Původně byl vytvořen pro rostliny a rozlišuje kompetitivní (*Competitors*), stres tolerující (*Stress-tolerators*) a ruderální druhy (*Ruderals*). Kompetitoři profitují ve stabilním prostředí s dostupnými zdroji. Stres tolerující druhy jsou schopny přežít v nepříznivých podmínkách a ruderálové jsou schopni rychlého zotavení a rekolonizace často narušovaných prostředí (viz též [kap. 4.5](#)).

Uplatnění výše představených rámců na mikrobiom je notně zjednodušující. Je to dáno tím, že mikroorganismy jsou v porovnání s živočichy a rostlinami metabolicky mnohem diverzifikovanější a vyvinuly si nepřehledné množství mechanismů adaptace na variabilní životní podmínky a jejich kombinace. Navzdory těmto limitacím jsou oba přístupy v mikrobiální ekologii použitelné a stále se s nimi můžeme běžně setkat, protože vhodnější koncept ještě nebyl zaveden.

4.1.10 Stabilizace půdní organické hmoty

Většina organické hmoty, která vstoupí do půdy, je v průběhu let až desítek let rozložena, zmineralizována na CO_2 a uvolněna do atmosféry. Důležitá část, ať už mikrobiálně zpracovaná či nikoli, se abioticky (fyzikálně nebo chemicky) **stabilizuje, a zůstává tak před dalším rozkladem ochráněna**. Tato frakce půdní organické hmoty se nazývá **stabilní (stabilizovaná) půdní organická hmota neboli humus** a její perzistence může dosahovat stovek až tisíců let. Je to velmi důležitá část pevné frakce půdy s mnoha funkcemi, zejména **zvýšením vododržnosti, zlepšením struktury půdy, schopnostmi udržet minerální živiny** (zvýšením kationtové výměnné kapacity) a posílením pufrční schopnosti, díky které se půda lépe dokáže vyrovnat s nastalými změnami.

Princip fyzikálně-chemické stabilizace spočívá ve dvou mechanismech: ve vzniku **minerálně asociované organické hmoty** (*mineral-associated organic matter* – MAOM) a ve vzniku **půdních agregátů**. MAOM vzniká fyzikálně chemickým navázáním molekul organické hmoty na jemné minerální částice (především jílové), čímž dojde k znesnadnění enzymatického rozkladu. Oproti tomu agregáty, tedy útvary tvořené spojením minerálních a organických částic, uzavírají a obklopují obsaženou organickou hmotu a chrání ji před přístupem mikroorganismů, které by ji mohly využít. Důležitým faktorem ve stabilizaci organické hmoty jsou její fyzikálně chemické vlastnosti, které určují nejen biochemickou recalcitranci (vliv chemických vlastností na využitelnost pro mikroorganismy), ale také schopnost mikroorganismů interagovat s půdními částicemi. Například lignin se nejen obtížně rozkládá, ale produkty jeho rozkladu (např. aromatické kyseliny) se vážou na minerální částice v porovnání s jinými organickými látkami efektivněji.

Přestože tvorbu stabilní půdní organické hmoty řídí abiotické fyzikálně-chemické interakce v půdní matici, **půdní mikrobiom v těchto procesech hraje nezapustitelnou roli**. Během dekompozice je jeho činností měněn charakter a množství organické hmoty v půdě. Množství původně rostlinné hmoty se snižuje a je nahrazováno mikrobiálně přeměněnými látkami, enzymy, mikrobiálními slizy a nekromasou, která se stává součástí mrtvé organické hmoty. Je zjištěno, že právě mikrobiálně přeměněné látky velmi efektivně tvoří MAOM. Mikrobiální nekromasa je např. v porovnání s rostlinným opadem bohatší na bílkoviny a aminocukry, které se ochotně a silně vážou na minerální částice. Mikroorganismy (hlavně bakterie a archea) navíc mohou preferenčně obývat mikropóry v agregátech, ve kterých je jejich nekromasa po odumření chráněna před přístupem enzymů a díky blízkém kontaktu s minerálními částicemi může být rychle navázána na jejich povrch. Mikrobiální látky slizového charakteru navíc podporují tvorbu půdních agregátů.

Zásadní význam půdního mikrobiomu při stabilizaci organické hmoty je všeobecně akceptován. Avšak konkrétní příspěvek organické hmoty mikrobiálního původu k celkovému obsahu humusu je stále předmětem diskuzí. Existují názory, že valná většina stabilní organické hmoty pochází z mikrobiální nekromasy, zatímco jiné studie odhadují, že příspěvek mikrobiálních a rostlinných zbytků může být v zemědělsky využívaných půdách srovnatelný, zatímco v lesních půdách dominuje organická

hmota rostlinného původu. Je ale obtížné jakkoli generalizovat, protože stabilizace organické hmoty je dlouhodobý a komplexní proces, který je závislý na mnoha lokálně specifických podmínkách, jako jsou např. klima, kvalita a množství rostlinného opadu, pH půdy, půdní typ, minerální složení půdy, půdní fauna a především složení půdního mikrobiomu, jeho biomasa a efektivita, s jakou organickou hmotu využívá.

4.1.11 Za vším hledej mikrobiom

Dekompozice organické hmoty zdaleka není jediným procesem, který je nedílnou součástí existence a fungování lesa a je zprostředkováván výhradně mikroorganismy. Biologických procesů řízených mikrobiálními společenstvy je celá řada. Podílely se na historii, ovlivňují současný stav lesa a budou tvořit jeho další budoucnost. Aktivita půdního mikrobiomu má dopad na vlastnosti půd a přímo či nepřímo na vitalitu stromů, ale i na fungování okolních ekosystémů. Půdní mikrobiom reaguje stejně jako ostatní složky lesa na vnější podněty vyvolané hospodařením nebo změnami klimatu. Posuny v množství, složení a aktivitě mikroorganismů mohou přinášet negativní dopady v podobě úbytku obsahu organické hmoty, snížení vodní retenční kapacity, nadměrných ztrát živin aj. Z tohoto důvodu je důležité fungování půdních mikroorganismů studovat, pochopit a získané poznatky pak zohledňovat v praxi. Významným krokem v tomto procesu je posílení všeobecného povědomí o rolích mikroorganismů a jejich aktivity v ekologii lesa. Proto se snažíme i v dalších kapitolách této knihy zdůraznit a alespoň rámcově zmínit podíl půdních mikroorganismů na konkrétních aspektech ekologie lesa.

4.2 BEZOBRATLÍ V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH

Luboš Purchart

Jak moc jsou bezobratlí pro život, nejen člověka, na Zemi nepostradatelní, výstižně vyjádřil jeden z nejproslulejších ekologů Edward O. Wilson (1987), když napsal, že pokud by během jednoho dne z planety Země vymizelo lidstvo, dění na Zemi by pokračovalo jen s velmi malými změnami. Gaia, živoucí systém Země (box 1), by nastartovala ozdravné procesy a vrátila by se do stavu bohatých struktur životního prostředí, jak tomu bylo před mnoha tisíci lety. Pokud by ale vymizeli bezobratlí, lidstvo by pravděpodobně přežilo jen pár měsíců. Stejný osud jako lidstvo by čekal také většinu ryb, obojživelníků, ptáků a savců. Následoval by blok kvetoucích rostlin závislých na bezobratlých kvůli opylování a s nimi by zmizela i charakteristická fyziognomie lesních a jiných suchozemských ekosystémů. Zhroutily by se koloběhy živin. Většina živých organismů by postupně vymřela, až by se během několika desetiletí Země vrátila o několik miliard let zpět, kdy by veškeré formy života představovaly bakterie, řasy a pár velmi jednoduchých vícebuněčných rostlin.

Box 1: TEORIE GAIA

Sir James Lovelock (1919–2022), považovaný za jednoho z největších myslitelů 20. století, ji představil v 70. letech. Velmi zjednodušeně řečeno vychází tato teorie z předpokladu, že Země je jeden velký systém – superorganismus –, složený ze všech organismů, povrchových hornin, oceánu a atmosféry. Ty jsou navzájem těsně propojeny a zároveň se společně vyvíjejí. Tento systém řídí sám sebe skrze samoregulační mechanismus, přičemž směřuje ke konkrétnímu cíli, kterým je regulovat povrchové podmínky prostředí (za pomoci organismů) tak, aby byly pro život vždy co nejpříznivější. To bylo v době svého vzniku v rozporu s obecně uznávanou představou, že se život výlučně přizpůsobuje svému prostředí (teorie Gaia předpokládá, že život – živé organismy – prostředí pomáhá sám formovat).

Tato teorie nebyla obecně přijata. Pro její podporu, ale i pro její zamítnutí nicméně hovoří řada argumentů. Sám Lovelock tvrdil, že až čas ukáže, zda je jeho teorie správná či nikoliv.

Z uvedeného je zřejmé, že bezobratlí mají nezastupitelnou roli ve fungování lesních ekosystémů, kde figurují v celé řadě procesů od dekompozice mrtvé organické hmoty přes koloběh živin a herbivorii až po opylování. Přestože se naše chápání těchto rolí neustále zlepšuje, pořád nejsme schopni předpovědět, jaké následky

mohou mít probíhající jevy, jako jsou odlesňování, klimatická změna a/nebo ztráta biologické rozmanitosti v důsledku absence použitelných dat a také kvůli vysokému podílu druhů, které – zejména v oblasti tropů a subtropů – ještě čekají na své objevení (Dahlsjö et al., 2020).

Tato kapitola přibližuje, co si pod pojmem „bezobratlý živočich“ představít, jaké nejběžnější skupiny můžeme v lesích potkat a jaká je jejich funkce v lesních ekosystémech (kap. 4.2.1). Dále se čtenář dozví, jaké ekosystémové služby bezobratlí poskytují nebo ovlivňují (kap. 4.2.2), jak reagují na klimatickou změnu (kap. 4.2.3), zda a jakým způsobem ovlivňuje hospodaření člověka společenstva zástupců lesních bezobratlých živočichů (kap. 4.2.4), a v neposlední řadě to, jak můžeme hodnotit odezvu bezobratlých na změny podmínek prostředí lesních ekosystémů (kap. 4.2.5).

4.2.1 Když se řekne bezobratlý živočich neboli „bezouš“

Jak již název této skupiny organismů napovídá, mezi bezobratlé živočichy se, zjednodušeně řečeno, řadí všichni živočichové, kteří nemají obratle, z nichž se skládá páteř (odtud také zejména ve starší literatuře někdy používaný výstižný český termín „bezpáteřní“). Postrádají vnitřní tělní oporu, na rozdíl od tzv. strunatců (Chordata). Ti, v případě vyšších strunatců, disponují vnitřní tělní oporou, jež může mít podobu páteře (obratlovci), anebo jsou těla nižších strunatců zpevněna hřbetní strunou (*chorda dorsalis*), která dala strunatcům název.

Kolik jich je?

Bezobratlí představují přibližně 95 % (některé odhady hovoří až o 97 %) všech druhů živočichů na Zemi a zbylých 5 % pak připadá na strunatce (včetně obratlovců). Kolem 84 % všech bezobratlých živočichů je reprezentováno členovci (Arthropoda), zbylých 16 % je reprezentováno zejména měkkýši (Mollusca), dále např. kroužkovci (Annelida). Největší skupinou členovců (84 %) jsou šestinozí (Hexapoda), která je v drtivé většině zastoupena hmyzem (Insecta) a menší část připadá na v lesních ekosystémech dobře známé zástupce, jako jsou např. hmyzenky (Protura), štětinatky (Campodeina) nebo chvostokoci (Collembola). Klepítkatci (Chelicerata), korýši (Crustacea) a mnohonozí (Myriapoda) pak zahrnují zbylých 16 % členovců (obr. 4.2.1) (Eggleton et al., 2020).

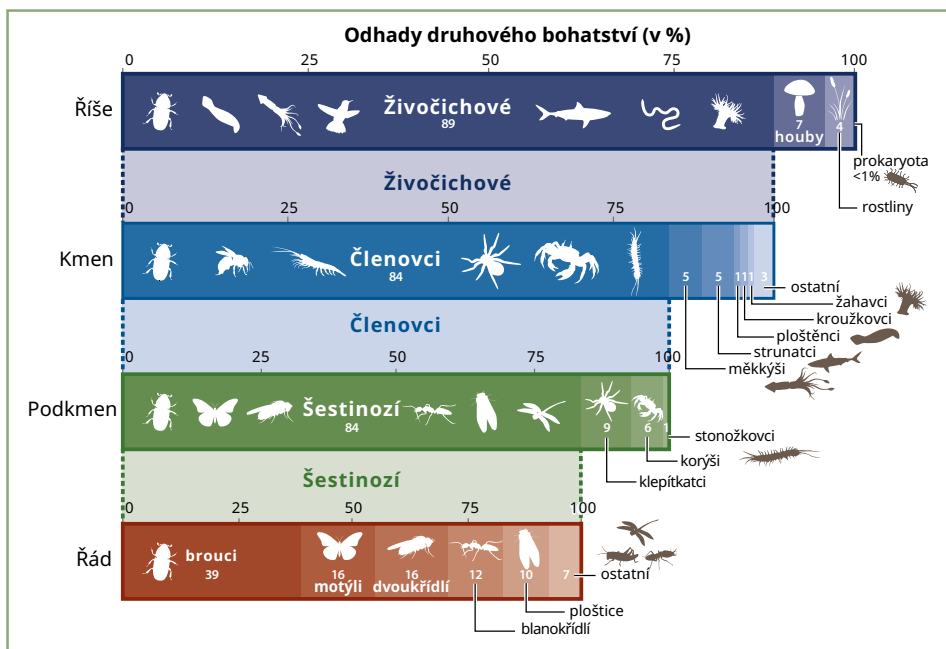
Současný počet známých (rozuměj pojmenovaných) druhů na Zemi je přes 2 miliony druhů (Banki et al., 2022). Budeme-li se držet předpokladu, že na Zemi je celkem zhruba 10 milionů druhů, potom známe přibližně 20 % všech žijících organismů na Zemi (box 2). K popisu všech dosud neznámých druhů by tak při současném tempu bylo zapotřebí několik století (Fontaine et al., 2012). Odhaduje se, že druhová diverzita různých skupin organismů je zmapována z 97 % u savců, z 80–90 % u kvetoucích rostlin, ze 79 % u ryb, ze 67 % u obojživelníků, zhruba z 30 % u členovců a méně než ze 4 % u hlístic (Scheffers et al., 2012). Počet známých (tj. popsáných) druhů bezobratlých

živočichů je v současné době mezi 1,3–1,4 milionu druhů (Chapman, 2009, Eisenhauer et al., 2019), ale jejich skutečný počet se (po započtení dosud nepopsaných druhů) pravděpodobně bude pohybovat kolem 7 milionů (Stork, 2018).

Lesní ekosystémy hrají v udržení druhové rozmanitosti bezobratlých zásadní úlohu. Lesy totiž pokrývají asi 30 % zemského povrchu, ale soustředí v sobě 60 % diverzity života na Zemi. Význam lesů pro biodiverzitu je podtržen faktem, že 90 % všech známých suchozemských organismů je soustředěno právě v lesích (Thomas a Packham, 2007), a to zejména tropických. Hlavní roli mají přirozené lesy. Vysoká druhová diverzita přirozených lesních ekosystémů je podpořena zejména vertikální strukturou a rozmanitou věkovou skladbou dřevin lesního porostu a akumulací velkého množství mrtvého dřeva, na něž je vázána značná část lesních organismů (Osborne, 2000, Smith a Smith, 2001, Thomas a Packham, 2007).

Box 2: KOLIK JE NA ZEMI ORGANISMŮ?

Určit přesný počet druhů organismů žijících na Zemi představuje pro přírodovědce jednu z největších výzev. V oblastech poměrně dobře prozkoumaných z hlediska druhové diverzity, jako je například střední Evropa, je určení počtu druhů jen zdánlivě snadné. Ve skutečnosti i v těchto relativně dobře prozkoumaných regionech nalezneme skupiny bezobratlých (např. půdní bezobratlí), jejichž druhovou rozmanitost známe jen velmi omezeně. V globálním měřítku pak musíme navíc počítat s obrovským nedostatkem informací o druhové diverzitě málo prozkoumaných nebo prakticky vůbec neprozkoumaných oblastí (např. oblast tropických lesů). Stanovení globálního počtu druhů organismů je proto většinou založeno na odhadech taxonomů, kteří mají v rámci svých odborných zaměření nejlepší přehled. I přesto panuje u málo probádaných skupin, jako je hmyz, houby, hlístice a hlubokomořské organismy, velká míra nejistoty odhadů. Tyto odhady se v minulosti pohybovaly mezi 2–50 miliony druhů (*bez mikroorganismů*) organismů na Zemi (Scheffers et al., 2012). Poslední a víceméně akceptované odhady hovoří o přibližně 10 (Chapman, 2009) či nověji o 8,7 milionech druhů (Mora et al., 2011). Problematické jsou tyto odhady například s ohledem na nedostatečné znalosti druhové rozmanitosti hub. Recentní studie využívající sekvenaci DNA odhadují, že by hub mohlo být 3,5–5,1 milionu druhů (Blackwell, 2011). Vůbec nekomplikovanější je potom odhad počtu mikroorganismů, o kterých máme ve srovnání s jinými skupinami organismů jen mizivé znalosti. Nejnovější práce založená na kombinaci využití moderních sekvenačních metod a bioinformatiky však naznačila, že se na Zemi může vyskytovat 1 trilion ($=10^{12}$) druhů mikroorganismů (Locey a Lennon, 2016).

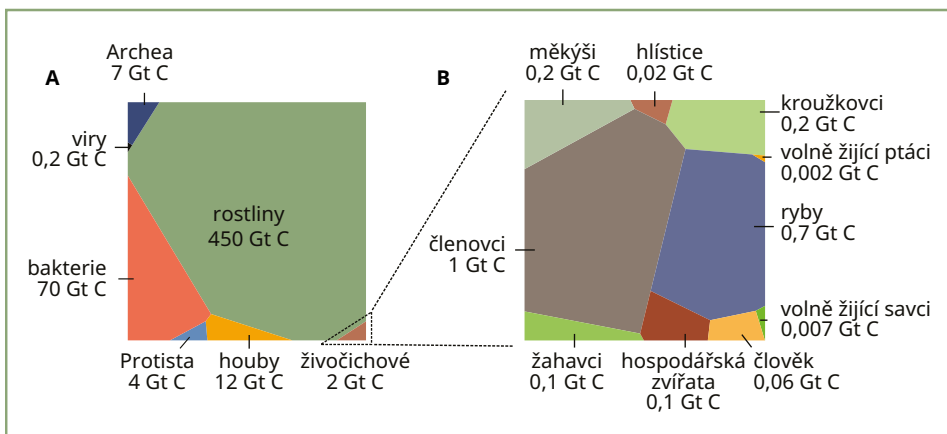


Obr. 4.2.1 Současné odhady globální druhové bohatosti, vyjádřené jako procentuální podíl vyšších taxonomických skupin, jako jsou říše, kmen, podkmen a řád. (Upraveno podle: Eggleton et al., 2020.)

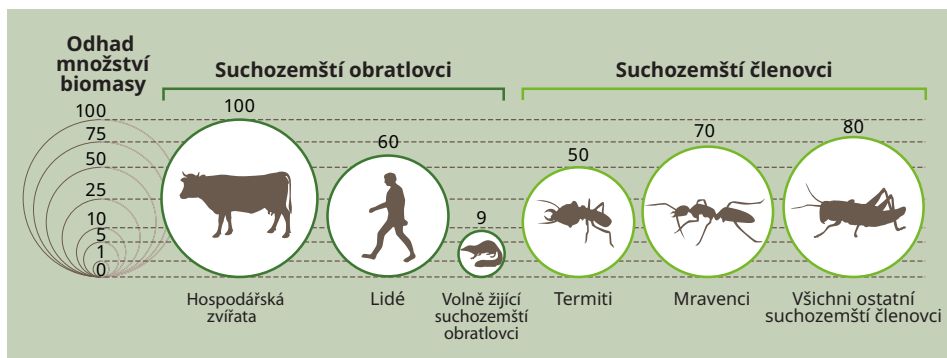
Kolik dohromady váží?

Přestože jsou členovci nejpočetnější skupinou organismů vůbec, a to jak co do počtu druhů, tak zřejmě i co do počtu jedinců, jejich celkový podíl na množství biomasy na Zemi je, ve srovnání s biomasou rostlin nebo bakterií, relativně malý. Odhaduje se, že celkové množství biomasy všech organismů na Zemi vyjádřené množstvím uhlíku akumulovaného v této organické hmotě je přibližně 550 Gt C = 10^{15} g uhlíku (Bar On et al., 2018). Z toho celých 80 % (450 Gt C) tvoří rostliny a 15 % (70 Gt C) bakterie. Pouhý zlomek celosvětového množství biomasy připadá na živočichy (cca 2 Gt C), přičemž zhruba 1 Gt C je kumulováno ve členovcích (obr. 4.2.2). Suchozemští členovci pak představují množství zhruba 0,2 Gt C.

Porovnáme-li celkové (odhadované) množství biomasy suchozemských obratlovců (cca 0,17 Gt C) a suchozemských členovců (0,2 Gt C), zjistíme, že poslední jmenovaná skupina suchozemské obratlovce objemem biomasy poměrně převyšuje. Nejvýrazněji se na tom podílí dvě, v lesních ekosystémech běžně zastoupené, skupiny hmyzu, a to termiti a mravenci (obr. 4.2.3).



Obr. 4.2.2 Grafické vyjádření rozložení celosvětového množství uhlíku vázaného v biomase na jednotlivé skupiny organismů. (A) Absolutní množství biomasy různých skupin organismů je vyjádřeno tzv. Voroného diagramem, kde plocha každé buňky odpovídá proporčně podílu příslušné skupiny organismů na celosvětovém množství biomasy (tvar buněk nemá žádný význam). (B) Absolutní množství biomasy různých skupin živočichů. Podíl plazů a obojživelníků na celkové biomase živočichů je zanedbatelný, a není proto znázorněn. (Upraveno podle: Bar On et al., 2018.)

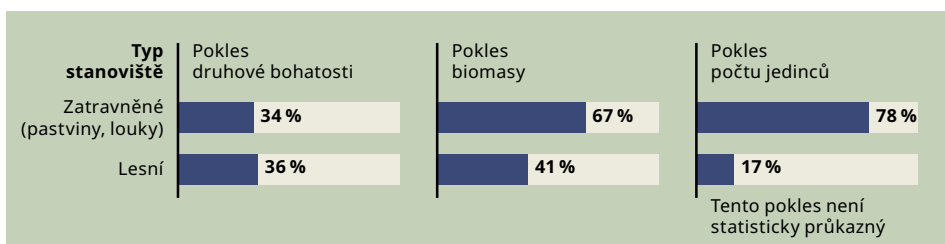


Obr. 4.2.3 Odhady množství biomasy (v Mt) živočichů a srovnání biomasy obratlovců a hmyzu se zdůrazněním významného podílu mravenců a termitů. Největší příspěvek k celkové biomase živočichů má dobytek, což ukazuje, jak důležitým se z hlediska tvorby biomasy stalo zemědělství. (Upraveno podle: Eggleton et al., 2020.)

Prý je jich ale méně než dřív?

Zdá se, že na tuto znepokojující otázku dnes máme stejně znepokojivou odpověď. Přinejmenším pokud jde o členovce a zejména o hmyz. V roce 2017 byla publikována studie (Hallman et al., 2017), která způsobila doslova poprask mezi odbornou,

ale i laickou veřejností. Základem této studie byl monitoring létajícího hmyzu v 63 chráněných oblastech (rezervacích) v Německu po dobu 27 let. Bylo zjištěno, že během této doby došlo k poklesu biomasy létajícího hmyzu o více než 75 %. Obdobný pokles byl pozorován i u početnosti (abundance) létajícího hmyzu. Například u denních motýlů v Holandsku byl na základě analýzy dat za poslední století zjištěn jejich více než 80% úbytek (van Strien et al., 2019). Současně byl potvrzen úbytek početnosti i u jiných než létajících skupin hmyzu, jako například u epigeických (po půdním povrchu se pohybujících) druhů brouků (např. Hallman et al., 2019). Další recentní studie pak prokázaly obecný úbytek druhové bohatosti, biomasy a početnosti členovců (tedy nejen hmyzu) lesních i nelesních stanovišť (např. Seibold et al., 2019; [obr. 4.2.4](#)).



Obr. 4.2.4 V letech 2008–2017 byl ve třech regionech Německa uskutečněn rozsáhlý monitoring založený na standardizované inventarizaci členovců na 140 lesních a 150 travních (loukách, pastvinách) stanovištích. Pro výslednou analýzu pak byla k dispozici data zahrnující více než 1 milion jedinců a kolem 2 700 druhů. Celková gama diverzita těchto stanovišť v průběhu sledovaného období klesla, což poukázalo na ztrátu druhů napříč stanovišti a regiony. (Upraveno podle: Kunin, 2019.)

Jak se ukazuje, hlavní příčinou tohoto úbytku je vliv člověka na krajinné úrovni, zejména pak intenzivní zemědělství. Uvědomíme-li si, že 80 % divoce rostoucích rostlin závisí na hmyzu jako na svých opylovačích a že pro zhruba 60 % ptáků je hmyz základem jejich potravy, pak jsou tato zjištění alarmující.

S jakými bezobratlými živočichy se můžeme v lese (nejčastěji) potkat a jaká je jejich úloha v lesním ekosystému?

Tato podkapitola nemá ambice podat vyčerpávající informace o všech skupinách bezobratlých, jež obývají lesní ekosystémy temperátní, subtropické či tropické zóny. I jen prostý výčet skupin by totiž přesáhl rámec kapitoly. Cílem je přiblížit zejména ty nejběžnější a nejpočetnější skupiny, s nimiž se může setkat každý návštěvník lesa, a představit jejich funkci.

Podle funkce organismů v lesních ekosystémech lze rozlišit tři základní funkční skupiny: **producenty** (*primární* – zejména zelené rostliny – a *sekundární* – např. živočichové), **konzumenty** (podle potravních preferencí je rozdělujeme na *herbivorní* – rostlinná potrava –, *karnivorní* – potrava živočišného původu – či *omnivorní* – všežraví zástupci) a **rozkladače** (detrivory). Ty jsou navzájem propojeny trofickými vazbami,

vytvářejícími potravní řetězce a sítě (obecně [kap. 3.1](#)), jež v ekosystémech zajišťují tok energie a koloběh látek.

Bezobratlí mají v lesních ekosystémech klíčovou roli jako konzumenti primárních producentů (např. herbivorní, fungivorní či granivorní druhy) a mrtvé organické hmoty živočišného nebo rostlinného původu (tj. detrivorů, jež se živí listovým opadem, mrtvým dřevem, trusem a mršinami), jsou zdrojem potravy pro vyšší trofické úrovně (např. pro predátory, parazity a parazitoidy) a podporují primární produkci (opylovači a detrivoři) a/nebo fungují jako ekosystémoví inženýři (Moretti et al., 2017).

Kroužkovci (Annelida)

Žížaly (Oligochaeta, Lumbricidae) jsou nejvýznamnějšími zástupci kroužkovců a řadí se mezi tzv. ekosystémové inženýry (viz navazující [podkapitola „Ekosystémové inženýrství“](#)). Jsou důležitými rozkladači organické hmoty a svými aktivitami zásadním způsobem přispívají k provzdušnění půdy, a tím k urychlení mineralizace (tu provádějí zejména aerobní bakterie, přičemž jejich účinnost je závislá na přístupu vzduchu – provzdušněná půda = aktivnější bakterie; viz též [kap. 4.1](#)). Žížaly se vyskytují především v neutrálních a zásaditých půdách, protože potřebují hromadit vápník ve vápených žlázách. Z toho důvodu jsou v lesích s kyselejší opadem (v jehličnatých lesích) výrazně méně zastoupeny (Smrž, 2019). S ohledem na potravní zvyky můžeme žížaly rozdělit na **detritofágní** (živí se převážně rostlinnými zbytky na povrchu půdy nebo v nejsvrchnějších horizontech půdy) a **geofágní** (konzumují velká množství půdy, ze které tráví organické zbytky a mikroflóru) (Pižl, 2018). Podle toho, jak se adaptovaly na prostředí, v němž žijí, a jakou si zvolily životní strategii, rozlišujeme tři základní funkční (ekologické) skupiny žížal: **epigeické**, **anektické** a **endogeické** žížaly. Zástupci všech tří skupin se různým způsobem a intenzitou zapojují do půdních procesů (dekompozice, koloběh živin, tvorba půdních pórů a agregátů) a poskytování ekosystémových služeb. S aktivitami žížal je spojen pojem **drilosféra**, což je část půdy, která je ovlivňována činností žížal obvykle ve spojení s mikrobiomem a je považována za funkční doménu půdy. Zahrnuje nory žížal, povrchové hrudky (tzv. výměty) a hrudky (agregáty) produkované v půdním profilu, ale také obsah střev žížal a symbionty. Drilosféra zahrnuje vysoké množství vztahů mezi mikroorganismy (houbami, aktinomycetami, bakteriemi) a zástupci mikrofauny, mezofauny a makrofauny bezobratlých (prvoci, roztoči, chvostokoci, mnohonožky, stejnonožci, hlístice) (Horton, 2017).

Roupiče (Oligochaeta, Enchytraeidae) jsou saprofágní a mykofágní zástupci kroužkovců žijící v půdě, kde využívají chodbiček vytvořených jinými organismy. S rozkladnými trávicími procesy jim pomáhají aktinomycety, jež jsou usazeny v jejich tělech (Smrž, 2019). Mají podobnou funkci jako žížaly, tedy zatahují organickou hmotu do půdy, promíchávají ji s minerálními částicemi za tvorby trusu (tzv. výmětů) a podílejí se na dekompozici mrtvé organické hmoty. Na rozdíl od žížal lépe snášejí nižší pH půdy, a proto na kyselejších stanovištích prakticky nahrazují žížaly (Miko et al., 2019).

Půdní roztoči (Acarina)

Druhově, tvarově i funkčně nesmírně rozmanitá skupina živočichů, zahrnující skupiny s převážně detritofágními zástupci (např. pancířníci – Oribatida) nebo z hle-

diska potravního zaměření rozmanité skupiny s detritofágními, mikrofytofágními, dravými či parazitickými zástupci (např. sametkovci – Prostigmata) až po skupiny s převážně dravými zástupci (např. čmelíkovci – Mesostigmata) (Miko et al., 2019).

Chvostokoci (Collembola)

Druhově početná a potravně rozrůzněná skupina půdních živočichů, žijících na půdním povrchu (epigeické druhy) nebo v půdě (hypogeické druhy) a živících se hlavně mrtvou organickou hmotou. Řadí se tak k významným účastníkům rozkladných procesů v půdě (Miko et al., 2019). Byla prokázána jejich mimořádně vysoká citlivost vůči přítomnosti cizorodých látek v půdě, například pesticidů, a můžeme je proto považovat za vhodnou bioindikační skupinu pro posuzování ekotoxicity cizorodých látek (Joimel et al., 2022).

Hmyzenky (Protura) a vidličnatky (Diplura)

Tyto velmi nenápadné skupiny bezobratlých mají v půdě obdobnou funkci jako chvostokoci. Jejich výskyt je vázán zejména na nenarušené půdy. Protože jsou tyto bezobratlí velmi citliví na disturbance, jsou považováni za dobré indikátory (bioindikace viz [kap. 4.5](#)) narušenosti, resp. nenarušenosti, půdního prostředí (Miko et al., 2019).

Pavouci (Araneida)

Pavouci jsou v naprosté většině predátoři a v lesních ekosystémech hrají významnou roli v regulaci jiných bezobratlých živočichů, zejména členovců (hmyzu, mnohonožek, chvostokoků, roztočů a dalších), a svými aktivitami tak mohou významně ovlivnit koloběh látek a míru primární produkce (viz *top-down* efekt v [kap. 3.1](#)).

Sekáči (Opilionida)

Jedná se o skupinu omnivorních (všežravých) pavoukovců, kteří se živí mrtvou organickou hmotou rostlinného či živočišného (zejména různí bezobratlí) původu nebo jako predátoři aktivně loví jiné drobné bezobratlé živočichy (např. roztoče, mšice, chvostokoky, hlemýžďe). V temperátních lesích je však zřejmě hlavní složkou jejich potravy dvoukřídlý hmyz (Diptera). Nejčastěji jsou asociováni s listovým opadem a přízemní vegetací (Potapov et al., 2022).

Suchozemští stejnonožci (Isopoda)

Stínky a svinky jsou skupinou suchozemských korýšů s širokým geografickým rozšířením, obývající rozmanité biotopy, včetně lesních stanovišť. Jsou citliví na změny prostředí, zejména v důsledku lidské činnosti (aplikace pesticidů, acidifikace půdy, aj.), což z nich činí vhodné indikátory kvality prostředí. V lesních ekosystémech je rychlost rozkladu opadu závislá mimo jiné i na aktivitě a druhovém složení půdních organismů. Stejnonožci jsou primárně rozkladači odumřelé organické hmoty. Udává se, že dokážou využít více než 10 % z celkového ročního množství opadu. Tím, že produkují vysoké množství trusu, významně obohacují půdu a až čtyřnásobně zvětšují (půdní) povrch dostupný pro mikroorganismy (Pokhlyenko et al., 2020).

Mnohonožky (Diplopoda)

Obývají zejména opad a hrabanku, kde jsou vysoká množství mrtvé organické hmoty, kterou se živí. Jedná se tedy převážně o detritofágní zástupce bezobratlých, kteří se rozměňováním organické hmoty zapojují do počátečních fází dekompozice, jejíž rychlost tak ovlivňují. Podobně jako stejnonožci rozměňují a promíchávají detritus a obohacují půdu o exkrementy. Kromě toho však obě skupiny svou činností kypří spodní vrstvy půdy, a vytvářejí tak podmínky vhodné pro společenstva různých půdních bezobratlých a jsou považovány za významnou složku společenstev bezobratlých podílejících se na transformaci opadu v ekosystémech mírného pásma (Pokhlyenko et al., 2020).

Stonožky (Chilopoda)

Jako významní predátoři (zejména řád Lithobiomorpha) se podílejí na regulaci jiných půdních bezobratlých nebo se jako konzumenti rostlinného opadu (řád Geophilomorpha) zapojují do dekompozice organického materiálu.

Hmyz (Insecta)

Hmyz je jednou z nejpočetnějších skupin organismů vůbec a nejinak je tomu i v lesních ekosystémech. Kvůli ohromnému množství různých skupin hmyzu v této části zmíníme tři nejvýznamnější: brouky, blanokřídlý hmyz a dvoukřídlý hmyz.

Brouci (Coleoptera) jsou s více než 400 tisíci známých druhů druhově nejpočetnější skupinou v živočišné říši a spolu s dvoukřídlým hmyzem patří mezi klíčové skupiny, které integrují energii napříč podzemními (půdními) a nadzemními společenstvy bezobratlých. V lesních ekosystémech se brouci jako herbivoři živí rostlinami (např. Curculionidae, Chrysomelidae), jako detritivoři opadem a detritem (např. Scarabaeidae), jako fungivoři tkáněmi hub (např. Mycetophagidae, Tenebrionidae, Staphylinidae: Oxyporinae), jako karnivoři epigeickými a půdními bezobratlými (např. Carabidae, Cantharidae), jako detritivoři a koprofágové mrtvými těly a trusem obratlovců (např. Silphidae, Geotrupidae), jako saproxylofágové mrtvým dřevem (např. Cerambycidae, Anobiidae) a mnoha dalšími potravními zdroji. Zároveň sami slouží jako potrava dravým členovcům, obojživelníkům, ptákům a savcům.

Rozmanitost ekologických nik, které brouci v terestrických ekosystémech, včetně těch lesních, obsadili, je extrémně vysoká. Proto mohou brouci ovlivnit většinu ekosystémových funkcí (Potapov et al., 2022). Přestože se jedná o skupinu, které je věnována značná pozornost, stále se objevují nové a nové poznatky o jejich úloze v lesních ekosystémech. Jedno z takových velmi recentních zjištění se týká například spor dřevorozkladných hub, u nichž se předpokládalo šíření především pomocí větru (srovnej s [kap. 4.3](#)). Jak ukázala studie Lunde et al. (2023) ze smrkových porostů boreální oblasti Norska na příkladu chorošovitě houby *Fomitopsis pinicola*, zoochorie (šíření semen rostlin nebo spor hub živočichy) – v tomto případě představovaná brouky – je pro jejich šíření významná, protože brouci mohou zajistit přímé šíření dřevokazných hub, a potenciálně tak mohou přispět k vyšší perzistenci (setrvání) některých druhů hub ve fragmentovaných lesích, kde je ukládání spor větrem na mrtvé dřevo méně pravděpodobné.

Dvoukřídlí (Diptera) jsou tvarově i druhově rozmanitá skupina hmyzu, bohatě zastoupená v temperátních lesních ekosystémech. Z pohledu potravních preferencí je to navíc skupina velmi různorodá, s jejímiž zástupci se můžeme setkat na všech trofických úrovních (zastoupeny jsou tak např. druhy dravé, fytofágní, omnivorní, parazitické a další). Většina zástupců dvoukřídleho hmyzu prodělává svoje larvální stadium v půdě, a jsou tedy důležitou a často dominantní součástí půdní makrofauny (Potapov et al., 2022). Významná je proto činnost larev v rámci rozkladných potravních řetězců, žijících v mrtvém dřevě a v půdě, kde se významně podílejí na mechanickém rozměňování a chemickém rozkladu (trávení) organické hmoty. Například v bukových lesích tak zkonzumují až čtvrtinu listového opadu (Miko et al., 2019).

Blanokřídlí (Hymenoptera) jsou velmi početná skupina hmyzu, zahrnující ohromné množství druhů, životních forem a potravních specializací. Některé druhy, jako např. hřebenule borová (*Diprion pini*), patří mezi významné škůdce hospodářských dřevin (viz [kap. 6.4](#)). V našich zeměpisných šířkách jsou nejznámějšími a nejvýznamnějšími zástupci mravenci, včely a celá řada parazitických druhů blanokřídlych.

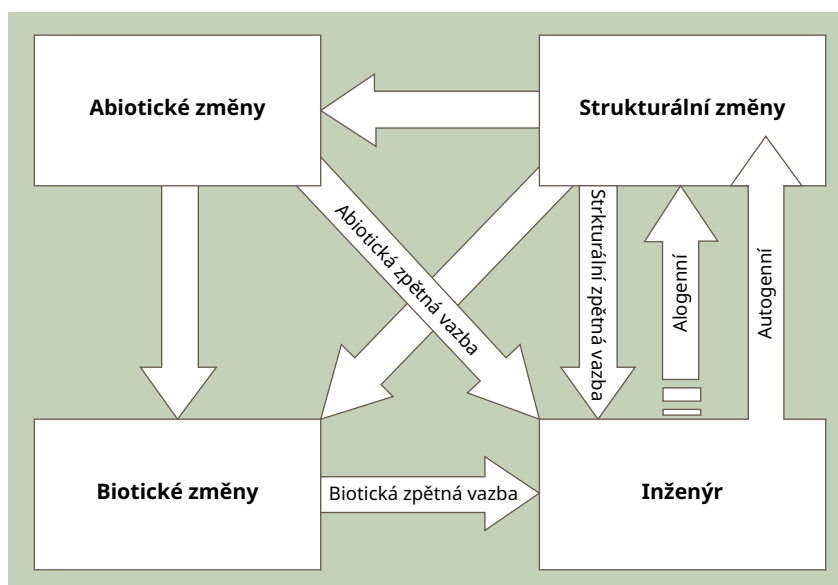
Podívejme se například na mravence, kteří obvykle představují nespécializované (omnivorní) zástupce blanokřídlych, jež kvůli hledání potravy nebo tvorbě hnízd pronikají do všech částí lesních ekosystémů (půdy, opadu, bylinného, keřového a stromového patra), přičemž mnoho druhů spojuje různé složky ekosystému. Mravenci jsou důležitými predátory, mrchožrouty, býložravci, šířiteli semen a půdními bioturbátory. Svou hnízdotvornou činností a akumulací potravy ovlivňují mravenci distribuci a dostupnost živin, a tím ovlivňují růst rostlin. Mravenci se účastní četných interakcí s rostlinami, houbami a dalšími členovci. Predací, vzájemnými interakcemi nebo zajišťováním nik (poskytováním mikrohabitátů v mravenčích půdních hnízdech) mohou formovat celá společenství půdní mikrobioty a členovců (Potapov et al., 2022).

Ekosystémové inženýrství a bezobratlí jako ekosystémoví inženýři

Ústředním motivem učebnic ekologie jsou vztahy mezi organismy, jež jsou výsledkem vnitrodruhové a mezidruhové kompetice o biotické a abiotické zdroje prostředí a patří na seznam klíčových ekosystémových procesů. Ve většině učebnic ekologie však ještě donedávna, a v některých dodnes, chybí v seznamu těchto procesů zachování, přeměna, tvorba a/nebo destrukce stanovišť, v nichž hrají organismy hlavní roli. Přestože tyto aktivity nezahrnují přímé trofické mezidruhové interakce, jsou významné a běžné. Pro pojmenování těchto činností byl v roce 1994, tedy poměrně nedávno, představen koncept **ekosystémového inženýrství** (Jones et al., 1994), jenž byl dále rozvíjen (např. Jones et al., 1997, 2010, Wright a Jones, 2004, 2006, Hastings et al., 2007). V podstatě se jedná o fyzickou přeměnu, udržování, vytváření nebo destrukce stanovišť organismy, které nazýváme **ekosystémoví inženýři**. Tyto organismy řídí, buď přímo, nebo nepřímo, dostupnost zdrojů pro jiné organismy tím, že svými biologickými aktivitami způsobují změny fyzického stavu biotických a abiotických složek prostředí, jež ostatní organismy využívají. Při této činnosti často vznikají biogenní útvary (např. agregáty, chodby v půdě apod.).

Ekosystémoví inženýři hrají klíčovou roli ve vytváření a vývoji stanovišť jak pro ně samotné, tak pro jiné organismy a řídí jejich činnost prostřednictvím fyzikálních a biochemických procesů. V důsledku toho ekosystémoví inženýři obvykle zvyšují heterogenitu prostředí, přičemž jednak zvyšují příležitost pro vznik nik a jednak zvyšují rozmanitost společenstev na úrovni krajiny (Horton, 2017).

Proces ekosystémového inženýrství lze popsat čtyřmi složkami, jež jsou propojené čtyřmi obecnými vztahy příčiny a následku (obr. 4.2.5): **1.** Ekosystémový inženýr způsobuje strukturální změnu; **2.** strukturální změna způsobuje abiotickou změnu; **3.** strukturální a abiotické změny způsobují biotické změny; **4.** strukturální, abiotické a biotické změny mohou mít zpětnou vazbu pro samotného ekosystémového inženýra (Jones et al., 2010). Zatímco první dva vztahy popisují proces ekosystémového inženýrství a dynamiku abiotické složky, druhé dva vztahy popisují důsledky změn biotické složky pro jiné druhy a pro samotného ekosystémového inženýra.



Obr. 4.2.5 Diagram znázorňující proces ekosystémového inženýrství. **Autogenní** inženýrství (plná šipka) představuje fyzickou přítomnost ekosystémového inženýra, jehož celek nebo část je vložena do abiotického prostředí. **Alogenní** inženýrství (pruhovaná šipka) představuje působení ekosystémového inženýra na jinou živou nebo neživou složku. (Upraveno podle: Jones et al., 2010.)

Původní koncept ekosystémového inženýrství rozlišuje dva druhy inženýrů: **alogenní** a **autogenní** inženýry. **Alogenní** inženýři pozměňují prostředí mechanickou změnou biotické a abiotické složky prostředí z jednoho (fyzického) stavu do druhého (např. žížaly, termiti). **Autogenní** inženýři pozměňují prostředí úpravou (pozměněním) sebe sama (např. stromy, vytvářející svými těly lesní stanoviště, která

jsou útočištěm pro mnoho organismů). Někteří ekosystémoví inženýři mohou být zároveň autogenními i alogenními inženýry; jedná se zejména o stromy, které jsou například biotopem pro ptáky (větve, kmenové dutiny) – autogenní – a zároveň svými kořeny hloubí nory a rozvíjejí síť kořenů – alogenní (Horton, 2017).

Koncept ekosystémového inženýrství nověji nezahrnuje jen strukturální změny prostředí (např. bobří přehrady, hnízda termitů atd.), ale také chemické abiotické změny (např. koncentrace organické hmoty, toky živin, plynů, energie atd.), které způsobují biotické změny (např. stanoviště pro jiné organismy atd.), a konečně pozitivní a/nebo negativní zpětnou vazbu (niky, ochranu před predací, přísun potravy atd.). V souladu s tímto pohledem rozlišujeme čtyři základní funkční skupiny ekosystémových inženýrů (Berke, 2010): **i) strukturní inženýři** (vytvářejí nebo mění strukturní prvky stanoviště a vylepšují lokální biodiverzitu, např. utvářejí životní prostor – většina rostlin, hmyz/termiti vytvářející stavby či pozměňující vodní režim – bobří), **ii) bioturbátoři** (zvyšují disturbance – nory vytvářející bezobratlí jako žížaly, mravenci nebo termiti), **iii) světelní inženýři** (pozměňují intenzitu, rozptyl a pronikání světla – cokoliv co vrhá stín, většina rostlin) a **iv) chemičtí inženýři** (vytvářejí fyzicky nebo fyziologicky biogeochemický gradient prostředí – většina rostlin, mykorrhizní houby).

Ekosystémoví inženýři v příkladech:

Termiti představují v oblastech tropů a subtropů dominantní zástupce bezobratlých, kteří jsou zároveň významnými ekosystémovými inženýry, protože upravují vlastnosti půdy výstavbou obrovských pahorků a dlouhých podzemních galerií. Zároveň poskytují mnoha živočichům a rostlinám heterogenní (různorodá) stanoviště, čímž významně ovlivňují biodiverzitu a složení společenstev na krajinné úrovni. Navíc jsou zřejmě důležitým hráčem ve scénářích globální změny, protože v sobě kumulují značné množství biomasy (viz [podkapitola „Kolik dohromady váží?“](#)) a vypouštějí velké množství skleníkových plynů, jako je metan a CO₂ (Abe a Higashi, 2001, Govorushko, 2019).

Ve střední Evropě má 34 ze 122 druhů **kůrovcovitých brouků** (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae) žijících na stromech schopnost tyto stromy zabít, a jsou proto v hospodářských lesích nevídanými obyvateli, považovanými za škůdce. Zejména pak lýkožrout smrkový (*Ips typographus*), s nímž lesníci svádějí celé generace urputné souboje, představuje pro komerční lesy vážné nebezpečí. V nekomerčních lesích však mohou hrát pozitivní roli jako ekosystémoví inženýři tím, že formou (hmyzích) disturbancí vytvářejí porostní mezery (zvyšují strukturní heterogenitu stanoviště) a kontrolují dostupnost zdrojů (zvyšují množství mrtvého dřeva) pro jiné druhy (Müller et al., 2008, 2010). Například v Bavorském národním parku bylo zjištěno, že po napadení jehličnatých stromů kůrovci došlo k navýšení množství mrtvého dřeva a rozvolnění korunového zápoje, což pozitivně ovlivnilo početnost saproxylických druhů brouků, včetně druhů z Červeného seznamu (Müller et al., 2008, 2010). Na lokální i krajinné úrovni tak významně přispívají k podpoře biodiverzity. Jen s *Ips typographus* je asociován komplex cca 140 druhů členovců (Müller et al., 2008). Kůrovci jsou navíc sami o sobě důležitým zdrojem potravy pro celou řadu členovců a obratlovců. Přemnožení kůrovce inicializuje uvolnění potravních zdrojů, jež v krátkodobém horizontu podpoří růst populací hmyzožravých ptáků (Kulakowski,

2016). Vliv kůrovců na lesní ekosystémy je však mnohem širší a kromě vlivu na strukturu lesa a biologickou rozmanitost mohou mít kůrovci zásadní dopad na sukcesi, koloběh živin a geofyzikální procesy stanovišť (srovnej s kap. 2.2 a 2.3; více např. viz Edburg et al., 2012, Raffa et al., 2015, Gandhi et al., 2022).

Z obratlovců můžeme jmenovat jako klasické příklady ekosystémových inženýrů například bobry nebo vlky (viz kap. 4.7).

4.2.2 Poskytují a ovlivňují bezobratlí živočichové v lese ekosystémové procesy a služby?

Lesy se svými 140 miliony hektary zabírají přibližně 30 % rozlohy Evropské unie a jejich přínos pro člověka je zde nenahraditelný. Lesní ekosystémy poskytují široké spektrum (ekosystémových) služeb, které lidská společnost využívá a je na nich závislá (Orsi et al., 2020). Ekosystémové služby (nejen) lesních ekosystémů se vlivem klimatické změny mění a jejich udržitelnost, a tím i využitelnost člověkem, závisí na pochopení toho, jakým způsobem jsou tyto služby bezobratlími živočichy (a organismy obecně) poskytovány, a zároveň toho, jak klimatická změna tyto organismy ovlivňuje (Prather et al., 2013).

Ekosystémové služby můžeme obecně rozdělit do čtyř základních kategorií (např. MEA, 2005) na **I) podpůrné, II) produkční, III) regulační a IV) kulturní**. V následujícím přehledu se zaměříme na to, jaké služby bezobratlí živočichové obývající lesy poskytují a/nebo ovlivňují. Přehled je omezen výhradně na služby spojené s lesními ekosystémy. Na obecné úrovni je ve skutečnosti ekosystémových služeb více, jež jsou spojeny např. s akvatickými ekosystémy, ty jsou však z uvedeného přehledu vynechány.

Tato část kapitoly přináší přehled služeb poskytovaných a ovlivňovaných bezobratlími živočichy.

Poznámka: Za každou ekosystémovou službou je uvedeno, jaký je vztah bezobratlých živočichů ke konkrétní službě, kde O znamená její ovlivňování, P znamená její poskytování a O + P znamená, že bezobratlí tuto službu poskytují i ovlivňují.

I. PODPŮRNÉ SLUŽBY

Podpůrné ekosystémové služby jsou zcela nezbytné pro udržování a poskytování ostatních ekosystémových služeb.

Primární produkce – O

Stručný popis služby: Produkce biomasy prostřednictvím procesu fotosyntézy.

Primární produkce je pro lesní ekosystémy nepostradatelná proto, že propojuje solární a biologickou (energii Slunce fixovanou v tělech organismů) energii a ovlivňuje materiálové toky. Bezobratlí živočichové ovlivňují primární produkci pozitivně a negativně skrze přímé i nepřímé interakce. Herbivorní a detritivorní bezobratlí přeměňují primární produkci na energii a zdroje, jež jsou klíčové pro organismy z vyšších trofických pozic nebo subsystémů potravních sítí.

Bezobratlí mohou **snížovat** primární produkci **přímo** prostřednictvím herbivorie, zejména v době přemnožení, a **nepřímo** přes trofické interakce (včetně predace). Bezobratlí však také **urychlují** primární produkci **přímo** opylováním a šířením semen a **nepřímo** přes trofické kaskády a usnadňování koloběhu živin (např. přítomnost žížal v půdě významně podporuje růst rostlin, protože svými aktivitami vylepšují fyzikálně-mechanické vlastnosti půd – více viz níže [část „Koloběh živin“](#)).

Přestože charakteristiky výše uvedených procesů pravděpodobně určují, zda bezobratlí urychlují nebo potlačují primární produkci, síla dopadu jejich činnosti může být ovlivněna řadou dalších faktorů, jako je biodiverzita, trofická struktura a vztahy, potravní preference bezobratlých či *bottom-up* efekt (viz [kap. 3.1](#)).

i) Opylování - P

Stručný popis služby: Přenos pylu mezi samčími a samičími květy.

Opylování je úzce spjato s lesními ekosystémy, protože lesy, a zejména okraje lesů, podporují volně žijící opylovače (např. divoké včely, čmeláky, vosy, pestřenky, motýly), a tak udržují výnosy sousedních polí s plodinami (Orsi et al., 2020, Krishnan et al., 2020).

Přibližně tři čtvrtiny všech rostlin a třetina plodin (objemově) jsou nějakým způsobem závislé na opylování. Největší část opylovacích služeb, zajišťovaných živočichy v zemědělských systémech a přirozených ekosystémech, poskytuje hmyz, zejména divoké a chované druhy včel. Na neobhospodařovaných stanovištích usnadňuje opylování primární produkci, která podporuje celé ekosystémy. Nedostatečné opylování může učinit rostliny méně odolné k vymírání díky snížené plodnosti, produkci semen a plodů a genetické variabilitě (Prather et al., 2013).

ii) Šíření semen - P

Stručný popis služby: Přesun semen pryč od mateřských rostlin.

Šíření semen bezobratlými snižuje kompetici mezi mateřskými rostlinami a jejich potomky. Zároveň prostorově i časově propojuje různá stanoviště. Bezobratlí šíří semena na poměrně krátkou vzdálenost (některé druhy mravenců až do 10 metrů) ve srovnání s obratlovci nebo větrem, kde vzdálenost může dosáhnout i více než 10 kilometrů. Interakce mezi semeny a bezobratlými má značné rozpětí od náhodného přenosu až po vysoce vyvinuté mutualistické vztahy. Ty zahrnují odhadovaných 11 tisíc druhů myrmekochorních rostlin, tj. rostlin, jež lákají mravence na lipidy bohaté látky, tzv. elaisomy, a závisejí na mravencích jako na hlavních distributorech semen. Mravenci jsou zřejmě nejčastějšími šířiteli semen (Prather et al., 2013) především v oblastech s vysokou koncentrací myrmekochorních rostlin, jako jsou například opadavé listnaté lesy (Giladi, 2006, Warren a Giladi 2014). Mezi další významné sekundární roznašeče semen patří brouci čeledi Geotrupidae (chrobákovití) a Scarabaeidae (vrubounovití) – podčeledi Aphodiinae (hnojníci) a Scarabaeinae –, kteří na stanovišti transportují semena horizontálně v chodbách savců nebo vertikálně do živinami bohatých míst. Méně význam-

nými roznašeči jsou také někteří zástupci střevlíkovitých brouků (*Carabidae*). Z ostatních bezobratlých jsou relativně významnými šířiteli semen suchozemští plži a kroužkovci, zejména žížaly.

Díky šíření semen dochází v lesních ekosystémech k horizontálnímu i vertikálnímu přerozdělování organického materiálu a následkem toho je ovlivněn koloběh živin a rychlost dekompozice.

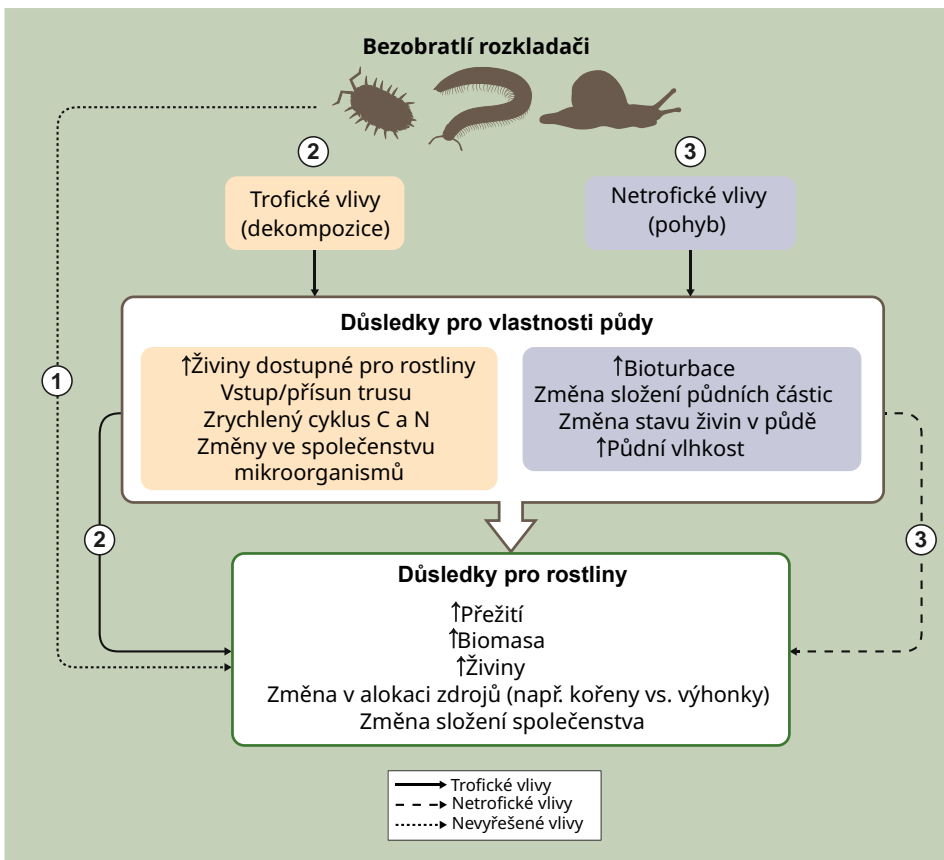
Dekompozice – O + P

Stručný popis služby: Rozklad detritu (mrtvé organické hmoty) na základní živiny.

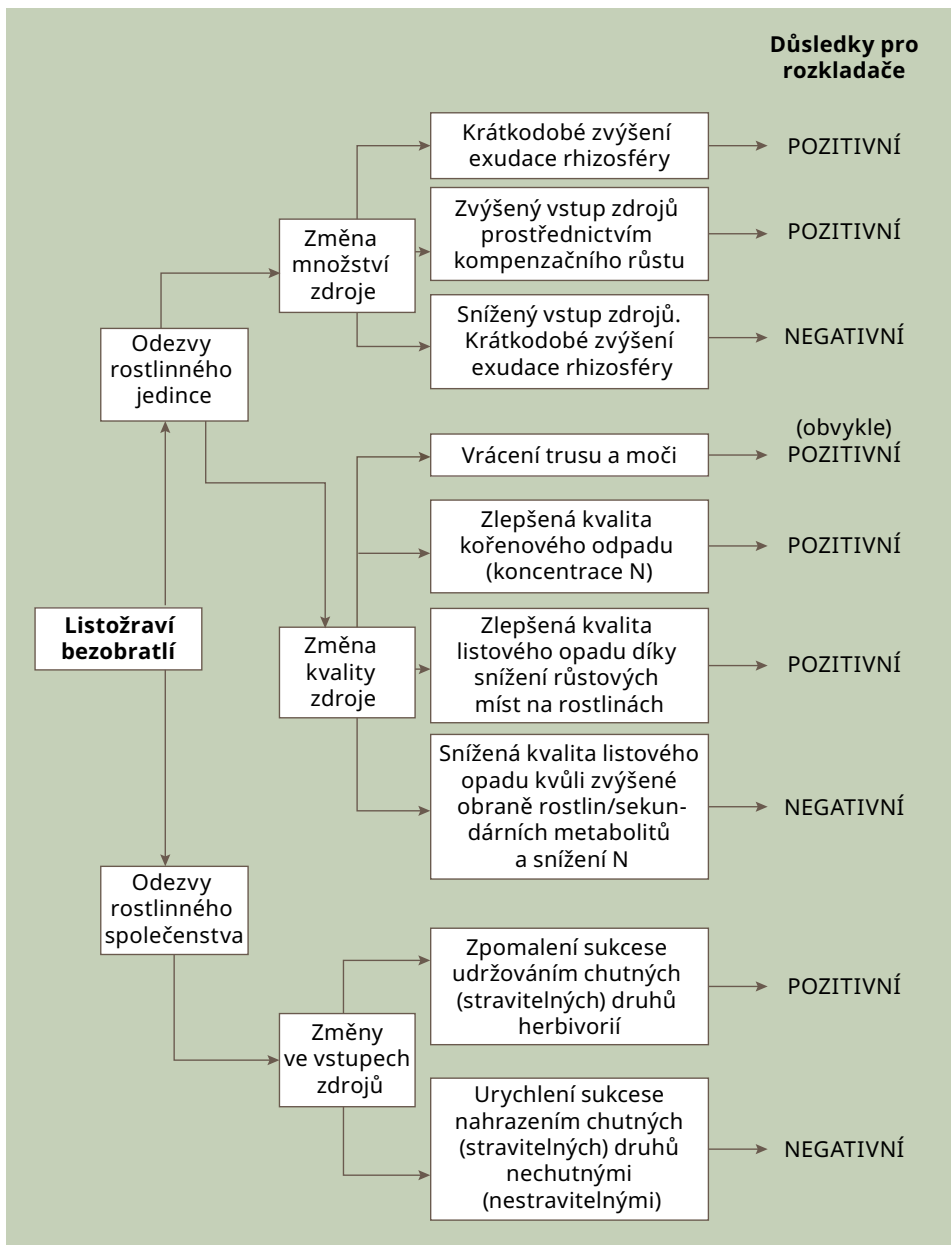
Většina primární produkce nakonec vstoupí do dekompozičního (rozkladného) potravního řetězce, v němž jsou bezobratlí živočichové hlavními konzumenty detritu (rozkládající se odumřelé organické hmoty). Detritus je rozmělnován detritovými bezobratlými na jemné částice, které jsou následně snadno využitelné pro členy půdního mikrobiomu (viz kap. 4.1 a 5.2). Někteří zástupci bezobratlých dokonce s mikroorganismy žijí v přímé symbióze a vytvářejí funkční jednotku nazývanou **ekosystémový holobiont** (box 3). Detritivori rovněž produkují exkrementy, jež zvyšují kvalitu detritových živin. Bezobratlí se také podílejí na rozptylování houbových a bakteriálních propagul (částí organismu, sloužících k jeho šíření) v celém profilu rostlinného opadu, čímž významně podporují dekompozici (protože mikroorganismy a houby jsou významnými rozkladači). Dekompozice zprostředkovaná bezobratlými také podporuje sekundární produkci a zvyšuje tvorbu půdních sedimentů, čímž je udržována struktura a funkce lesního ekosystému v potravních sítích založených na detritu. Bezobratlými zprostředkovaný vliv heterogenity detritu na dekompozici a *top-down* efekt diverzity bezobratlých na dekompozici jsou silnější než *bottom-up* efekt diverzity detritu. Herbivorní bezobratlí mohou zvyšovat nebo snižovat rozklad (dekompozici) a uvolňování živin z opadu v závislosti na kvalitě a obsahu živin preferovaného (konzumovaného) druhu rostliny (Prather et al., 2013; obr. 4.2.6) a naopak půdní bezobratlí v roli rozkladačů mohou významně ovlivňovat životní pochody rostlin, jako je růst a přežívání (Griffiths et al., 2021; obr. 4.2.7).

Význam bezobratlých v procesu rozkladu organické hmoty lze kvantitativně demonstrovat na rozkladu mrtvého dřeva hmyzem. Rychlost dekompozice mrtvého dřeva je silně závislá na klimatu, resp. na teplotě a množství srážek (srovnej s kap. 2.2 a 2.3), přičemž nejrychlejší je v tropických a subtropických biomech (cca 28 % množství mrtvého dřeva za rok za všechny skupiny rozkladačů) a výrazně nižší v temperátních (6,3 %) a boreálních (3,3 %) biomech. Čistý podíl hmyzu na dekompozici mrtvého dřeva pak činí 3,9 % v tropech/subtropech, 0,9 % v temperátní zóně, a v boreální zóně je to dokonce -0,1 % (tj. kdyby se do dekompozice mrtvého dřeva v boreálu nezapojovali i jiní rozkladači, docházelo by pouze k jeho hromadění). Mrtvé dřevo je však i významným zásobníkem uhlíku, v němž je globálně uloženo 73 ± 6 Pg uhlíku (petagram = 10^{15} g), což je asi 8 % zásob uhlíku v lesích a 8,5 % atmosférického uhlíku. Odhaduje se, že globálně se ročně z mrtvého dřeva uvolní $10,9 \pm 3,2$ Pg C a významně přispívá ke globálnímu cyklu uhlíku. Nejvyšší množství uhlíku se uvolní v tropech (10,2 Pg C ročně). Přestože je v temperátní a boreální zóně dohromady 35 % z celkového množství globálně uloženého uhlíku v mrtvém dřevě, uvolní se zde jen zhruba 0,44 Pg uhlíku,

resp. 0,28 Pg uhlíku, za rok, což je mírně pod 7 % z celkového množství uhlíku uvolněného z mrtvého dřeva. Je to dáno odlišným (chladnějším) klimatem a odlišnou strukturou rozkladačů. Čistý podíl hmyzu (globálně) v dekompozici mrtvého dřeva je však $3,2 \pm 0,9$ Pg uhlíku za rok a odpovídá 29 % z celkového množství uhlíku uvolněného z mrtvého dřeva (Seibold et al., 2021). Naopak pokud jde např. o organickou hmotu v podobě opadu, zůstávají informace o množství opadu zkonzumovaného půdními bezobratlými víceméně neznámé. Z recentní studie (Heděnc et al., 2022), která se pokusila kvantifikovat tato množství napříč biomy, však vyplývá, že v temperátních a boreálních lesích zkonzumují bezobratlí přibližně 79 %, respektive 25 % opadu.



Obr. 4.2.7 Trofické účinky dekompozice mrtvého organického materiálu způsobené jeho příjmem a enzymatickým rozkladem (plné čáry: 2) a netrofické účinky pohybu půdních bezobratlých a stavby hnízd (přerušované čáry: 3), ukazující důsledky pro vlastnosti půdy a doprovodné důsledky pro rostliny. Tečkovaná čára (1) ukazuje důsledky, které může mít přítomnost bezobratlých na rostliny (zde však důkazy o kauzálních mechanismech prostřednictvím změn v půdním prostředí často chybějí). (Upraveno podle: Griffiths et al., 2021.)



Obr. 4.2.6 Mechanismy, jimiž listožraví bezobratlí mohou ovlivnit půdní rozkladače, a to jak pozitivně, tak negativně. (Upraveno podle: Weiser a Siemann 2004.)

Box 3: KONCEPT EKOSYSTÉMOVÝCH HOLOBIONTŮ

Obecně akceptovaná představa mikroorganismů jako klíčových hráčů v ekologických interakcích a v procesu koloběhu živin, a to jak volně žijících mikroorganismů, tak těch v symbióze s jinými organismy, vedla na začátku 90. let k představení konceptu tzv. **holobiontů**, vyjadřujících funkční ekologickou jednotku – jednoduché spojení mnohobuněčného organismu (hostitele) a jeho mikroorganismu (symbionta) (např. Biggs et al., 2022). Protože tyto symbiotické jednotky mají zásadní význam pro koloběh živin a jsou důležitými hráči v rozkladu špatně rozložitelných organických látek (např. lignin a celulóza), a jedná se tedy o funkční jednotky charakterizované prováděním klíčových ekosystémových procesů (dekompozice, koloběh živin), byl v roce 2021 představen koncept tzv. **ekosystémových holobiontů** (Schapheer et al., 2021).

Z bezobratlých živočichů řadíme mezi ekosystémové holobionty některé zástupce stejnonožců (Isopoda), mnohonožek (Diplopoda), chvostoskoků (Collembola) a hmyzu – např. šváby (Blattodea), červce (Hemiptera), brouky (Coleoptera – čeledi Scarabaeidae, Passalidae, Lucanidae, Cerambycidae, Curculionidae), mravence (Hymenoptera) či termity (Isoptera).

Příkladem ekosystémových holobiontů z oblasti středoevropských lesů jsou:

- svinka obecná (*Armadillidium vulgare*, Isopoda) – hojný a široce rozšířený druh, podílí se na dekompozici organického materiálu, kdy za pomoci endosymbiotických bakterií rozkládá celulózu;
- chvostoskok (*Folsomia candida*, Collembola) – hojný, v lesích běžně se vyskytující druh, který se podílí na dekompozici organického materiálu s pomocí endosymbiotických bakterií, žijících v trávicím traktu, rozkládají polysacharidy;
- chroust maďalový (*Melolontha hippocastani*, Coleoptera) – široce rozšířený druh, podílejší se na rozkladu organické hmoty, kdy s pomocí endosymbiotických bakterií v trávicím traktu rozkládá hemicelulózu, a mimo to se podílí také na koloběhu dusíku (podobně jako např. cikády – viz níže [podkapitola „Koloběh živin“](#));
- kůrovcovití brouci (Curculionidae, Scolytinae) – tito brouci žijí v symbiotickém vztahu s vláknitými houbami a kvasinkami, nejčastěji s vrčekovými houbami (*Ascomycetes*) rodů *Ophthalmoma*, *Ceratocystiopsis*, *Grosmannia* a *Ceratocystis*, a výsledný holobiont je důležitý pro biodegradaci, tj. rozklad odolného rostlinného materiálu, jako je celulóza a lignin.

Koloběh živin – O + P

Stručný popis služby: Pohyb živin mezi ekosystémy a v rámci ekosystémů.

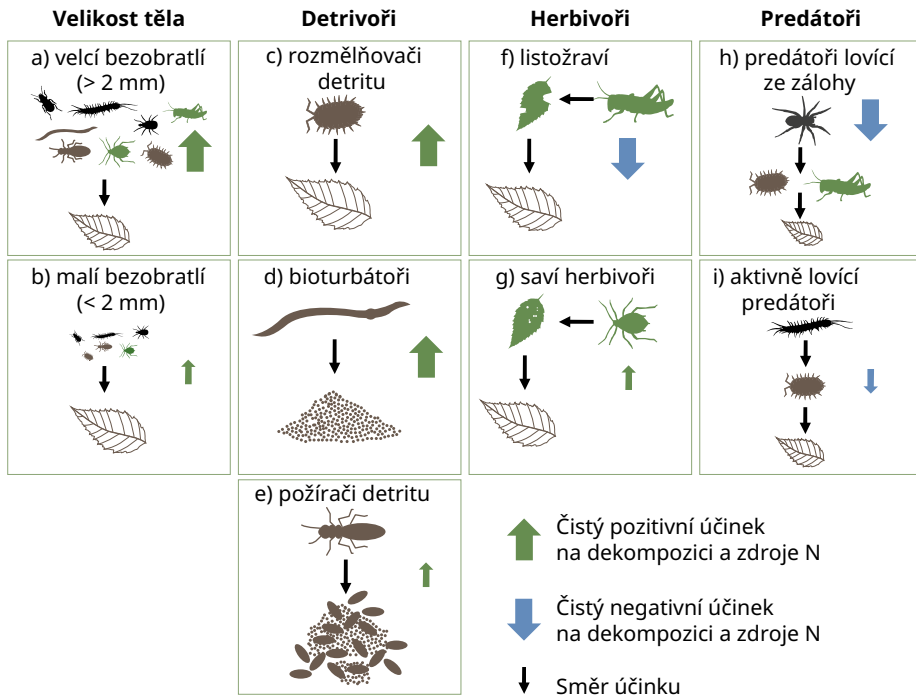
Bezobratlí mohou přerozdělovat a měnit dostupnost živin **v rámci ekosystému** jednak prostřednictvím konzumace rostlin a detritu a následného vylučování (exkrementů), jednak fyzickým pohybem materiálů a rozrušováním sedimentů prostřednictvím tzv. bioturbace a bioeroze (viz [podkapitola „Formování a modifikace stanovišť“](#); obr. 4.2.8).

Selektivní konzumace vegetace, opadu a jemné organické hmoty může změnit složení producentů a množství a kvalitu jemné organické hmoty (zahrnuje neustále se rozkládající zbytky rostlinného původu a exkrementy herbivorů do velikosti 2 mm a detritus z činnosti mikroorganismů o velikosti 2 mm – 54 μm). To naopak může zvýšit nebo snížit rychlost rozkladu (dekompozice) a dostupnost živin v ekosystému. Bezobratlí konzumenti přeměňují organickou hmotu v exkrementy, jejichž kvalita a vnitřní poréznost (pórovitost) může stimulovat nebo snižovat rychlost přeměny živin. Kupříkladu polokřídlí (Hemiptera – řád hmyzu, jenž zahrnuje plošnice, křísy a mšicosavé zástupce) živící se floémem (systémem pletiv, rozvádějícím v rostlinách organické živiny – produkty fotosyntézy) mohou také stimulovat půdní a mikrobiální procesy produkci medovice. Pokud je však medovice vylučována na živých listech, může poskytovat živiny pro kolonizaci listovými patogeny, čímž se snižuje schopnost listů získávat energii, a v konečném důsledku se tak snižuje míra primární produkce (Prather et al. 2013).

Kromě přímého efektu (přeměna organické hmoty v exkrementy) mohou mít žížaly nepřímý vliv na koloběh živin stimulací mikroorganismů. Zejména endogeické geofágní (tj. půdu pohlcující) žížaly podporují mineralizaci uhlíku a dusíku v půdě, s největší pravděpodobností prostřednictvím „priming efektu“ (viz kap. 4.1 a 5.2), ovlivňujícího rychlost rozkladu organické půdní hmoty. Předpokládá se, že tento pozitivní „priming efekt“ podporuje recyklaci živin, zejména organického dusíku a fosforu, v organické půdní hmotě. Žížaly jsou totiž považovány za klíčové ekologické mediátory, kteří mají schopnost ovlivňovat funkce půdy a mikrobiální aktivity tím, že produkují energeticky bohatý sliz, který aktivuje mikroorganismy prostřednictvím „priming efektu“ a signálních molekul, jež mají účinky podobné hormonům a ovlivňují expresi rostlinných genů (tj. vyvolávají růstovou reakci rostlin). Vzájemná interakce žížal a půdní mikrobioty byla nazvána „paradoxem Šípkové Růženky“ (*Sleeping Beauty Paradox*), kde jsou „spící“ půdní mikroorganismy, čekající na vhodné podmínky prostředí, aktivovány „polibkem“ žížaly, vytvořeným ze snadno asimilovatelných glykoproteinů přítomných v drilosféře (bezprostředním okolí žížalích chodeb) ve formě střevního nebo kožního hlenu (Medina-Sauza et al., 2019).

Bezobratlí ovlivňují také prostorovou distribuci živin **mezi ekosystémy**. Během hromadného líhnutí nebo jejich přemnožení (v případě škůdců) dochází k přerozdělení živin z jednoho systému do druhého. Například herbivorní bezobratlí při přemnožení způsobují defoliaci velkého rozsahu (ve středoevropských podmínkách např. pídalka podzimní *Operophtera brumata* / tmavoskvrnác zhoubný *Eranis defoliaria*), přičemž přenášejí živiny (díky exkrementům) z korunového patra na povrch opadu, a následně tak zvyšují export iontů do vodních toků, a naopak při líhnutí vod-

ního hmyzu se přesouvají živiny ze sladkovodních do suchozemských systémů (le Melec et al., 2011, Prather et al., 2013). Dalším příkladem mohou být masová cyklická líhnutí cikád, při nichž dochází k velkým tokům dusíku z půdy do rostlin a opadu. Mrtvá těla dospělých cikád (až několik milionů jedinců na hektar) představují důležitý zdroj živin (zejména dusíku) a energie, stimulující mikrobiální aktivity ovlivňující epigeické členovce a zvyšující živiny dostupné pro rostliny. Důsledkem tohoto jevu je i zvýšená produkce biomasy bylin a semenáčů stromů (Setälä et al., 2022).



Obr. 4.2.8 Předpokládané účinky vlastností (*functional traits* – viz [kap. 4.2.5](#)) bezobratlých na suchozemský koloběh živin: (a) velcí bezobratlí (> 2 mm), (b) malí bezobratlí (< 2 mm), (c) „rozmělnovači“ detritu, (d) bioturbátoři, (e) „požírači“ detritu, (f) listožraví herbivoři, (g) saví herbivoři, (h) predátoři lovící ze zálohy a (i) aktivně lovící predátoři. Směr šipek ukazuje předpokládaný čistý účinek na koloběh živin, přičemž zelené a modré šipky představují rychlejší, resp. pomalejší koloběh živin. Velikost těchto šipek označuje odhadovanou velikost účinků bezobratlých. Malé černé šipky ukazují směr dopadů vlastností bezobratlých. (Upraveno podle: McCary a Schmitz, 2021.)

Hydrologické toky - O

Stručný popis služby: Pohyb vody mezi a v rámci ekosystémů.

Bezobratlí živočichové ovlivňují pohyb vody v rámci ekosystému (i) nebo mezi ekosystémy (ii).

(i) Detrivorní bezobratlí v rámci ekosystémů snižují množství opadu a půdní bezobratlí vytvářející chodbičky (např. žížaly) zvyšují půdní pórovitost. Oboje zvyšuje rychlost infiltrace. Bezobratlí s pevnými exkrementy půdní pórovitost a rychlost infiltrace naopak snižují. Herbivorní bezobratlí poškozováním rostlinných tkání zvyšují ztrátu vody rostlinami a díky sníženému korunovému zápoji umožňují, aby na půdní povrch dopadlo více srážek.

(ii) Bezobratlí rovněž mohou pozměnit tok vody mezi ekosystémy. Známý je příklad ze severoamerického jihozápadu, kde kořeny invazního druhu tamaryšku (*Tamarix sp.*) pronikají do povrchové a podpovrchové vody, snižují proudění povrchové vody a hladinu podzemní vody. Suchozemský hmyz schopný biokontroly může těmto hydrologickým změnám čelit snížením početnosti tamaryšku, čímž dojde k obnově hladiny podzemní vody a rychlosti proudění (Prather et al., 2013).

Formování (vytváření) a modifikace stanovišť - P

Stručný popis služby: Přeměna fyzického okolí a/nebo změna toku zdrojů.

Celá řada bezobratlých živočichů patří mezi tzv. ekosystémové inženýry (viz výše [podkapitola „Ekosystémové inženýrství“](#)), tj. organismy, jejichž přítomnost nebo aktivita pozměňuje okolní prostředí nebo mění tok zdrojů, a tím modifikují nebo vytvářejí stanoviště, která obývají, a ovlivňují asociované druhy. Rozsah těchto změn může být od lokálních až po velké modifikace stanovišť na úrovni krajiny. Tyto změny pomáhají udržet biodiverzitu, biogeochemické koloběhy a toky živin a fyzické prostředí stanovišť. Klasickým příkladem z nelesního prostředí může být činnost korálů vytvářejících trojrozměrné útvary – útesy –, které slouží jako stanoviště pro většinu druhů pobřežních ryb a zároveň chrání pobřežní společenstva před oceánskými proudy. V suchozemských ekosystémech, včetně těch lesních, hnízdí struktury postavené mravenci, termity a žížalami podporují tvorbu půdy, pozměňují rychlost dekompozice a nepřímo podporují biogeochemické cykly. Ne vždy je však vliv bezobratlých pozitivní a modifikace stanovišť může někdy vést až k poškození ekosystému. Příkladem může být činnost několika druhů kůrovců, které zvyšují úmrtnost stromů, a tím mění fyzické vlastnosti lesů mírného pásma (což má zároveň negativní dopad na lesnický průmysl) (Prather et al., 2013).

i) Bioturbace - P

Stručný popis služby: Promíchávání a přerozdělování částic půdy.

Bioturbací se rozumí jakékoli porušení půdního profilu činností živých organismů (z bezobratlých jsou to žížaly, termity a mravenci), a to jejich chodbičkami, zavrtáváním se, hrabáním a dále také tvorbou povrchových hromádek, produkcí půdy ze zvětralé horniny, transportem materiálu z horních vrstev půdy do nižších a vnořováním předmětů do půdy. Při této činnosti dochází k promíchávání a přerozdělování půdních částic, a tak jsou přímo ovlivňovány vlastnosti půdy, její struktura (pórovitost) a složení (obsah uhlíku a jiných živin v půdě) (Burešová, 2013, Prather et al., 2013). Uvádí se, že v globálním měřítku takto mohou žížaly zpracovat 15 kilogramů půdy na 1 m²/rok a mravenci zhruba 5 kilogramů půdy na 1 m²/rok. Mravenci však mají větší geografické rozšíření a dokážou přesouvat větší množství půdy než jaká-

koliv jiná skupina živočichů. Ve vlhkých tropických a temperátních ekosystémech jsou takto schopni zpracovat až 10 tun půdy na ha/rok (Beattie a Hughes, 2002).

Bezobratlí bioturbátoři mohou úpravou (modulací) toku vody v půdě nepřímo pozitivně i negativně ovlivnit primární produkci a ovlivnit hydrologii a toky živin a plynů. Navíc mohou mít vliv i na rychlost cyklů mikroživin a makroživin. Pozměňováním různých vlastností půdy vytvářejí bezobratlí komplexní stanoviště a ovlivňují složení společenstev.

ii) Bioeroze – P

Stručný popis služby: Biologické rozrušování hornin.

Bioeroze je biologický proces, při kterém živočichové, rostliny a mikroorganismy rozrušují pevné horniny mechanickou abrazí (např. vrtáním a rytím). Mezi bioerozní projevy patří například vrtavá činnost hmyzu v pískovcích (Mikuláš a Cílek, 2008, Prather et al., 2013). V lesních ekosystémech temperátní zóny není bioeroze bezobratlými živočichy významná. Více k tématu bioeroze viz Davidson et al. (2018).

II. PRODUKČNÍ SLUŽBY

Produkty z lesních ekosystémů jsou výsledkem jejich produkčních služeb. Lidé používají produkty bezobratlých pro potraviny, oděvy, léčbu či stavební materiály. Bezobratlí mohou nepřímo ovlivňovat produkci mnoha dalších produktů, a to jak pozitivně, tak negativně (Prather et al., 2013).

Přírodní produkty – O + P

Stručný popis služby: Produkty získané z lesních ekosystémů.

(i) Potrava

Lesní bezobratlí, zejména hmyz s vysokým obsahem proteinů a kalorií, jsou v řadě zemí světa významnou součástí lidské stravy. Kromě hmyzu jsou oblíbenou delikatesou i jiné skupiny bezobratlých, např. sklípkaní. V podmínkách lesů střední Evropy se konzumace bezobratlých neuplatňuje, nicméně člověk využívá produkty vytvořené bezobratlými, jako je např. med.

(ii) Domácí potřeby

Těla nebo části těl či produkty lesních bezobratlých se v některých částech světa využívají ke zdobením či úpravě různých výrobků. Např. šelak, výměšek některých druhů červců (Hemiptera: Sternorrhyncha) skupiny drobného hmyzu, se zpracovává a používá jako barvivo v kosmetice, potravinářská poleva či jako povrchová úprava dřeva. Nicméně podobně jako v předchozím případě se v oblasti střední Evropy již s podobným využitím lesních bezobratlých spíše nesetkáme.

(iii) Biochemické a farmaceutické produkty

Někteří zástupci lesních bezobratlých obsahují nebo vylučují látky, které jsou člověkem využívány např. ve farmaceutickém průmyslu. Asi nejznámější je využití včelího medu k medicínským účelům.

(iv) Genetické zdroje

Lidé využívají genetické zdroje, dědičný materiál druhů, k identifikaci a udržování ekologicky důležitých kmenů organismů.

III. REGULAČNÍ SLUŽBY

Regulačním službami rozumíme ty, jež regulují ekosystémové procesy nebo zachovávají strukturu ekosystémů.

Stabilita potravních sítí – O + P

Stručný popis služby: Snižování výkyvů ve složení společenstev nebo v síle mezidruhových interakcí.

Vysoká druhová diverzita a biomasa bezobratlých živočichů pomáhá redukovat (omezovat) výkyvy ve složení společenstev a vztazích v rámci potravních sítí. Zvýšená druhová bohatost může vytvářet dostatečnou funkční redundanci k vyrovnání narušování potravních sítí. Dokonce i v jednoduchých potravních sítích může přidání bezobratlých konzumentů dramaticky změnit vztahy mezi biologickou rozmanitostí a rychlostí ekosystémových procesů (jako je produktivita) nebo mezi biodiverzitou a stabilitou společenstva. Případy (pozitivního) vlivu bezobratlých na stabilitu společenstev jsou běžné, avšak sami bezobratlí mohou být důvodem destabilizace potravních sítí, zejména v případě invazních zástupců bezobratlých. I v případě, že je invaze relativně mírná (neškodná), může invazní druh usnadnit invazi jiných druhů, a tím urychlit změny v biodiverzitě a struktuře společenstva (Prather et al., 2013).

Udržení stability potravních sítí může mít podobu *top-down (i)* nebo *bottom-up (ii)* vlivu (efektu).

(i) Zástupci bezobratlých predátorů a parazitů regulují populace kořisti, a tak nepřímo ovlivňují služby poskytované těmito druhy. Parazitismus navíc patří mezi nejrozšířenější (mezidruhové) trofické interakce a zvyšuje konektivitu (provázanost) v rámci potravních sítí, čímž zvyšuje jejich stabilitu. Nicméně vliv parazitů na regulační mechanismy v ekosystému je doposud poměrně přehlížen.

(ii) Řada druhů bezobratlých, jež slouží jako kořist, naopak poskytuje konzumentům (predátorům, parazitům) důležité zdroje a propojují suchozemské (a vodní) potravní sítě. Tyto zdroje přímo i nepřímo ovlivňují strukturu potravních sítí tím, že podstatně regulují množství energie dostupné predátorům, jejich početnost, růst a chování. Bezobratlí navíc ovlivňují dostupnost zdrojů i pro jiné konzumenty, například změnou charakteristik detritu v dekompozičních řetězcích (viz výše [podkapitola „Koloběh živin“](#)).

Regulace nemocí – O + P

Stručný popis služby: Šíření chorob způsobených bezobratlými nebo šíření bezobratlými přenašeči.

Bezobratlí živočichové jsou hostiteli nezměrného množství parazitů a patogenů. Naopak parazitoidé a bezobratlí predátoré regulují celou řadu parazitů a přenašečů nemocí. Protože dosud neznáme přesný počet druhů bezobratlých, neznáme ani počet patogenů a parazitů, kteří využívají bezobratlé jako své hostitele. V každém případě jsou však patogeny a paraziti důležitou součástí lesních ekosystémů, regulující populace hostitelů a druhové interakce.

Velký počet bezobratlých kontroluje bezobratlé zástupce přenašečů nemocí. Takovým příkladem přenašečů ze střeoevropských lesů jsou klíšťata, přenašeči lymeské boreliózy. Ta jsou kořistí mnoha bezobratlých, jako jsou hlístice, pavouci,

dravé ploštice a mravenci. Kromě toho je řada přirozených (bezobratlých) nepřátel přenašečů nemocí využívána k jejich biologické kontrole (Gerber a Schaffner, 2016).

Kontrola škodlivých a invazních druhů – P

Stručný popis služby: Využití živých organismů k potlačení škůdců a redukování škod jimi způsobených.

Některé druhy bezobratlých se využívají k tzv. biologické kontrole, kdy tyto bezobratlí redukují (potlačují) početnost populací škůdců, a tím snižují škody, které tyto škůdci způsobují. Ke kontrole dochází prostřednictvím parazitismu, přímé predace, přenosu bakterií nebo toxinů. Biokontrola může být narušena intraguildovou predací (viz [kap. 3.1](#)) (Gerber a Schaffner, 2016).

IV. KULTURNÍ SLUŽBY

Kulturní služby jsou nehmotné výhody získané z ekosystémů. Bezobratlí poskytují mnoho těchto výhod, protože jsou v některých kulturách duchovně a esteticky ceněni. Ve střeoevropských podmínkách se však setkáme spíše s opačným jevem, kdy bezobratlí člověku využívání těchto, zejména rekreačních, služeb naopak ztěžují.

Rekreační služby – O + P

Stručný popis služby: Příležitost pro rekreační aktivity.

Člověk využívá lesy mimo jiné k rekreačním aktivitám. Uskutečňování těchto aktivit může být ovlivněno (narušeno) nevídanou společností komárů, včel, vos, klíšťat, pavouků či mravenců. Naopak ale třeba pozorování hmyzu může být přirozenou součástí pro, v dnešní době populární, ekoturistiku.

4.2.3 Reagují bezobratlí živočichové na klimatickou změnu?

Na základě předchozího textu předběžně můžeme na tuto otázku odpovědět kladně. Jak totiž prokázala celá řada studií, suchozemští a vodní bezobratlí živočichové jsou na změnu klimatu vysoce citliví (Prather et al., 2013). Vliv klimatické změny je patrný ve všech úrovních ekologické hierarchie – na úrovni jednotlivce (např. tolerance k teplu, vlhkosti), populace (např. hustoty, rozšíření) a společenstva (např. druhového složení, mezidruhové interakce). Všechno toto pak ve svém důsledku může mít zásadní dopad na vliv bezobratlých na ekosystémový servis lesních ekosystémů (Harvey et al., 2022).

Bezobratlí ovšem nejsou změnami klimatu pouze ovlivňováni, nýbrž sami mohou vliv změny klimatu na ekosystémy zmírňovat či zvyšovat (Johnson & Jones, 2017).

Obecné mechanismy působení klimatické změny na bezobratlé

Zjednodušeně řečeno mohou predikované změny klimatu ovlivňovat sucho-

zemské bezobratlé dvěma způsoby: **(i) přímo**, a to působením na jejich fyziologii, činnost nebo chování, a **(ii) nepřímo**, totiž skrze změny stanoviště (ekosystému), které obývají, zdroje, jež využívají, a organismy, se kterými interagují.

(i) Například půdní bezobratlí, kteří přispívají k rozkladu organické hmoty a produktivitě nadzemní části ekosystému, reagují na změny **(a)** teploty vzduchu a půdy a **(b)** půdní vlhkosti a na dobu a hloubku rozmrzání půdy.

(a) Jakožto ektotermní živočichové jsou bezobratlí přímo a výrazně závislí na okolní teplotě. Zvýšená teplota obecně zrychluje fyziologické a vývojové procesy bezobratlých až do okamžiku (bodu), kdy se další zvyšování stává škodlivým. Za předpokladu, že jiné (např. potravní) zdroje se neomezují, povede zrychlený vývoj pravděpodobně k početnějším populacím bezobratlých a zřejmě i ke zvýšenému počtu generací za rok. To je nejvíce patrné na expanzivních druzích bezobratlých, které se přesouvají/posouvají do (vlivem změn klimatu) teplejších oblastí.

(b) Přímý dopad na bezobratlé mají rovněž změny v intenzitě srážek. Intenzivní srážky mohou bezobratlým fyzicky způsobovat škody narušením letu, snížením účinnosti hledání potravy a prodloužením doby migrace (někteří bezobratlí, jako jsou komáři, jsou však na silných srážkách závislí). Naopak sucho může vést k vysychání bezobratlých živočichů, zejména u zástupců s měkkým tělem, ačkoli mnozí mají ke snížené vlhkosti vyvinuty fyziologické a behaviorální adaptace. Srážky mají jednoznačně větší dopady na suchozemské než na akvatické ekosystémy. Přímý dopad atmosférických změn na bezobratlé živočichy je však obecně považován za zanedbatelný.

(ii) Nepřímý vliv změny klimatu na bezobratlé se liší mezi různými taxony (skupinami) bezobratlých a může být pozitivní i negativní.

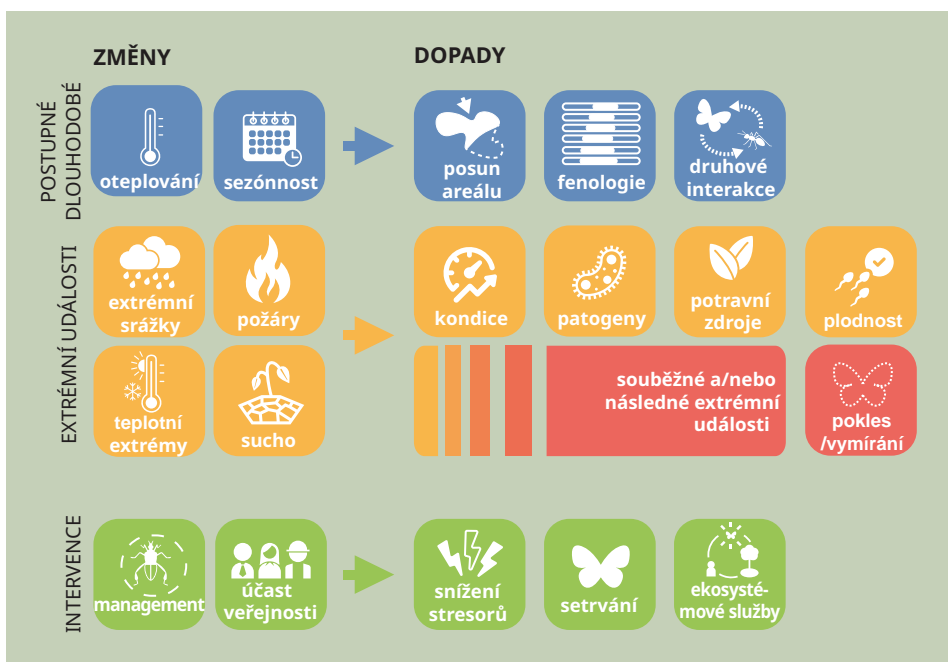
(a) Například změny v prostorové komplexnosti stanovišť mohou ovlivnit chování dravých bezobratlých při hledání potravy, a regulovat tak populace kořisti i vlastních predátorů. Ke zvýšení strukturální komplexnosti stanovišť prostřednictvím změn v rostlinné architektuře často dochází při zvýšených koncentracích CO_2 .

(b) Každý bezobratlý využívá určité zdroje prostředí. Pokud se nabídka nebo vlastnosti těchto zdrojů promění vlivem změny klimatu, pravděpodobně tím budou ovlivněni i bezobratlí. Kupříkladu zvýšení CO_2 v atmosféře může u mnoha rostlin ovlivnit poměr C : N a následně tak pozměnit kvalitu potravy (nutriční hodnotu) herbivorů a detritivorů. Změny v kvalitě rostlinné organické hmoty, způsobené klimatickou změnou, pak mohou vést ke změnám růstu, přežívání a/nebo rychlosti příjmu potravy u býložravých a rozkládajících bezobratlých živočichů. Navíc změny v jejich činnosti změní i jejich kvalitu jako potravního zdroje pro jejich přirozené nepřátele, kteří se jimi živí nebo na nich parazitují. Proměny vlastností zdroje, jako jsou např. kvalita či množství rostlinné biomasy, mohou ovlivnit schopnost bezobratlých, asociovaných s rostlinami, nalézt vhodné (potravní) zdroje, což může následně ovlivnit vlastnosti či velikost populací jednotlivých druhů bezobratlých a jejich chování.

(c) Tam, kde jsou populace bezobratlých ovlivňovány interakcemi s jinými organismy (např. mutualismus, konkurence nebo predace), má změna klimatu schopnost nepřímo ovlivnit bezobratlé, pokud má přímý dopad na interagující organismus. **1)** Například změny teploty a srážek mohou vést k asynchronii životních cyklů predátorů a kořisti, v důsledku čehož může dojít ke snížení *top-down* kontroly druhu kořisti;

2) řada rostlin se brání svým nepřítelům (herbivorům) nepřímo vylučováním těkavých organických sloučenin, které lákají jejich přirozené nepřátele (predátory, parazitoidy), u rostlin rostoucích ve zvýšených koncentracích CO₂ mohou nastat změny v emisích těchto látek, což u parazitoidů může snižovat účinnost hledání potravy (škůdců rostlin); **3)** dalším nepřímým vlivem globální změny klimatu na bezobratlé, zejména pokud jde o časový nesoulad, jsou změny ve fenologii a areálu rozšíření bezobratlých ve vztahu ke zdrojům, které využívají, nebo k organismům, s nimiž interagují (např. k přirozeným nepřítelům).

Kromě přímého a nepřímého vlivu změn klimatu na bezobratlé živočichy můžeme tyto dopady rozdělit do dvou základních kategorií na **(i) postupné dlouhodobé změny**, zahrnující oteplování a sezónnost (tj. pravidelné a periodické změny podmínek v ročním časovém horizontu) a mající vliv na posun areálů rozšíření organismů, na jejich fenologii (časový průběh životních projevů) a na mezidruhové interakce, a na **(ii) extrémní události**, zahrnující teplotní a srážkové extrémy, požáry a sucha, které ovlivňují kondici a plodnost organismů, odolnost vůči patogenům a jejich potravní zdroje. Ke zmírnění dopadů těchto změn např. na ekosystémové služby je zapotřebí vhodných managementových (a politických) přístupů a účast veřejnosti (obr. 4.2.9) (Harvey et al., 2022).



Obr. 4.2.9 Postupné dlouhodobé změny a extrémní události, jejichž frekvence a závažnost bude narůstat. Intervence zahrnují formální zmírnění změn prostřednictvím managementových a politických postupů a účasti veřejnosti, které následně různými způsoby pomáhají snižovat dopady změn klimatu. (Upraveno podle: Harvey et al., 2022.)

4.2.4 Ovlivňuje lesní hospodaření bezobratlé?

Již díky prosté úvaze, že lesnické hospodaření v sobě zahrnuje soubor činností, jako například těžbu a odvoz dřeva, jež mohou výrazně ovlivňovat strukturu porostů a měnit jejich environmentální podmínky (např. mikroklimatické – změnou světelných a vlhkostních podmínek, proudění větru, teploty), si můžeme odpovědět, že lesní management může mít ve svém důsledku negativní i pozitivní, přímý i nepřímý dopad i na společenstva bezobratlých (např. Hartsthorn, 2021). Ponechme nyní stranou prostý fakt, že již samotný hospodářský tvar lesa vysokého, jako preferovaný tvar lesa, má například z hlediska biodiverzity lesních organismů nížinných lesů mimořádně negativní dopad na světlomilné a saproxylické druhy organismů, jež prosperují v tradičních tvarech lesa – v nízkém a středním lese (viz např. Konvička et al., 2006), které jsou v České republice v současnosti zastoupeny v desetinách procent rozlohy lesů.

Na několika příkladech si ukážeme, jak konkrétní typ lesního managementu pozitivně i negativně ovlivňuje společenstva bezobratlých, a to, jak na lokální, tak i na krajinné úrovni, a nakonec se seznámíme s nejnovějšími návrhy na udržitelné hospodaření, podporující druhovou diverzitu bezobratlých v lesních ekosystémech.

Opylovači

Disturbance malého rozsahu mohou mít pozitivní dopady na opylovače zvýšením heterogenity stanovišť. Na druhé straně však silně (velkoplošně) narušená stanoviště mohou mít na společenstva opylovačů dopad negativní z důvodu homogenizace stanovišť. Těžba stromů ovlivňuje charakteristické vlastnosti lesních porostů, jako je struktura, druhové složení (rostliny a živočichové), dynamika půdy, hydrologie a dostupnost světla, a to vše může v důsledku ovlivnit druhové složení a diverzitu opylovačů a sítě vztahů rostlina–opylovač (Krishnan et al., 2020). V národním parku Černý les v Německu byl v 80–90letých porostech smrku zkoumán vliv lesního managementu (výběrné těžby) na opylování a plodnost borůvek. Cíleným proředěním porostu (zde vyvrácením stromů a jejich ponecháním na místě a pastvou) za vytvoření drobných plošek simulujících přirozené disturbance bylo dosaženo vyšší heterogenity prostředí (otevření porostu, ponechané mrtvé dřevo). Do vzniklých porostních mezer pronikalo více světla, zvýšila se abundance květů borůvek (obecně má otevření zápoje formou porostních mezer pozitivní dopad na početnost druhů rostlin bohatých na nektar), a tím se zvýšila i potravní nabídka pro opylovače, v důsledku čehož vzrostla i jejich početnost. Studie naznačila, že hospodářské postupy, jako je selektivní těžba, pro zvýšení heterogenity lesních (stromových) společenstev pravděpodobně mohou být přínosné pro opylovače a ve spojení s ponecháváním mrtvého dřeva i pro další lesní biodiverzitu (Eckerter et al., 2019). Jak například ukázala další studie z porostů borovice lesní (*Pinus sylvestris*) v boreálních lesích Finska, je environmentální heterogenita nejdůležitější proměnnou určující společenstva opylovačů. Obhospodařování lesů, které podporuje různé úrovně narušení (disturbancí), může podporovat rozmanitost stanovišť, a tedy i rozmanitost opylovačů v krajinném měřítku (Rodriguez a Kouki, 2015, 2017).

Bezobratlí listového opadu (opadanky)

Bezobratlí listového nebo též rostlinného opadu (tzv. opadanky či hrabanky, tj. nejsvrchnější vrstvy nadložního humusu označované písmenem L) jsou díky řadě ekosystémových služeb, které poskytují (např. jako predátoři či detritivoři) kritickou částí lesních ekosystémů. Jejich trofické aktivity stimulují růst bakterií a jejich trus vylepšuje vlastnosti půd. Řada z nich je využívána jako indikátory zdravotního stavu ekosystémů a lesních půd (např. Rainio a Niemelä, 2003, Langor a Spence, 2006). Některé skupiny, jako např. pavouci a brouci, jsou mimořádně citlivé na změny stanoviště, jež obývají, a zároveň jsou výrazně citlivější na přímé a nepřímé vlivy lesního hospodaření než jiné skupiny. Nepřímý vliv lesního managementu na bezobratlé listového opadu spočívá ve změně mikroklimatických podmínek – posměnění dostupnosti světla, teploty a vlhkosti. Těžební metody mající charakter velkých zásahů (disturbancí), jako např. holosečná těžba, vytvářejí velké množství okrajových stanovišť (tj. na krajích plochy/paseky vytvořené holosečí), jež mívají extrémnější mikroklima a vyznačují se nižší abundancí bezobratlých. Pro půdní povrch po holosečích jsou rovněž typické zvýšené teplotní extrémy a odstranění vstupů organického materiálu (opadu), což oboje negativně ovlivňuje bezobratlé listového opadu. Rovněž využívání těžké techniky, způsobující zhutnění půdy, vede ke snížení diverzity bezobratlých (Harsthorn, 2021). Nicméně i těžba může mít pozitivní efekt na bezobratlé listového opadu. Někdy totiž lze pozorovat vyšší abundanci a funkční diverzitu některých skupin bezobratlých (např. pavouků, mravenců) v blízkosti těžebních zbytků (silnější větví, klestu, kůry apod.), které jsou po těžbě ponechávány na místě (např. Castro a Wise, 2010, Grevé et al., 2018).

O dopadech lesního hospodaření na bezobratlé listového opadu máme k dispozici řadu údajů, ale jen velmi málo víme o tom, jak specifické činnosti (např. výběrná těžba, kotlíková těžba) ovlivňují jednotlivé skupiny bezobratlých nebo jejich interakce. Málo je také známo o tom, jak společenstva bezobratlých reagují na lesní těžbu v průběhu (delšího) časového horizontu nebo jaké jsou jejich reakce v porovnání s přírodními disturbancemi (Sterzyńska et al., 2020, Harsthorn, 2021).

Korunový zápoj a bezobratlí

Míra zapojení porostu a jeho vliv na společenstva bezobratlých, a to zejména epigeických zástupců (tj. pohybujících se po půdním povrchu), jsou poměrně dobře zdokumentovány u pasečného způsobu hospodaření, kde dochází spíše k větším zásahům do porostu (např. Purchart et al., 2013). Reakci bezobratlých na změny v zápoji menšího rozsahu a na následný hospodářský management se pokusili ukázat v Německu, kde byla ve smrkových porostech na 4 skupinách bezobratlých (saproxylických a střevlíkovitých broučích, epigeických pavoucích a sekáčích) sledována jejich odezva na změny korunového zápoje způsobené bouřkami (např. větrnými) za vzniku mikrostanovišť a vliv následné kalamitní těžby (to zahrnovalo variantu se zásahem – oddělení kmene a vrácení vyvráceného kořenového balu na původní místo a oddělení větví od kmene – i variantu bez zásahu – ponechání celého kmene, včetně větví a vyvráceného kořenového balu). Ukázalo se, že největší dopad na společenstva všech uvedených skupin bezobratlých měla vlastní změna zápoje porostu. Následná kalamitní těžba, v jejímž důsledku byla nově vzniklá stanoviště

modifikována, však již s výjimkou saproxylických brouků neměla na zbylé tři skupiny významný vliv. Výrazné rozdíly byly ovšem pozorovány ve společenstvech brouků na větvích oddělených od kmene a neoddělených od kmene (zde byla pozorována vyšší druhová diverzita) a bylo doporučeno ponechávat celé koruny smrků i s větvemi, aby toto mikrostanoviště bylo poskytnuto saproxylickým druhům brouků typickým pro přírodně narušovaná stanoviště (Thorn et al., 2016).

Biodiverzita bezobratlých na krajinné úrovni (gama diverzita)

Biodiverzita bezobratlých živočichů je lesnictvím v Evropě značně ovlivňována, přičemž odezva bezobratlých živočichů na změny prostředí způsobené lesnickým hospodařením může být různá v odlišných skupinách bezobratlých (Paillet et al., 2010). Všeobecně převažuje názor, že biodiverzitu lesních organismů (včetně bezobratlých) na úrovni krajiny (tj. gama diverzitu) lze udržet/podpořit, případně vylepšit, nepasečným (tj. výběrným) způsobem hospodaření. Recentní studie však toto nepotvrzují. Nolet et al. (2018) provedli rozsáhlou revizi světové literatury zaměřené na srovnání stejnověkových (*even-aged*) a nestejnověkových (*uneven-aged*) porostů, vzniklých díky různým způsobům pasečného a nepasečného hospodaření, a jejich vlivu na různé skupiny organismů, včetně bezobratlých. Zjištěním bylo, že ani jeden způsob hospodaření nelze na krajinné úrovni aplikovat samostatně, ale naopak je nutné tyto způsoby kombinovat, aby bylo dosaženo vyšší míry pozitivních dopadů, a zároveň dbát na ponechávání bezzásahových ploch pro ty organismy, které jsou negativně ovlivněny oběma způsoby hospodaření. Jiná studie ze středoevropských bukových lesů (Schall et al., 2018), jež zkoumala vliv pasečného hospodaření (konkrétně se jednalo o porosty obhospodařované clonnou sečí, tedy způsobem pasečně-podrostowním) a výběrného hospodaření (výběrný les *sensu stricto*, tedy výběr jednotlivých stromů) na 15 skupin organismů (z bezobratlých byli zastoupeni pavouci, sekáči, štírci, brouci, blanokřídlí, síťokřídlí a ploštice), dospěla nezávisle na zmíněné revizi k obdobným výsledkům (více též [kap. 2.4](#)), ukazujíc na důležitost heterogenity lesních porostů na krajinné škále vytvořené kombinací tří způsobů lesního hospodaření (pasečně-podrostowního, výběrného a bezzásahového).

Jak s tím vším naložit?

Odezva různých skupin organismů na lesní hospodaření je rozdílná (např. jinak reagují na pasečné hospodaření cévnaté rostliny a ptáci a jinak třeba hmyz) (Paillet et al., 2010), a proto je třeba při plánování lesního managementu vzít v potaz potřeby všech skupin organismů a najít určitý kompromis. Z toho je zřejmé, že přinejmenším některé skupiny bezobratlých (např. pavouci, brouci, motýli a další) reagují citlivě na změny prostředí spojené s aktivním lesnickým managementem, a jsou proto jako indikátory těchto změn vhodným vzorkem pro hodnocení dopadů na společenstva bezobratlých v lesních ekosystémech (např. Maleque et al., 2009). Nicméně protože různé skupiny bezobratlých reagují na stejnou změnu v prostředí různě, měl by základem takového hodnocení být tzv. multitaxonový přístup (např. Purchart et al., 2013, Maccherini et al., 2021), kdy je sledována reakce více skupin bezobratlých, ale i jiných skupin organismů (rostlin, hub apod.).

Systematický přehled vědeckých prací zabývajících se různými typy hospodaření, resp. druhy zásahů (angl. *interventions*), v porostech boreálních a temperátních lesů a jejich dopadem na biodiverzitu na různých taxonomických úrovních (např. rostlin, hub, savců atd.) včetně bezobratlých shrnuje ve své publikaci Bernes et al. (2015) a zahrnuje do ní i databázi všech relevantních studií. Obhospodařování lesů vyčleněných pro ochranu nebo obnovu je běžně organizováno na místní nebo regionální úrovni, přičemž tyto činnosti mnohdy zajišťuje malý tým pracovníků, kteří v rámci svých povinností nemají kvůli nedostatku času možnost číst vědecké práce. Zmíněná databáze však může rychle odpovědět, zda byl proveden nějaký relevantní výzkum o daném zásahu, výsledku a zeměpisné oblasti / typu lesa. To může těmto pracovníkům poskytnout nápady pro sledování dopadu současných (zavedených nebo zaváděných) zásahů v lesích vyňatých z produkce a může je to nasměrovat k informacím o účinnosti takových zásahů (Bernes et al., 2015).

Prostřednictvím změn ve složení, struktuře a prostorovém uspořádání stromů může mít lesnický management zásadní vliv na lesní ekosystémy. Hospodaření ovlivňuje těžbou dřeva zásoby uhlíku v lesích a poskytuje obnovitelný biologický materiál jako náhradu fosilní energie a energeticky náročných produktů. Těžba navíc uvolňuje zdroje a pěstební prostor, což v konečném důsledku ovlivňuje produktivitu lesa. Kromě toho management mění dostupnost a rychlost dostupnosti mrtvého dřeva, které je důležitým substrátem pro mnoho lesních organismů. Selektivní těžbou větších a starších stromů může management snížit také dostupnost mikrostanišť s přímými i nepřímými dopady na biologickou rozmanitost. Obhospodařování lesů jako takové hraje klíčovou roli při určování množství stanovišť dostupných pro podporu biologické rozmanitosti a také zásob uhlíku v různých ekosystémech. Proto je velký zájem o rozvoj hospodářských přístupů, které současně podporují biologickou rozmanitost, poskytují produkty ze dřeva a optimalizují přínosy zmírňování klimatu. Opatření potřebná k zastavení ztráty biologické rozmanitosti se však mohou lišit od opatření potřebných ke zmírnění změny klimatu. Není například zřejmé, do jaké míry by postupy, jako je retenční lesnictví nebo ukončení hospodaření, mohly zvýšit ukládání uhlíku na místě, a prospět tak biologické rozmanitosti. V poslední době se dostává do popředí zájmu otázka kompromisu mezi hospodařením v lesích, ukládáním uhlíku a udržováním produktivity ve vztahu k biologické rozmanitosti lesů (Ashbeck et al., 2021).

Závěrem lze říci, že díky manipulaci se strukturou (viz příklady uvedené výše) a složením lesů může lesnický management hrát důležitou roli při vývoji adaptivních řešení pro zajištění dlouhodobého poskytování ekosystémových služeb lesů a zároveň přispívat k zastavení ztráty biologické rozmanitosti a zmírnění změny klimatu (Ashbeck et al., 2021).

4.2.5 Ekologie založená na funkčních znacích organismů – moderní přístup k hodnocení odezvy bezobratlých na změny prostředí jako nástroj pro porozumění ekosystémovým procesům

V této kapitole se seznámíme s moderním přístupem k hodnocení reakce bezobratlých na změny prostředí. Bude to však spíše jen základní představení, neboť se jedná o velmi komplexní téma, jehož detailní přiblížení by významně překročilo rámec této kapitoly, a proto bude na jejím konci zvědavý čtenář odkázán na relevantní zdroje, jež poskytují dodatečné a zevrubné informace.

Ekologové dokážou velmi dobře popsat, jak se mění počet druhů a druhové složení organismů podél gradientu různých environmentálních proměnných (např. zeměpisné šířky, nadmořské výšky, teploty, množství srážek apod.) či jak se liší biologická rozmanitost v různých lokalitách, oblastech apod. (měření biodiverzity viz [kap. 2.2](#)). Vysvětlit tyto změny a případně předpovědět jejich budoucí vývoj je však značně komplikované (Šímová, 2015). V posledních dvou dekadách se proto ekologové zaměřují nejen na počet druhů a strukturu společenstev (tj. na druhové složení), ale stále více i na různé vlastnosti druhů. Tento přístup se označuje jako **trait-based ecology** (např. Wong et al., 2019) a je postaven na tzv. funkčních znacích organismů. **Funkčním znakem** je měřitelná charakteristika (morfologická, fenologická, fyziologická, behaviorální), která ovlivňuje růst, reprodukci a přežití organismu a měří se na úrovni jedince (Dawson et al., 2021, Lueder et al., 2022). Původně byl tento přístup vyvinut pro rostlinná společenstva, avšak zvyšující se zájem o používání přístupů založených na funkčních znacích (vlastnostech) k charakterizaci funkční struktury nejen rostlinných, ale čím dál častěji i živočišných společenstev se odráží i na rostoucím počtu relevantních studií (Gravel et al., 2016). Analýza funkčních vlastností totiž může poskytnout mimo jiné důležité perspektivy (náhledy do budoucnosti) vývoje a doplnit tak ty, jež poskytuje druhová bohatost a složení společenstva. Funkční znaky zprostředkovávají reakce organismů na změny životního prostředí a odhalují různé ekologické strategie spojené s konkrétními populacemi či společenstvy organismů. Kromě toho změny ve funkčním složení např. lesních společenstev podél environmentálních gradientů mohou ukazovat na mechanismy stojící za změnami ve fungování lesních ekosystémů a ekosystémových služeb (Lueder et al., 2022). Modely založené na (funkčních) vlastnostech (tzv. *trait based models*) slouží k mnoha účelům, od predikce změn populací/společenstev organismů v důsledku změny klimatu a využívání krajiny přes pochopení základních mechanismů formujících populace/společenstva organismů až po například plánování a hodnocení ochrannářského managementu či studia invazních procesů (Zakharova et al., 2019). Studie, které kombinují druhovou bohatost, složení společenstev a analýzu funkčních vlastností jsou vzácné, ale mají potenciál poskytnout holističtější (celostnější) pochopení toho, jak vlastnosti stanovišť ovlivňují biologickou rozmanitost (Lueder et al., 2022).

Box 4: ZÁKLADNÍ POJMY

Ve studiích využívajících přístup založený na funkčních znacích organismů se setkáváme s řadou pojmů, jejichž základní výčet je uveden níže a zdaleka není kompletní, neboť někteří autoři v rámci svých publikovaných studií představují mnoho dalších specializovaných termínů. V české ekologické terminologii však dosud nebyly zavedeny alternativní pojmy, a proto budou dále uváděny v původní anglické podobě.

Funkční znaky (*traits* nebo *functional traits*) jsou dobře definované morfo-fyziologicko-fenologické charakteristiky jednotlivých organismů, jež ovlivňují jejich vývoj, reprodukci a přežívání a které se vyvinuly v reakci na abiotické podmínky prostředí a interakce s jinými organismy.

Hard traits přímo souvisejí s důležitými fyziologickými procesy, které definují růst, reprodukci a přežití organismu. *Hard traits* se obvykle obtížně hodnotí, a proto se v praxi identifikují a měří na základě náhradních **soft traits**, které jsou v korelaci (těsném vztahu) s *hard traits* (můžeme je proto pomocí nich predikovat) a lze je měřit snadněji a/nebo levněji. Příkladem *soft trait* u bezobratlých (motýlů, pavouků či epigeických střevlíkovitých brouků) je velikost těla (*body size*), která je pozitivně korelována se schopností šíření (*dispersal ability*) – *hard trait*.

Response traits určují, jak druh reaguje na narušení abiotických nebo biotických procesů v jeho prostředí nebo na jejich změny. Respektive ovlivňují schopnosti jedince kolonizovat dané stanoviště nebo na něm prospívat a odolávat změnám prostředí.

Effect traits určují, jak jedinec ovlivňuje vlastnosti ekosystému. Tyto vlastnosti mění abiotické a biotické procesy, jež odpovídají široké škále převažujících ekosystémových procesů a funkcí.

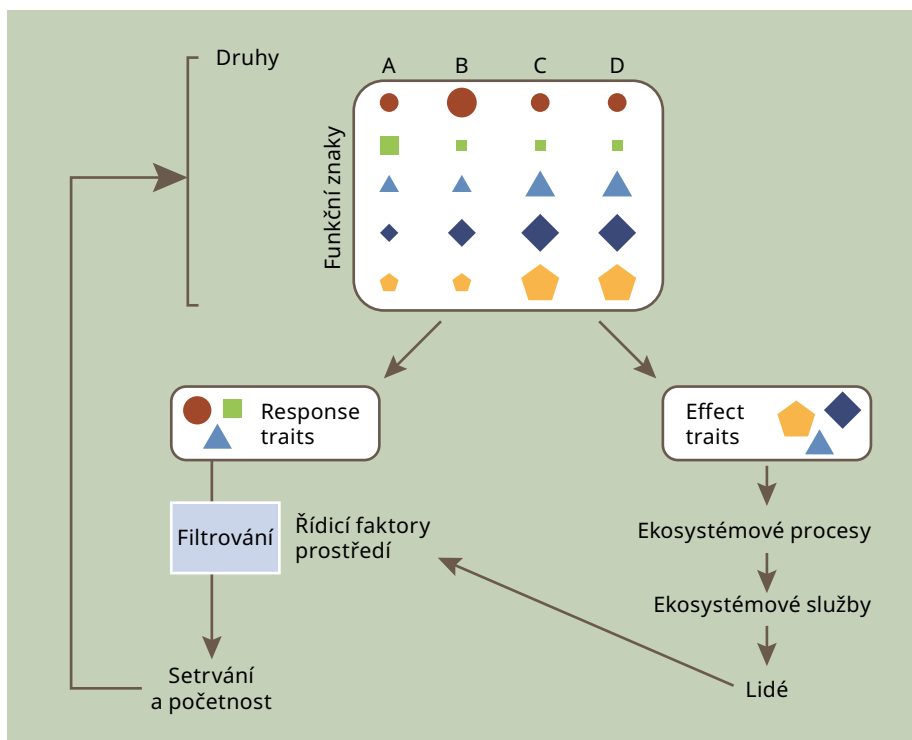
Trait-based models sestávají z kombinace funkčních znaků, které reagují na změny prostředí (*response traits*) a ovlivňují vlastnosti společenstev a ekosystémů (*effect traits*).

Environmental filtering (nebo též *niche filtering*) je jev, jenž nastává, když abiotické prostředí (*abiotic filter*, např. geografické bariéry, vlhkost či teplota prostředí) nebo biotické prostředí (*biotic filter*, např. schopnosti šíření, biotické interakce) vytváří překážky pro usazování a/nebo přežití druhu, čímž podporuje společný výskyt jedinců s podobnými vlastnostmi.

Příklady studií suchozemských bezobratlých s využitím *trait-based* přístupu: *Společenstva mravenců Evropy* – Boet et al. (2020),

Trait-based přístup na ekosystémové úrovni – Schleuning et al. (2023).

Aby se usnadnilo srovnání různých studií, jsou vlastnosti (*traits*) kategorizovány podle toho, které konkrétní aspekty fenotypu popisují. Takto bylo pro **suchozemské bezobratlé** navrženo pět kategorií znaků: *morfologie* (velikost těla, počet očí atd.), *příjem potravy* (rychlost příjmu potravy, síla kousnutí/štípnutí atd.), *životní cyklus/vývoj* (ontogeneze, velikost snůšky atd.), *fyziologie* (klidová rychlost metabolismu, relativní rychlost růstu atd.) a *chování* (doba aktivity, společenskost atd.); pro podrobné informace viz Moretti et al., 2017). Pro **suchozemské členovce** byl zpřístupněn rozsáhlý seznam vlastností, jež byly využity v dosavadních *trait-based* studiích zaměřených na tuto skupinu živočichů a rozdělených do uvedených pěti kategorií (viz Brousseau et al., 2018).



Obř. 4.2.10 Přehled funkčních znaků organismů ukazující, jak určité znaky/vlastnosti určují reakce druhů na životní prostředí (*response traits*) a/nebo jejich účinky na ekosystémové procesy (*effect traits*) a následně na ekosystémové služby a lidi. Environmentální filtrování je prvním filtrem, který vybírá podmnožinu druhů z regionálního fondu druhů (*species pool*). Primárně je určen evolučními a historickými faktory stejně jako bariérami šíření (*abiotic filter*). Druhové interakce (*biotic filter*) zase mohou mít silný vliv na konečný počet druhů, které se vyskytují ve společenstvu (Boet et al., 2020). Písmena představují různé druhy. Geometrické tvary označují konkrétní vlastnosti (např. délku křídel, velikost těla apod.) a velikost tvarů značí velikost daného znaku/vlastnosti. (Upraveno podle: Nock et al., 2016.)

Trait-based přístupy usnadňují testování hypotéz s cílem odhalit ekologické mechanismy, které určují, jak jednotlivé vlastnosti (např. druhů) interagují s abiotickým a biotickým prostředím prostřednictvím svých reakcí (*responses*) a účinků (*effects*; [obr. 4.2.10](#)). To umožňuje agregovat (seskupovat) a integrovat různé vlastnosti, aby bylo možné mechanisticky (tj. fyzikálně a deterministicky) vysvětlit strukturu a fungování napříč různými stupni organizace (tj. populací, komunitou, ekosystémem, biomem). *Trait-based* ekologie tímto způsobem usnadňuje syntézu zobecněných (tj. srovnatelných; nezávislých na geografické poloze nebo taxonomickém seskupení) a prediktivních (tj. založených na znalosti mechanismů) vysvětlení více ekologických jevů (Wong et al., 2019).

4.3 EKOLOGIE HUB

Anna Lepšová

4.3.1 Co jsou houby?

Houby (*Mycota, Fungi*) jsou říší mnohobuněčných eukaryotních organismů a vymezují se vůči říši živočišné (*Animalia*) a říši rostlinné (*Plantae*). Po dlouhou dobu byly houby řazeny mezi rostliny, kam je v 18. století umístil Carl Linné, jako „rostliny tajnosnubné“. Dozvuky Linnéova zařazení doznívají v českém prostředí a, kromě univerzitního a akademického, stále trvají. Žáci základních a středních škol se o houbách dozvídají obvykle v rámci botaniky. Ještě před 50 lety byly houby řazeny mezi „nižší rostliny“. Tělo „tajnosnubných rostlin“ bylo popisováno jako stélka, *thallus*, toto pojetí v literatuře často přetrvává. Klasifikace taxonomického systému hub prochází v posledních letech intenzivním vývojem založeným na molekulární fylogenetice. Fylogenetický kladogram „strom života hub“ je založen na publikovaných genomech hub. Příkladem může být schéma (Spataflorea et al., 2017), které do říše hub zahrnuje 8 taxonomických kmenů hub, 12 podkmenů a 46 tříd.

Box 1: HOUBY A HOUBÁM PODOBNÉ ORGANISMY – SOUČASNÁ KLASIFIKACE ŘÍŠE HUB (*MYCOTA*)

Podle současných poznatků je ve skupině dříve označované jako houby (s. l. = *sensu-lato*: v širším slova smyslu) jasně vymežitelná říše pravých hub (*Fungi, Mycota*), dále skupiny „houbám podobných organismů“, například slizovek (*Myxomycetes*, třída říše *Protista*), a některé kmeny říše *Chromista, Oomycetes*. Jako celek jsou tyto skupiny definovány jako **eukaryotické a heterotrofní organismy**.

Říše hub patří do úrovně mnohobuněčných organismů, vedle rostlin a živočichů. Představuje **pravé houby**, které tvoří jednu vývojovou větev. Všeobecně jsou sem řazeny plísně, kvasinky, padlí, sněti, rzi, lišejníky a houby, které tvoří plodnice. Vývojovými předchůdci jsou zoosporické houby, vázané na vodní prostředí, z nichž například kmen *Chytridiomycota* zahrnují parazity na kořenech rostlin. Další kmeny hub jsou primárně vázané na terestrické prostředí. Kmen *Mucoromycota* představuje houby s trubicovitými hyfami bez přehrádek. Mezi ně patří i podkmen *Glomeromycotina*, jehož zástupci plní významnou funkci v ekologii biomů v podobě arbuskulárních mykorhiz.

Z jejich předchůdců se vyvinuly houby podříše *Dicaria* se dvěma monofyletickými vývojovými liniemi: kmen *Ascomycota*, houby vřeckovýtrusé, a kmen *Basidiomycota*, houby stopkovýtrusné. Jedná se o evolučně pokročilejší vláknité houby s přehrádkovanými hyfami, plně adaptované na terestrické podmínky. Jejich zástupci plní v ekosystémech funkce rozkladačů odumřelých těl organismů a vstupují do mykorrhizních mutualistických symbióz, například do ektomykorrhiz či do erikoidních a orchideových mykorrhiz. Mnoho zástupců těchto hub parazituje na živých rostlinách, například podkmeny *Taphrinomycotina* (tafriny), *Pucciniomycotina* (rzi) a *Ustilaginomycotina* (sněti). Podkmen *Saccharomycotina* zahrnuje pravé kvasinky. Vřeckovýtrusé houby zahrnují i většinu lišejníků, které jsou zastoupeny například ve třídě *Lecanoromycetes*, lichenizované houby jsou zastoupeny i v jiných třídách, ekologicky jsou rovněž příkladem mutualistických symbióz.

Základním oborem výzkumu hub je mykologie. Pro svou všeobecnou přítomnost jsou houby předmětem praktických oborů, jako jsou: zemědělská a lesnická fytopatologie, veterinární či humánní medicína, které houby popisují jako parazity živočichů a člověka. Potravinářská mykologie popisuje a zkoumá procesy kvašení, fermentace, zrání sýrů. Houby jsou také předmětem řady dalších biotechnologických oborů, které se zabývají výrobou léčiv (antibiotika), výzkumem materiálů (pro výrobu textilu z vláken hyf). Schopnost hub rozkládat polymery je využívána při bioremediaci znečištěné půdy. Na významu nabývá i studium léčivých účinků hub na základě zkušeností, které jsou tradovány v jihovýchodní Asii. Ve všeobecné povědomosti slovanských a ugrofinských národů zůstávají houby předmětem sběru pro doplnění jídelníčku. Archeologické nálezy z doby lovců a sběračů a prvních zemědělců naznačují, že využívali houby k ošetření ran a k rozdělávání a udržování ohně. V přírodních náboženstvích, především v boreálních oblastech, se využívaly houby k rituálním účelům. Pro potřebu ochrany přírody jsou definovány skupiny „velkých hub“ (makromycetů) v Červených seznamech (v rámci Evropy i v České republice) a ve vyhlášce č. 395/92 zákona č. 114/92 Sb., o ochraně přírody a krajiny, jako zvláště chráněné organismy v České republice.

Houba jako jedinec

Tělo houby – stélka – je primárně tvořeno jemnými trubicovitými vlákny, hyfami (*hypha*, *hyphae*, průměr v jednotkách 10^{-6} m). Hyfy vyrůstají z klíčícího výtrusu (ze spory, rozmnožovací částice houby) a rostou v prostředí půdy, v dřevě, na povrchu listů. Hyfy rostou na růstovém vrcholu (polární, apikální růst) a jsou schopné pronikat i do pevnějších struktur (do rostlinných pletiv). Apikální růst je již dobře popsán procesem a jeho směr je řízen buněčným tlakem (turgorem), který je u hub provázeným pohybem cytoplazmy ve směru růstu. V určité vzdálenosti za růstovým vrcholem hyfa vylučuje trávicí exoenzymy, jimiž narušuje polymery (například stěny rostlin), a absorbuje jednoduché monomery (například glukózu, ami-

nokyseliny, mastné kyseliny apod.). Dále za růstovým vrcholem hyfy přijímá vodu a v ní rozpuštěné minerální látky, jako je například fosfor (v podobě fosforečnanů), dusík (například v podobě amonného iontu) a další minerální látky (v iontové podobě). V části, kde probíhá vnější trávení houby a příjem živin a vody, je povrch hyfy hydrofilní (smáččitelný vodou). Pokud má hyfa dostatek substrátu, roste radiálně dál do nevyčerpané oblasti za novými zdroji. Ve fázi hojnosti substrátu se větví a stále rozrůstá. Místa, kde není dostatek živin, pouze jednoduše prorůstá a k bohatému větvení dochází opět v přítomnosti substrátu.

Box 2: PRŮNIK HUB DO SUBSTRÁTU, HYFA A KVASINKA, DIMORFISMUS STÉLKY HUB

Průnik vláknité struktury hub – hyf – do pevných substrátů je umožněn vrcholovým růstem a současnou enzymatickou aktivitou hyf, dále od růstového vrcholu je už buněčná stěna zpevněná, chrání protoplazmu a usměrňuje její tok ve směru růstu. Naopak stélka kvasinek je víceméně kulatá nebo oválná struktura, která má pružnou buněčnou stěnu bez chitinu, obsahuje pouze beta-glukany, které jí dávají pružnost. Beta-glukany jsou součástí buněčné stěny i u vláknitých hub. Kvasinková forma nemá schopnost do substrátu mechanicky proniknout, v přírodě osídluje mízotok dřevin, nektar a jiné šťávy bohaté na jednoduché cukerné látky. Kvasinkové nárůsty jsou pozorovatelné v době jarního mízotoku na některých listnácích. Například na habru se často objevuje zástupce *Rhodotorula rubra*, kvasinka, která náleží k bazidiomycetům. Její oranžovočervené zbarvení je způsobeno karotenoidy. Některé druhy hub se podle podmínek prostředí vyskytují buď jako hyfy anebo jako kvasinky. Jsou to obvykle druhy, které parazitují na teplokrevných živočiších a člověku.

Povrch stěn hyf, kterým zůstává pouze vodivá funkce, a v místech, kde jsou již živiny vyčerpány, se stává hydrofobním (ve vodě nesmáččitelným), a tak chrání vnitřní prostředí buňky (protoplazmu) před osmotickým únikem látek (tj. únikem po koncentračním spádu ven z buňky). Jev hydrofobicity je pozorovatelný na rhizomorfách.

Vývojově pokročilejší vláknité houby podříše *Dicarya* (box 1) dovedou omezit únik protoplazmy při poranění hyfy uzavřením příčných přehrádek. Neporušenou hyfou se protoplazma „stěhuje“ za růstovým vrcholem, kterým houba osídluje čerstvý substrát, pak po vyčerpání živin houba roste dál a její živá protoplazma se hyfami pohybuje směrem za růstovým vrcholem za dalšími zdroji živin. To znamená, že jedinec houby neztrácí své zásobní látky a organely. Proces tak představuje přemístování jedince houby za substrátem, kdy za sebou zanechává prázdné hyfy: jejich stěnu, rezidua protoplazmy a odpočívající výtrusy. Odumřelé zbytky mycelia hub se stávají součástí nekromasy hub v půdě. Pokud dojde k oddělení živé části mycelia jednoho

jedince a jsou zachovány podmínky pro její další růst, vznikne další jedinec se stejnou genetickou výbavou (vegetativní množení, obdobné jako je řízkování u rostlin). Celé životní období, kdy houba jako jedinec roste a hromadí zásobní látky, se nazývá vegetativní období (jedince) houby.

Pro vegetativní růst hyf je nutná dostupnost vhodného živného substrátu, jeho dostatečná vlhkost a teplota. Soubor hyf v substrátu představuje mycelium. U hub vznikají i složitější myceliální struktury, kdy dochází k diferenciaci hyf. Velmi významné jsou rhizomorfy (myceliální provazce), které představují vodivé struktury houby.

Soubory hyf a rhizomorf jsou součástí jedince houby, osídlují významný objem substrátu, šíří se daleko od místa vzniku jedince, spojují funkční části stejného jedince (např. ektomykorhizy a plodnice). Někdy se tyto soubory označují jako podhoubí, ale tato představa je obvykle spojená s existencí hub jako plodnic. Hyfy a rhizomorfy mají významnou funkci v nalézání a osídlování nových substrátů, uvolňování živin ze SOM a z minerální půdy a přenosu živin a vody mezi funkčními částmi hub. Jsou diferencovány především u vývojově pokročilejších vláknitých hub (Dikarya), které mají přehrádkované hyfy. Jsou velmi důležité pro koloběh živin v trvalých porostech rostlin (uvolňování živin) a pro jejich přenos ve funkčních systémech (především v mykorhizních systémech). Podrobnější popis rhizomorf je uváděn v souvislosti s ektomykorhizními houbami a umožňuje porozumět jejich vodivé funkci ([obr. 4.3.5](#)). Rhizomorfy se vyskytují i u saprotrofních hub, včetně lignikolních (známé jsou rhizomorfy václavky a dřevomorky domácí). V této souvislosti je vhodné poukázat na to, že některé ektomykorhizní vývojové linie hub evolučně navazují na houby, které rozkládají dřevo a mají rhizomorfy dobře vyvinuté.

Velmi významnou vlastností jedince houby při popisu její funkce je to, že si zachovává svou individualitu. Platí to zejména při popisu myceliálních sítí hub v půdě, včetně mykorhizních hub. Každý druh a každý jedinec si zachovává svou somatickou a metabolickou identitu, nesdílí tedy živiny přímo spojováním hyf různých jedinců a druhů (spojky – anastomózy – vznikají pouze u geneticky kompatibilních jedinců). Znamená to, že hyfy hub různých jedinců, natož pak druhů, nesrůstají, nemíchají svůj protoplazmatický obsah (jak by se analogicky nabízelo jako možnost spojování technologických potrubí), ale zachovávají si svou genetickou jedinečnost (jedná se o somatickou a genetickou inkompatibilitu mycelií). Pokud dojde k nějaké výměně živin nebo metabolitů, tak pouze na symbiotickém rozhraní buněčných membrán partnerů mykohryz, a to prostřednictvím buněčných transportních mechanismů. Pouze pokud má rostlina více druhů mykorhizních partnerů, může dojít k přenosu látek mezi dvěma a více jedinci a druhy hub a mezi jedinci dřevin stejného či jiného druhu. Pokud dva druhy hub vzájemně naruší svou integritu, jedná se o parazitickou interakci (popsáno např. u heterotrofní výživy nezelených rostlin). Další důležitou skutečností je, že tělo houby není striktně diferencováno na nezastupitelné orgány (jako u člověka), a jedinec houby tedy není zatížen striktním udržováním fyzické integrity svého těla. Mycelium má neomezenou schopnost regenerace, pokud jsou zachovány potřebné parametry pro jeho růst: dostatek vhodného substrátu, vhodné fyzikální a fyzikálně-chemické podmínky prostředí. Jeho schopnost trvalé existence v daných podmínkách umožňuje houbám významnou dlouhověkost

mnoha shodných klonálních jedinců v kontinuálně existujícím prostředí. Houby tak patří k nejstarším organismům, které byly popsány – dlouho prvenství držel klon jedinců václavky v pralesním společenstvu –, jeho stáří bylo stanovené na několik tisíc let a vyznačuje se rovněž obrovskou hmotností aktuálně existujícího mycelia. Znamená to, že v porostu přetrvávaly podmínky pro vegetativní růst jedince a že byl zabezpečen stálý přísun dřeva k zetlení jako substrát pro získávání živin. Neznamená to, že podmínky musely být stále ideální. Zcela jistě nastaly okolnosti, kdy se klonální jedinec udržoval jen omezeně a jeho celková hmotnost byla nízká. Už jen samotný cyklus ve vývoji lesa v řádu stovek let přináší kvantitativní změny v zásobě tlejícího dřeva, zejména při kůrovcové nebo požárové dynamice. V současné době je ohrožena existence druhů hub, které jsou specializovány na určité rody nebo druhy. Příkladem jsou dřeviny, u nichž v průběhu posledního století nastala v porostech střední Evropy z různých příčin diskontinuita ve výskytu jedle bělokorá nebo jilmů. Houby, které jsou striktně vázány na jejich dřevo, se dostávají na pozici ohrožených druhů. Podobná diskontinuita vzniká mizením starých jedinců dřevin z krajiny proto, že nejsou kontinuálně obnovovány a ponechávají se k zestárnutí a že jsou stejnověkové hospodářské porosty káceny po relativně krátké době, kdy se na nich ještě jejich přirozená společenstva hub nevyvinula. Tyto případy diskontinuity ohrožují i výskyt vzácných druhů brouků (ale i jiných organismů, specializovaných na určitý substrát, případně na jeho fáze rozpadu – substrátově stenotopní organismy).

Box 3: RÁMCOVÁ ZNALOST O ZPŮSOBU ROZMNOŽOVÁNÍ HUB PRO LESNICKOU PRAXI I OCHRANU LESA A JEHO SLOŽEK

Houby se kromě pohlavního rozmnožování, vázaného na plodnice, dokážou množit i nepohlavně, kdy tvoří nepohlavní výtrusy na jednodušších hyfových nosičích (sporoforech). Při nepohlavním rozmnožování vzniká obrovské množství výtrusů při spotřebě menšího množství energie než při tvorbě plodnic. Rychlý vznik nepohlavních výtrusů umožňuje rychlé osídlení čerstvých substrátů (např. na podzim při opadu listů a při odumírání rostlin).

Znalost rozmnožovacích cyklů hub má praktický význam především pro zemědělskou a lesnickou fytopatologii, kdy tak mohou být definovány časové lhůty a podmínky pro aplikace ochranných látek při šíření infekcí houbových patogenů. V rámci rozmnožovacího cyklu hub se střídají fáze pohlavní, doprovázené vznikem pohlavních výtrusů, a fáze nepohlavní, doprovázené vznikem nepohlavních výtrusů. Některé houby, například rzi, mají životní cykly velmi složité, protože se u nich vyvinulo střídání hostitelských rostlin, na nichž probíhají nepohlavní cykly během vegetační sezóny.

Plodnice jsou projevem pohlavního rozmnožování hub, mohou být různě velké a různě složité, pokročilejší struktury jsou složeny z nepravých pletiv neboli pseudoparenchymů. Nejsložitější struktury jsou diferencované u plodnic (tzv. velkých hub), které jsou dobře viditelné i bez použití lupy.

Během vegetativní fáze růstu v životě houby opakovaně nastává také fáze reprodukční, kdy houba tvoří rozmnožovací výtrusy. U hub se vyskytuje **rozmnožování nepohlavní**, kdy nedochází ke vzniku genetiky odlišného jedince. Obvykle při něm vznikají nepohlavní výtrusy, které nesou stejnou genetickou výbavu jako mateřský jedinec. Při **pohlavním rozmnožování** předchází vzniku pohlavních výtrusů tvorba složitějších pletiv, z nichž se diferencují plodnice. Klíčovými buňkami pro vznik pohlavních výtrusů v plodnicích jsou **vřečka** u hub vřečkovýtrusných a **bazidie** u hub stopkovýtrusných, v nichž probíhá redukční dělení jader (meiosa) a obvykle vznikne 4 nebo 8 pohlavních spor.

Nápadné jsou trvalé plodnice chorošů, „hub“, které postupně dorůstají a opakovaně sporulují. V mykologické praxi se u chorošů dále rozlišují plodnice jednoleté. Plodnice tzv. masitých hub mají poměrně krátkou dobu životnosti, a to pouze několik dnů, efemérní plodnice existují jen několik hodin.

Příklady nepohlavního rozmnožování u stopkovýtrusných hub pro lesnickou praxi a pro ochranu přírody: U hub, které osídlují dřevo, ve vyčerpaném nebo vysychavém prostoru vznikají v opuštěných částech hyfy odpočívající výtrusy (chlamydospory). Výtrus tohoto typu obsahuje dědičnou informaci a organely, které jsou uloženy a chráněny v zásobních látkách a obaleny v pevné buněčné stěně. Typické jsou například pro dřevomorku domácí (*Serpula lacrymans*). Odpočívající výtrus může přetrvat i několik let a ve vhodných podmínkách znovu vyklíčit. Na povrchu pařezů jehličnanů napadených kořenovníkem vrstevnatým (*Heterobasidion annosum*) vznikají chlamydospory, jimiž se infekce může šířit na další stromy, které byly poraněné v pařezové části. Podobně u některých chorošů probíhá fáze nepohlavního rozmnožování za vzniku nápadných nepohlavních struktur. Příkladem mohou být druhy rodu rezavec (*Inonotus*), na které jsou také vázány druhy (nyní vzácných) brouků. Osídlují staré stromy a vytvářejí porosty s mycelií, která jsou významná pro výživu larev brouků.

Interakce hub s jinými půdními organismy

Mycelium hub (hyfy a rhizomorfy) aktivně prorůstá půdou, nadložními vrstvami opadu i tlejícím dřevem. Zaujímá značný objem substrátu, v jehož rámci zabezpečuje dekompozici organického substrátu a příjem i přenos živin. V půdním prostředí jsou však houby v kontaktu nejen s živým substrátem, ale i s jinými houbami,

drobnými živočichy a bakteriemi. Společně s nimi se podílejí na vzniku a udržování půdní struktury a půdních agregátů. Mezi půdními organismy a houbami se uplatňují rozmanité interakce typu symbiózy, facilitace, kompetice, predátorství a parazitismu. Některé interakce jsou velmi těsné a významné pro mutualistické symbiózy (např. v mykosféře a mykorhizosféře je významná interakce s bakteriemi – *mycorrhiza helper bacteria* – při využívání fosforu z nedostupných forem nebo s bakteriálními diazotrofy). Vzájemné soutěžení o živiny a jejich zdroje mezi houbami a ostatními mikroorganismy se odehrávají bezprostředně v prostoru půdy nebo tlejícího dřeva, kde houby uvolňují jednoduché organické živiny.

Stárnoucí části mycelia v půdě jsou mikroorganismy včetně hub využívány jako substrát a mohou být také potravou pro půdní živočichy (půdní edafon, např. roztoče a chvostokoky). Podobně i plodnice hub jsou zdrojem výživy také pro některé skupiny hmyzu (brouky, blanokřídlé). Některé druhy xylofágních druhů brouků přispívají k šíření hub (přenosem živých částí hub nebo výtrusů), známý je příklad „ambrosiových hub“, které osídlují galerie lýkožroutů a stávají se potravou jejich larev. Aktivní mycelium v substrátu může svůj prostor do určité míry chránit specifickými sekundárními metabolity před jinými mikroorganismy (např. antibiotiky).

Mycelia hub a jejich vliv na strukturu půdy

Struktura půdy je fyzikální vlastnost, která poukazuje na prostorové uspořádání minerálních částic (prachu, jílu, písku) a volného prostoru v půdě. Je jedním z významných parametrů prostředí, které ovlivňují růst rostlin a dřevin. Základem půdní struktury jsou agregáty půdních částic, stmelené obvykle koloidními (jílými silikáty, sloučeninami Al, Fe a Mn) a organickými látkami. Vznik půdních agregátů je ovlivňován působením mycelií mykorhizních i nemykorhizních druhů hub a také různými mechanismy ([obr. 4.3.1](#)).

Mycelium jednotlivých druhů hub v půdě prorůstá půdními póry, větví se a v rámci jedné genety (obdoba jedince) se propojuje (vytváří anastomózy, spojky) za vzniku poměrně pevné sítě, která zpevňuje půdní agregáty.

Průměr hyf v půdě se pohybuje od 1 do 18 mikrometrů, tloušťka stěny hyf může být od 1 do 4 mikrometrů, někdy stěny mohou sekundárně tloustnout. Kromě hyf půdou prorůstají i myceliální provazce, rhizomorfy, vyskytující se u vláknitých hub. Myceliální struktury hub mají určitou životnost a znovu dorůstají, obnovují se. Životnost hyf s různou funkcí se u arbuskulární mykorhizy (AM) se liší. U extraradikálních absorpčních hyf byla stanovena na 5 až 6 dní, zatímco jejich explorační *runner* hyfy s funkcí šíření AM vytrvaly více než 30 dní. Předpokládá se, že mohou v půdě přežívat i déle. Životnost ektomykorhizních (ECM) rhizomorf je průměrně 11 měsíců. U hyf AM hub bylo po poranění pozorováno vytvoření přepážky a obnova růstu. U některých druhů AM hub byla pozorována obnova propojení přerušené hyfy až do vzdálenosti 5 milimetrů.

Biofyzikální mechanismy půdní agregace jsou řízeny přímým fyzickým kontaktem hyf a mycelií s půdními částicemi a agregáty – propletením a obalením částic, propojením částic výrůstky na hyfách a změnami vodního potenciálu, které způsobuje mycelium.

Mezi **biochemické mechanismy** patří ty, které jsou způsobeny přímo metabolity hub. Houby uvolňují do půdy organické polymery (polysacharidy a glykopro-

teiny, např. glomalin, hydrofobiny), které se vážou na půdní částice a půdní agregáty. Tyto látky přispívají ke stabilizaci agregátů (*cementing*) proti působení vody. Jsou popisovány u saprotrofních i mykorrhizních hub. Způsobují svým prostřednictvím i přichycení (*adhering*) jemných půdních jílovitých částic (velikost v řádu jednotek μm) k povrchu hyf a také kořenů, ovlivňují i orientaci částic (*orientation*, polysacharid scleroglukan). Hydrofobiny, které jsou běžnou součástí buněčných stěn vláknitých hub a které jsou součástí rovněž nekromasy hub, pravděpodobně ovlivňují i smáčitelnost půdních agregátů (*hydrophobicity*).



Obř. 4.3.1 Ilustrace potenciálních vlivů hub na agregaci v půdě. Ve schématu je uprostřed zobrazen půdní agregát. Trojúhelník kolem něj znázorňuje svými stranami tři základní mechanismy, kterými je tvorba agregátu ovlivněna: jedná se o mechanismy biofyzikální, biochemické a biologické. Na půdní agregaci se podílejí mykorrhizní houby, jevy jsou v zelených kruzích. Vliv nemykorrhizních hub je znázorněn jevy v červených kruzích. Pro případ hnědého kruhu, tedy vlivu hub na stlačení půdy, nejsou známa data. (Upraveno podle: Lehmann et al., 2017.)

Mycelium hub jako součásti SOM

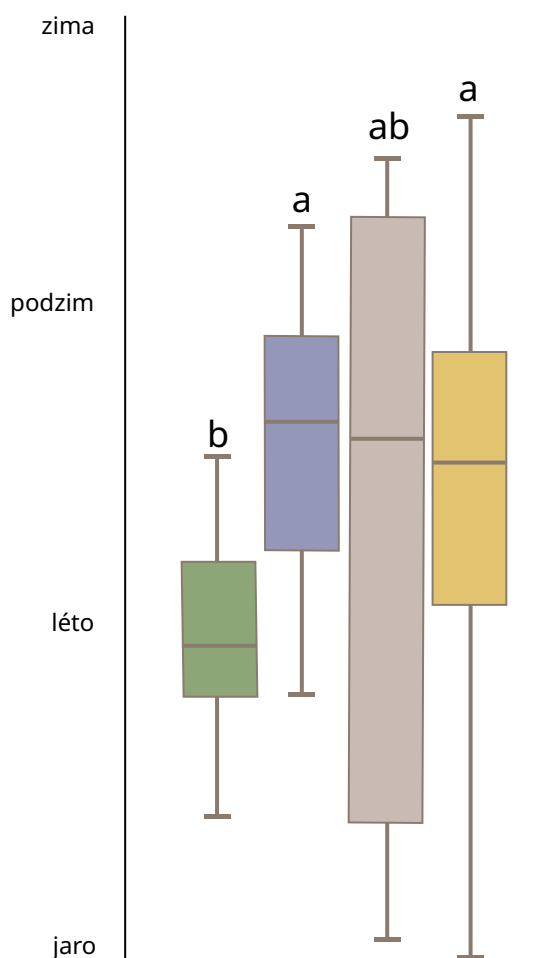
Ve všech vrstvách nadložního humusu probíhají dílčí fáze půdotvorného procesu, na kterých se spolu se saprotrofními houbami aktivně podílejí další půdní organismy (edafon). Jejich společnou aktivitou je především to, že rozmělněním SOM na jemnější částice a enzymatickým rozkladem jejich polymerů vzniká půdní humus a vytváří se půda. Vznik lesních půd je ovlivňován dalšími fyzikálně-chemickými procesy, které souvisejí zejména s pohybem vody (včetně pohybu rozpustných minerálních látek a složek humusu) v půdním profilu a horninovým podkladem.

Box 4: DYNAMIKA OBSAHU BIOMASY MYCELIÍ HUB V LESNÍ PŮDĚ

Relativně vysoké hodnoty biomasy mycelií mykorhizních hub pozitivně korelují s nižší dostupností dusíku v půdě jehličnatého lesa (Ouimette et al., 2020). Ve středně starém smrkovém lese bylo do biomasy ektomykorhizních mycelií investováno až 40 % z čisté primární produkce (NPP), přičemž do produkce jemných kořenů bylo „investováno“ 20 % NPP (Ostonen et al., 2005).

Mikroorganismy v půdě jsou aktivní po celý rok, ale jejich aktivita se v temperátní zóně mění během vegetační sezóny a v souvislosti s fyziologickým cyklem dřevin. Růst mycelií hub různých ekologických skupin pro smrkový les v Národním parku Šumava (1170–1200 m n. m.) ukazuje nejvyšší hodnoty během léta a podzimu (obr. 4.3.2; Štursová et al., 2020). Produkce mycelií hub byla zjišťována metodou vrůstových sáčků definovaného objemu *ingrowth-bags* s pískem a stanovena podle obsahu ergosterolu. Nejnižší nárůst mycelií byl zjištěn v období od prosince do března (0,029 mikrogramu/g), naopak růst dosáhl nejvyšších hodnot v období od června do září (1,22 mikrogramu/g). Mykorhizní mycelia kolonizovala vrůstové sáčky na jaře a v létě, mycelia saprofytních hub (povětšinou plísňí, *Fungi imperfecti*) kolonizovala prostor vrůstových sáčků na podzim a v zimě. Pro stanovení druhové skladby hub byla využita metoda extrakce DNA ze vzorku a její sekvenace. Ve vrůstových sáčcích bylo zjištěno 63–79 % druhů askomycetů, ve vzorcích půdy naopak 58–64 % druhů bazidiomycetů. V půdních vzorcích dominovaly druhy ektomykorhizních hub.

V jiných pokusech byla stanovena aktuální biomasa mycelií u ektomykorhizních hub ve smrkových lesích na 700–900 kg/ha (Wallander et al., 2001). Roční produkce mycelií ve svrchních 10 centimetrech půdy ve smrkovém lese se pohybovala mezi 100 a 300 kg/ha. (Nováková, 2013). Ve vrstvě nadložního humusu (hor. L+F+H) horského smrkového lesa byla stanovena biomasa mycelií desetkrát vyšší než v organické půdě (hor. A) (Baldrián et al., 2013). Podíl biomasy mycelií je vyšší ve vrstvách opadu (L) a ve fermentační (horizont F) vrstvě nadložního humusu, kde aktivně rozkládá POM.



Obr. 4.3.2 Sezónní růst mycelií hub různých ekologických skupin v temperátním smrkovém lese. Výsledky se vztahují k biomase hub hlavních ekologických skupin, vrostlé do růstových sáčků během tří měsíců v hlavních ročních obdobích. Vysvětlivky: zelená – ektomykorhizní druhy hub; modrá – „plísň“ (anamorfní druhy hub, *Fungi imperfecti*); světle hnědá – patogenní houby na rostlinách; žluohnědá – saprotrofní druhy hub. Písmena *a*, *b* odkazují na prokazatelnou odlišnost v produkci biomasy hub ekologických skupin hub ($p < 0,05$). (Upraveno podle: Štursová et al., 2020.)

V nadložním humusu, kde dochází k intenzivní mineralizaci rostlinné frakce SOM (PlantOM, POM) a k uvolňování živin, je soustředěna i nejvyšší biomasa hub na pozadí půdního profilu. „Dolování“ živin z POM v nadložním humusu, jejich zachycování, příjem a přenos patří k nejvýznamnějším funkcím saprofytních hub. Ukazuje se také, že se v určitých fázích na rozkladu a využití SOM podílejí i ektomykorhizní druhy hub, především v enzymatických procesech „dolování dusíku“. Tato schopnost u ECM

hub souvisí i s existencí složitějších myceliálních struktur jejich mimokořenového mycelia – s rhizomorfami, jimž se připisuje explorační a transportní funkce (viz obr. 4.3.5).

Významnou součástí SOM v nadložním humusu (hor. F+H) a ve svrchní vrstvě minerální půdy (A), do nichž pronikají mycelia hub, se tak stává i jejich odumřelá hmota. (MycelialOM, MOM).

Podíl MOM stoupá hlouběji do humifikační vrstvy (horizont H). Snazší rozklad MOM souvisí s příznivějším poměrem uhlíku a dusíku v MOM. Poměr uhlíku a dusíku v rostlinách (v POM) se průměrně pohybuje kolem 20, v MOM se poměr uhlíku a dusíku pohybuje kolem 12–13 (někdy dosahuje až 7), za optimální poměr uhlíku a dusíku v půdě se považuje hodnota kolem 20. Vyšší podíl dusíku v buněčné stěně hub je určen chitinem a dalšími složkami stěny. Chitin je ekvivalentem rostlinné celulózy, jedná se o polymer N-acetyl glukózy. Kromě chitinu jsou ve stěně hub obsaženy i další polysacharidy, jako jsou glukany a glukomanany, které představují ve stěnách hub – 80% – 90% zastoupení. Kromě polysacharidů obsahují stěny hub i na dusík bohatší glykoproteiny a lipoproteiny. Chitin je tak snáze degradovatelný než celulóza. Na jeho rozkladu se podílejí kromě hub i bakteriální společenstva. Na počátečním rozkladu mycelií, kdy je dostupná protoplazma hyf, se více podílejí r-strategové, jako jsou *Aspergillus*, *Penicillium*, *Mortierella* a *Cladosporium* (Brabcová et al., 2016).

Les jako prostředí, kde houby žijí, a jejich funkce v ekosystému lesa

Houby jsou součástí mikrobiomu lesa a jsou v lesním prostředí prakticky všudypřítomné (Baldrian, 2017). V lese jsme obvykle zvyklí vnímat pouze houby, které tvoří plodnice (*mushrooms* and *toadstools*), ale ty představují jen zlomek druhů hub, které se tam vyskytují. Už jen počty druhů hub, které zjišťujeme podle výskytu plodnic a které je možné na určité ploše nalézt, obvykle překračují počty druhů cévnatých rostlin. Počet známých druhů s dobře viditelnými plodnicemi (umělá skupina makromycety) v České republice je odhadován na 4 500, ve Švýcarsku jich uvádějí asi 10 tisíc. Počet druhů do značné míry závisí na množství různých biotopů, na jejich přírodní kontinuitě a zachovalosti, na míře prozkoumanosti a konečně i na množství specialistů a odborníků – terénních mykologů.

Dlouho přehlíženou, ale velmi významnou skupinou půdních saprotrofů jsou houby, které netvoří plodnice a množí se nepohlavně. Častými zástupci jsou rody štětičkovec, *Penicillium*, kropidlák, *Aspergillus*, některé rody bez českých pojmenování, např. *Fusarium*, *Trichoderma* a mnoho dalších. V lesích mají rozmanité funkce, rozkládají SOM, významně se podílejí i na rozkladu MOM, parazitují na rostlinách a živočiších i na jiných houbách. Významně přispívají i k obsahu MOM v půdě. Jsou zkoumány v oboru půdní mykologie a mikrobiologie odpovídajícími a složitými metodami izolace a kultivace v laboratoři (Brabcová et al., 2016). Nyní k jejich poznání přispívají i metody molekulární genetiky.

Vláknité houby plní v terestrických ekosystémech roli primárních rozkladačů (saprophyti). Rozkládají polymery z odumřelých těl rostlin, živočichů a hub. Významnou složkou SOM je dřevo, které však vykazuje nízký obsah organicky vázaného dusíku (N_{org}). Vyšší podíl N_{org} je obsažen v nekromase mycelií hub a hmyzu, obvykle v chitinu, který tvoří stěny hub a vnější kostru hmyzu. Přírodní polymery v nekromase organismů jsou

tedy velmi chudé na obsah dusíku. Pokud je v nich N_{org} obsažen, tak je poměrně pevně vázán v nerozpustných sloučeninách a bez potřebné enzymatické aktivity destruentů jej nelze vydobýt. Podobně pevně je N_{org} vázán i v dalších následně vzniklých komplexních látkách, vzniklých při humifikaci. Vyjmenované složky jsou v aerobních podmínkách nevyužitelné pro bakterie. Kvasinky mají limitovanou možnost proniknout do pevných substrátů a jsou závislé na snadno dostupných živinách. V SOM a v jeho složkách je také zastoupen organicky vázaný fosfor (P_{org}), který houby prostřednictvím pomocných bakterií dovedou dobývat za přítomnosti exoenzymů typu kyselá fosfatázy (u ektomykorhizních hub) a glykosidázy (u hub arbuskulárních mykorhiz).

Box 5: OBSAH FOSFORU A DUSÍKU V RŮZNÝCH SLOŽKÁCH LESNÍCH EKOSYSTÉMŮ

Celkový obsah dusíku v dřevě se však může lišit v závislosti na druhu a části stromu a jeho původu. Obecně se uvádí, že obsah dusíku v dřevě se pohybuje v rozmezí od 0,05 % do 0,5 % hmotnosti. Obsah dusíku v ligninu, který je jednou z hlavních složek dřeva, je obvykle velmi nízký. Podle některých zdrojů může být obsah dusíku v ligninu pouze kolem 0,2 % hmotnosti ligninu. Většina dusíku v dřevě je obsažena v jiných složkách, jako jsou proteiny v buněčné plazmě, nukleové kyseliny v buněčných jádrech a aminokyseliny v buněčných stěnách a cytoplazmě. V myceliích hub je obsaženo obvykle mezi 1–5 % dusíku. Je to mimo jiné dáno i složením stěny hub z chitinu.

Organicky vázaný fosfor je v humusu mnohem dostupnější pro rostliny než fosfor vázaný na minerálech, protože se uvolňuje postupně během procesu rozkladu. Celkově se odhaduje, že organicky vázaný fosfor tvoří v humusu přibližně 10–15 % celkového fosforu. Tento podíl se však může lišit v závislosti na konkrétních podmínkách a druhu půdy.

Svou aktivitou přispívají vláknité houby k uvolňování C, N a P ze SOM. Houby jsou do určité míry adaptovány na růst v prostředích, která jsou na přijatelný dusík chudá. S jeho nedostatkem se vyrovnávají několika způsoby: recyklují ho z vlastních degradovaných hyf, při růstu v substrátech jsou schopné vyhledávat bohatší zdroje dusíku v půdě a enzymaticky je uvolňují, využívají a transportují. Houby mají díky své vláknité struktuře složené z hyf (s pevnou buněčnou stěnou) a vrcholovému růstu těchto hyf schopnost transportovat celou svou protoplazmu směrem k růstovému vrcholu a stěhovat se tak do nových a nevyčerpaných částí substrátu. Tak v rámci svého mycelia minimalizují ztráty své protoplazmy, která by nastala, kdyby část jejich živé hmoty musela zůstat na původním místě bez možnosti se přestěhovat do místa s novými zdroji, kde ještě živiny nebyly vyčerpany. Houby jsou tímto způsobem

schopné se „pohybovat“ a přemísťovat. Jejich opuštěné vláknité struktury (opuštěné chitinové buněčné stěny) se stávají substrátem pro další destruenty (jako MOM). Některé houby v opuštěných hyfových strukturách zanechávají odpočívající výtrusy s poměrně dlouhou klíčivostí (známé u dřevomorky domácí).

Explorační hyfy hub jsou navíc schopné vyhledat místa, kde se vyskytují zdroje minerálních živin, tam je přijmout a přenést do aktivních částí protoplazmy, kde probíhá například tvorba enzymů pro rozklad čerstvého substrátu (nově osídlovaného dřeva, které je na dusík chudé). Houby tak mají schopnost v první fázi dekompozice přenášet dusík do substrátů, které jsou na dusík chudé (např. z minerální půdy do opadu nebo do tlejícího dřeva).

4.3.2 Ekologické (trofické) skupiny hub v lesních ekosystémech

Úloha hub v lesních porostech je syntézou výše popsaných funkcí, které jsou houby schopné zajistit svými tělními strukturami, způsobem života a enzymatickým vybavením. Jejich stélky se sice zdají být ve srovnání se stavbou těla živočichů relativně jednoduché, ale právě tato evolucí vyzkoušená jednoduchost je postavila po bok s jinými snadno přehlédnutelnými organismy, které tmelí současné lesní ekosystémy a umožňují jejich existenci a obnovu v souladu s principem „udržitelného rozvoje“. Funkce rozkladačů se u hub uplatňuje nejen v procesech dekompozice, ale jako by houby přijímaly i „odpovědnost“ za uvolnění živin z nedostupných polymerů, dovedou tyto uvolněné a přijatelné látky v půdním prostoru přenášet tam, kde je lze znovu využít. Proces přenosu živin je z pohledu celého systému nanejvýš bezztrátový a rychle opravitelný. Tím živinové bohatství udržují v místním látkovém koloběhu a brání živinám uniknout z místního systému pryč (např. s dešťovými srážkami).

V úloze rozkladačů se vláknité houby uplatňují při rozkladu organických polymerů a při uvolňování přijatelných monomerů z odumřelých těl různých organismů, objemově především z odumřelého dřeva z lesních dřevin, dále z opadu listů a jehličí, z dřevnatých lodyh odumřelých bylin, ale i z mycelií samotných hub, z exoskeletu bezobratlých a zbytků z mnoha dalších organismů (lišejníků, mechorostů). Vláknité houby ve funkci ektomykorhizních partnerů cévnatých rostlin jsou navíc evolučně adaptovány (přizpůsobeny) k zajištění efektivního sdílení získaných živin také na co nejvyšší uzavření cyklu látek tak, aby tyto látky neunikaly z porostu, například aby nebyly z místních porostů vyplavovány pryč do povodí (srovnej s [kap. 5.2](#)).

Vláknitá struktura houbových hyf svým způsobem růstu, mimotělním „trávením“ a možností transportu protoplazmy se živinami umožňuje schopnost potřebné organické látky ze substrátů nejen uvolnit a okamžitě je využít pro vlastní růst a rozmnožování, jako to bylo a je možné u jejich saprotrofních předků, ale hyfami, resp. rhizomorfiemi, je i přenášet a sdílet s jinými živými složkami celého místního živého systému, a to především prostřednictvím mykorhiz s producenty, tedy s rostlinami a s dřevinami. Houby kromě příkladu mykorhiz vstupují i do jiných, různě pevných interakcí s bezobratlými živočichy a bakteriemi.

Saprotrofní a lignikolní houby

Saprotrofní a lignikolní houby zajišťují biologický rozklad odumřelých těl rostlin a hub a také těl živočichů, včetně jejich produktů. Vlákenné houby (*Basidiomycota* a *Ascomycota*) se účastní především rozkladu polymerů rostlinných těl, které jsou součástí buněčných stěn rostlin a hub, u živočichů jsou schopné rozkládat chitin a keratin. Lignikolní druhy představují velkou skupinu hub, která rozkládá nadzemní i podzemní části dřevin, především celulózu a lignin.

Dřevnatění pletiv v rostlinách a především v dřevinách zabezpečuje pevnost a odolnost jejich těl, kmenů, větví a kořenů a umožňuje jejich dlouhověkost. Celosvětově rostliny do dřeva ukládají obrovské množství fotosyntézou fixovaného CO₂. Dřevo je především zdrojem uhlíku a energie pro mikroorganismy, dusíku a fosforu obsahuje dřevo v porovnání s jinými polymery asi desetkrát méně (box 6). Mineralizace (rozklad) organických látek, v lesních ekosystémech především dřeva, je základní a evolučně původní funkcí hub. Přímý rozklad dřeva závisí na aktivitě organismů, které jsou k tomu enzymaticky vybaveny. V největší míře se jedná o vláknité houby saprofytní (*Basidiomycota* a *Ascomycota*). Kromě hub je pro rozklad dřeva (a další organické hmoty z mrtvých těl rostlin, hub, živočichů a bakterií) významnou aktivitou půdního edafonu a epigeického hmyzu, který z tlející SOM využívá stravitelné složky.

Box 6: EXTRACELULÁRNÍ TRÁVENÍ HUB A EXOENZYMY, MECHANISMY PŘÍJMU ŽIVIN

Houby jsou jako rozkladači odkázány na získávání živin z polymerů, s nimiž se v prostředí lesa běžně setkávají. Jedná se především o složky buněčných stěn rostlin a hub (polymery celulóza, hemicelulóza, chitin) a o složitou polyfenolickou látku lignin. Některé saprofytní houby dovedou rozkládat i složitější složky, i když velmi pomalu (keratin). Tyto látky houby rozkládají v procesu mimotělního (extracelulárního) trávení pomocí sestav extracelulárních enzymů. Enzymy, které se uplatňují při rozkladu lignocelulózových komplexů a chitinu buněčných stěn a rostlin (PFCWD) jsou především celulózy, hemicelulózy, lakázy, peroxidázy, polyfenoloxidázy, ale i proteinázy a chitinázy. U vývojových linií ECM hub se zachovala schopnost produkce enzymů potřebných k uvolnění dusíku ze SOM (Kohler et al., 2015). Jsou to ty vývojové linie, jejichž saprofytní předchůdci produkovali ligninolytické enzymatické sestavy (typ enzymů bílého tlení u lignikolních druhů hub). U některých druhů s ECM strategií je doložena schopnost depolymerace (exogenního, nikoli vlastního!) chitinu působením endochitináz. Tato vlastnost je významná pro recyklaci N_{org} prostřednictvím ECM hub v lesních ekosystémech (Maillard et al., 2013).

Základní podmínkou pro extracelulární trávení je dostatečná vlhkost substrátu (vodní potenciál). Trávení probíhá ve vodním filmu na kontaktu hyfy a tráveného substrátu. Produkty rozkladu jsou obvykle monomery, tedy jednoduché molekuly (jednoduché cukry, aminokyseliny, mastné kyseliny), které jsou přijaty přes buněčnou stěnu a buněčnou membránu do nitra buňky.

Přenos látek do buňky houby je umožněn různými způsoby. V nejjednodušším případě pronikají rozpuštěné látky přes buněčnou stěnu a buněčnou membránu pasivně difuzí po koncentračním spádu, nebo pak aktivním transportem či dalšími specifickými cestami v membráně (symport). V protoplasmě jsou přijaté látky metabolizovány jako substrát, jsou využity ke stavbě stélky a k růstu, nebo jsou uloženy do osmoticky neaktivních zásobních látek. Zásobní látky pak mohou být i spolu s protoplazmou hyfami dále transportovány. Procesy transportu jsou závislé na podmínkách prostředí a na aktuální potřebě mycelia.

Příjem glukózy do houby je řízen koncentračním spádem, který je udržován tak, že přijatá glukóza je houbou bezprostředně vestavěna do zásobního glykogenu. Syntéza glykogenu v protoplasmě hub tak zabezpečuje jednosměrný tok glukózy do buňky z vnějšího prostředí (resp. od hostitele).

Při rozkladu složitých glykoproteinů z nekromasy se uvolňují aminokyseliny, které jsou do buňky přenášeny specifickými póry v buněčné membráně a jsou uloženy do oligopeptidů nebo enzymů.

Přijaté ionty fosforečnanů jsou vázány v makroergních vazbách (vazby s vysokou energií) polyfosfátů (např. ATP), jež mají funkci zdroje energie pro biochemické syntézy v buňce).

Saprotrofní houby lze rozlišit podle toho, kde se na rozkladu SOM nejvíce podílejí. V lesní půdě je vhodné rozlišovat houby podle vazby na půdní horizonty, kde roste jejich vegetativní mycelium. Nejsvrchnější vrstvu nadložního humusu, jako jsou listy, jehlice, plody, drobné větvičky, zdřevnatělé lodyhy bylin, rozkládají houby specializované na složky opadu – skupina hub označovaná *SAP lit* podle anglického slova *litter* – a dále saprofyti aktivní ve vrstvě fermentační (*SAP ferm*), v humifikační vrstvě nadložního humusu a ve svrchní vrstvě minerální půdy s humusem (*SAP hum*). Ve všech vrstvách nadložního humusu tak probíhají dílčí fáze půdotvorného procesu, na kterých se spolu s houbami podílejí další půdní organismy (edafon). Jejich společnou aktivitou, především rozměňováním SOM na jemnější částice a enzymatickým rozkladem jejích polymerů, vzniká půdní humus a vytváří se půda. Vznik lesních půd je ovlivňován dalšími fyzikálně-chemickými procesy, které souvisejí zejména s pohybem vody (včetně pohybu rozpustných minerálních látek a složek humusu) v půdním profilu s horninovým podkladem. Nejvyšší biologická aktivita hub v lesním půdním profilu je soustředěna do nadložního humusu (hlavně do jeho opadové a fermentační vrst-

vy). V humifikační vrstvě a ve svrchní vrstvě A horizontu se zvyšuje podíl bakteriální aktivity. V nadložním humusu, kde dochází k intenzivní mineralizaci rostlinné frakce SOM (PlantOM = POM) a k uvolňování živin, je soustředěna nejvyšší biomasa hub na pozadí půdního profilu (box 5). „Dobývání“ živin z rostlinné OM v nadložním humusu, jejich zachycování, příjem a přenos patří k nejdůležitějším funkcím saprofytních hub. Rozklad MycelialOM je významnější v hlubších vrstvách půdních horizontů.

Box 7: TLEJÍCÍ DŘEVO V LESE – VÝZNAMNÝ ZDROJ DIVERZITY LIGNIKOLNÍCH DRUHŮ HUB

V posledních letech je doceňován význam tlejícího dřeva v lese pro biodiverzitu nejen hub, ale i pro další saproxylické organismy, jako jsou brouci a jiní drobní živočichové, pro obratlovce i bezobratlé, ale i pro mechorosty nebo pro obnovu dřevin. V interakcích s živočichy je funkce lignikolních hub zvláště významná, protože na rozdíl od živočichů jsou houby schopné dřevo biochemicky degradovat a uvolněné živiny využít pro svůj růst a reprodukci. Vyrostlá mycelia, rhizomorfy i plodnice se stávají významnou složkou potravy bezobratlých, kteří tuto schopnost postrádají.

Přítomnost tlejícího dřeva je významná i pro obnovu některých druhů dřevin (např. přirozená obnova smrku ztepilého v horských a podhorských lesích). V konečné fázi rozkladu se tlející zbytky dřeva stávají součástí lesní půdy, části tlejícího dřeva v nadložních horizontech usnadňují zasaňování srážek a zvyšují vododržnost půdy. Na svazích přistupuje k funkcím tlejícího dřeva v lese i funkce půdoochranná (protierozní).

Lignikolní druhy se vyskytují na všech velikostních frakcích dřeva, často vykazují souvislost se způsobem odumření stromu a s jeho způsobem pádu, podobně jsou druhy vázané na velikostní kategorie tlejícího dřeva. Pro výskyt hub na dřevě jsou významné i parametry rozsahu kontaktu ležícího dřeva se zemí či porůstání kmene mechorosty. Jsou rozlišovány i druhy hub specificky rostoucích na jednom rodu dřeviny.

Počty druhů lignikolních hub v pralesních porostech dosahují i několika stovek druhů a podílu až 80 % všech zjištěných druhů hub, které tvoří plodnice. Důležitými referenčními lokalitami v rámci horských porostů ve střední Evropě jsou u nás nejstarší pralesní rezervace Boubínský prales na Šumavě, Žofínský prales a prales Hojná Voda v Novohradských horách. Pro lužní lesy jsou důležitými referenčními lokalitami národní přírodní rezervace Ranšpurk a Cahnov – Soutok na jižní Moravě.

Na příjmu uvolněných minerálních látek a organických monomerů saprofytními houbami se mohou podílet i jiné houby a bakterie (komensalismus). Proble-

matiku rozkladu organických polymerů můžeme dobře demonstrovat u lignikolních druhů hub. Lignikolní houby rozkládají dřevo odumřelých nebo odumírajících dřevin, a to jeho podzemní i nadzemní část. Proces je vhodněji nazývat „tlení“ (používaný termín „hniloba“ je obvykle připisován aktivitě bakterií). Lignikolní druhy hub osídlují přítomné dřeviny v nadzemní i podzemní části. V lesnické praxi jsou obvykle nazývány „dřevokazné“. Některé z nich jsou v tomto ohledu klasifikovány jako parazitické či saproparazitické. V ekologické praxi je vhodnější je označovat z hlediska přírodního procesu jako lignikolní (*wood decaying fungi, lignicolous*). Zahrnují široké spektrum druhů, které se přirozeně podílejí na stárnutí a odumření dřeviny a na rozkladu jejich podzemní a nadzemní dřevní hmoty. V praxi je houbám, které rostou na živých stromech nebo rozkládají dřevo na skládkách, zčásti věnován obor lesnické fytopatologie. Lignikolní druhy hub obvykle pronikají do dřevin přes zranění povrchu působením gravitace a větru (vývraty a zlomy), mechanickým poškozením borky jinými stromy při polomu, působením mrazu, blesku, průnikem hmyzu, narušením kůry zvěří (viz [kap. 4.6](#)), ale i poraněním při těžbě.

Houby jako paraziti dřevin

Řada lignikolních druhů hub, které se vyskytují na živých stromech, je v praktické lesnické fytopatologii řazena mezi parazity dřevin. Takový popis odpovídá vnímání lesa jako zdroje dřeva. Význam tzv. parazitických druhů hub se objevil v souvislosti se zjednodušením a změnou původní druhové skladby lesa na jehličnaté monokultury s mnoha následnými negativními důsledky v podobě poškození výsadby i odrostlých porostů (např. poškození listožravým hmyzem, podkorním hmyzem, poškození zvěří, poškození kořenovými parazity). V lesnické fytopatologické praxi se rozlišují u hub primární paraziti na kořenech především jehličnatých dřevin (václavky a kořenovník). Tyto houby se šíří půdou přes kontakty kořenů pěstovaných jehličnanů, václavky se šíří i rhizomorfami. I po odtěžených jedincích, kteří byli infikováni václavkami a kořenovníkem, přetrvává jejich infekce v půdě, v kořenech a v pařezech, protože tyto houby jsou především lignikolními saprofyty a nejsou závislé na živé dřevině.

Citlivost dřevin (susceptibilita) vůči kořenovým parazitům je obvykle zvýšena i nevhodnými ekologickými parametry stanoviště. Je důsledkem toho, že cílová dřevina (obvykle smrk) je pěstována na úživnějším stanovišti, než jsou její přirozená, a že obecně abiotické parametry stanoviště jsou značně vzdáleny od optimálních hodnot ekologických valencí pěstovaných dřevin (v lepším případě je v porostu více druhů dřevin). Kořenoví paraziti se projevují obvykle už v první generaci jednodruhové kultury, ve druhé generaci po vysazení stejného druhu dřeviny již způsobují velké ztráty. Významným faktorem, který umocňuje výskyt a rychlý atak václavky jako primárního patogena, jsou letní přísušky. Tehdy se může infekce projevit prakticky okamžitým usmrcením stromu během jednoho až dvou týdnů, přičemž václavka pronikne do prostoru vodivých pletiv. Prostor lýka proroste bílým, vějířovitě rostoucím podhoubím, které prostupuje od báze kmene vzhůru, a přerušuje tak pohyb vody a živin mezi korunou a kořeny. Po usmrcení stromu se pak podhoubí václavky pod kůrou přeorganizuje do podoby rhizomorf. Václavka při chronickém působení dlouhodobě přetrvává v napadených kmenech živých stromů a potupně narušuje vnitřní dřevo v kořenech a v pařezové části kmene. To se

projevuje obrannou reakcí stromu v podobě tloušťnutí kmene ve tvaru láhve. Při silném mechanickém zatížení se pak strom láme v podobě ostrých štěpů.

Výraznější poškození kořenů dřevin houbami se obvykle projevuje při výsadbě na opuštěnou zemědělskou půdu (pastvinu, pole). Je to způsobeno vyšší dostupností dusíku v půdě (nižší poměr C : N; hovoříme také o přebytku „reaktivních forem dusíku“, více viz [kap. 6.5](#)). Současně na takových stanovištích chybí charakteristický půdní profil. Je zde především absence nadložního humusu, v němž se přirozeně vyskytují inhibiční mikroorganismy, například vůči kořenovniku působící druhy půdních hub typu *Trichoderma viride* (používaná rovněž jako biofungicid). Negativní vliv má i složení půdy: na jílovitých půdách dochází vlivem sucha k vysychání půdy a jejímu popraskání. Tím jsou přetrvávány jemnější kořeny a takto oslabené a zraněné jsou více vnímavé k infekci václavkou. Po odtěžení jehličnaté monokultury, která už byla napadena některým z kořenových parazitů, zůstávají v půdě kořeny a pařezy napadených jedinců. Na nich totiž kořenoví paraziti přetrvávají a dále rozkládají zbytkové dřevo. Následná výsadba stejného nevhodného druhu dřeviny na stanoviště je jako servírování nového substrátu přítomným parazitům. Týká se nejen václavky nebo kořenovniku, ale i jiných druhů hub, které osídlují kořeny a pařezové části starých a stárnoucích dřevin. Jako jeden z potenciálně významných kořenových parazitů introdukovaných lesních dřevin, modřínů a douglasky (ale může se projevit i u smrku ztepilého) se může jevit například hnědák Schweinitzův (*Phaeolus schweinitzii*). Porosty zmíněných introdukovaných dřevin nejsou zatím tak uniformní a rozsáhlé, ale je třeba s tímto rizikem počítat při jejich masivnější výsadbě. Pokud by se v první generaci na jehličnanech tento druh projevil, je pravděpodobné, že vliv přetrvávající infekce z infikovaných kořenů na nové stejnodruhové výsadby může způsobit poškození následného porostu stejného druhu dřeviny. Je známo, že v parcích se starými jedinci douglasky tisolisté se hnědák Schweinitzův vyskytuje pravidelně (Americká zahrada u Chudenic na Plzeňsku, Arboretum v Bílé Lhotě nedaleko Litovle). Je tedy na pováženu, zda nadále sledovat zahradně architektonický přístup a vysazovat nadále douglasku na stejné místo. U hnědáka Schweinitzova nebyla pozorována akutní fáze infekce v podobě, jaká je známá u václavky. Poškozuje však dřevo výše ve kmene (8–12 m vysoko), podobně jako jej poškozuje kořenovík vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*).

Houby, které v lese přirozeně napadají kořenové systémy stárnoucích stromů, v přirozeném cyklu lesa urychlují generační obměnu jedinců dřevin. Způsobují či urychlují jejich vývraty či zlomy v pařezové části kmene. Takoví stromoví jedinci jsou pak mnohem náchylnější k působení větrů. Vidíme, jak se zde biotické a abiotické interakce podílejí na vzniku přirozených disturbancí. V lese, který má různověkou strukturu, tak tito jedinci působí ve prospěch dynamického střídání generací. U oslabených stejnověkých starších jednodruhových porostů mohou způsobit katastrofu. Řada těchto lignikolních druhů hub je však vázána na opravdu staré, postupně se rozpadající stromy. Vzhledem k tomu, že v krajině i v lesích takoví mohutní jedinci stromů nenávratně a bez náhrady mizejí (krátká doba obmýtí), stávají se tyto druhy stále vzácnějšími a ohroženějšími. Jmenujme několik příkladů: na starých dubech je to trsnatec lupenitý (*Grifola frondosa*) nebo při bázi starých jedlí bělokorých kotrč štěrbákový (*Sparassis brevipes*). K zatím běžným druhům patří například kotrč kadeřavý na kořenech a v pařezové části starých

jedinců borovice lesní nebo vějířovec obrovský (*Meripilus giganteus*), obvykle při bázi starých buků a javorů. V současné době má jeden z druhů, který napadá kořeny jedle, bondarceвка horská (*Bondarzewia montana*), významný podíl na odumírání starých jedlí v pralesních rezervacích (Milešický prales na Šumavě). Je otázka, nakolik se změnilo tamní pralesní stanoviště. V okolí se šíří lýkožrouti a to může naznačovat častější přísušky vlivem dlouhodobých suchých period, spojených se zvyšující se průměrnou teplotou (o 2 °C za posledních asi 30 let), významné mohou být i spady reaktivních forem dusíku. Zraněné kmeny a kořeny listnáčů jsou přirozeně napadány velmi hojným dřevomorem kořenovým (*Hypoxyylon deustum*). Tato houba běžně poškozuje i mladší stromy, mechanicky zraňované nejen v lesních porostech, ale i ve městech a parcích.

Box 8: SLOŽENÍ DŘEVA A JEHO TLENÍ

Hmota dřeva a další rostlinný materiál jsou tvořeny buňkami, v jejichž buněčných stěnách je zastoupena především celulóza, hemicelulózy a lignin. Tyto látky mohou být využívány jako zdroj energie, pokud jsou organismy vybaveny potřebnými komplexy enzymů k jejich rozkladu.

Celulóza zahrnuje 40–50 % sušiny buněčných stěn. Základem celulózy je přímý řetězec glukózových jednotek, vázaný glykosidickou vazbou. Krystalická struktura celulózy je fibrilární a dřevu poskytuje pružnost. Celulózový komplex rozkladných enzymů tvoří tři hydrolytické enzymy. Houby, které rozkládají celulózu a hemicelulózy, jsou označovány jako houby hnědé destrukční hniloby (Rypáček, 1957). Zbytkový materiál po rozkladu celulózy je červenohnědě zbarvený, má kostkovitý rozpad a je křehký. Je převážně tvořen ligninem a zbytkovými látkami. V současné době se ukazuje, že houby hnědé hniloby (*brown-rot fungi*, BRF) se objevily během evoluce nejméně pětkrát, nejvíce jich je zastoupeno v řádu *Polyporales* (Liu S. et al., 2022). Ke známým rodům a druhům patří například troudnatec páskovaný (*Fomitopsis pinicola*), sírovec žlutooranžový (*Laetiporus sulphureus*), březovník obecný (*Piptoporus betulinus*), dřevomorka domácí (*Serpula lacrymans*), trámovky (rod *Gloeophyllum*) a poprašky (rod *Coniophora*).

Hemicelulózy jsou polymery hexózy, pentózy nebo podjednotek uronové kyseliny. V listnatých dřevinách jsou zastoupeny ve 25–40 % sušiny buněčných stěn. U jehličnanů jich bývá 25–30 %. Skladba hemicelulóz v jehličnanech a listnáčích se odlišuje. V jehličnanech převládají glukomany, u listnáčů xylany. Rozklad hemicelulóz se děje celulázami.

Lignin je polymer, vzniklý náhodnou polymerací jednotek, a jeho struktura je obtížně definovatelná. Je to amorfni látka, složená z fenolických jader tvořených fenolickými alkoholy (kumarylalkohol, coniferylalkohol a sinapylalkohol). Poměry složek, které tvoří lignin u jehličnanů a listnáčů se liší.

V dřevě jehličnanů je 25–35 % ligninu, v dřevě listnáčů je 18–25 % ligninu. Lignin zabezpečuje pevnost dřeva.

Lignin je velmi odolný k mikrobiální degradaci, a to právě proto, že jen málo organismů je vybaveno vlastním enzymatickým systémem pro rozklad ligninu (viz také [kap. 4.1](#)). Makromolekuly ligninu se vyznačují velmi vysokou mírou strukturní a prostorové nepravidelnosti. Proto je k rozkladu ligninu potřebný poměrně vysoký počet enzymů, přičemž každý z nich umožňuje rozložit jen jeho určitou část. Ligninolytický rozklad dřeva je nazýván korozivní (Rypáček, 1957) a způsobuje tzv. bílou hnilobu dřeva (*white-rot fungi*, WRF).

K houbám bílé hniloby patří především bazidiomycety z podkmene *Agaricomycotina*. Molekulárními metodami analýzy genomu hub byl dosud prokázán výskyt genomů produkujících komplex enzymů lignino-celulolytického systému pro 20 zástupců z řádu *Agaricales* (pečárkotvaré), 45 zástupců řádu *Polyporales* (chorošotvaré), 5 zástupců z řádu *Russulales* (holubinkotvaré) a 2 zástupce z řádu *Hymenochaetales* (kožovkotvaré) (Kijpornyogpan et al., 2022). WRF lze rozdělit na dvě skupiny. Jedna rozkládá současně obě složky lignocelulózy (celulózu a lignin) a druhá selektivně rozkládá komplex ligninu. Do první skupiny patří zástupci chorošů rodu outkovka (*Trametes*), šedopórka (*Bjerkandera*), troudnatec (*Fomes*), lesklokorka (*Ganoderma*), choroš (*Polyporus*) a další. Do druhé skupiny patří zástupci rodů rezavec (*Inonotus*), ohnivec (*Phellinus*), koževka (*Hymenochaete*).

Rozklad ligninu je zahajován nespecifickým extracelulárním oxidačním procesem, spojeným se sekrecí peroxidu. Jednou možností takového procesu je, že se peroxid za přítomnosti iontů Fe^{2+} rozpadá při tzv. Fentonově reakci na dva hydroxyradikály OH^\bullet . Tyto radikály způsobují oxidaci fenolických i nefenolických částí ligninu. Existují ještě jiné varianty oxidační fáze, kdy je struktura ligninu narušena do té míry, že se do struktury ligninu dostanou jiné enzymy: v dalším postupu rozkladu se uplatňují enzymy, jako jsou lignin peroxidáza, lakáza, mangan peroxidáza, aryl alkohol peroxidáza, glyoxal oxidáza a peroxidáza. Proces rozkladu ligninu je velmi složitý, má více variant možností, závislých i na druhu zúčastněné houby a parametrech prostředí. Některé části naznačených procesů, které vedou k biodegradaci ligninu nebo alespoň k jeho narušení a možnosti uvolnit přijatelné monomery s dusíkem, se podařilo prokázat i u některých druhů ektomykorhizních hub. Možnost existuje už jen proto, že ektomykorhizní houby jsou v některých liniích evolučně blízké houbám lignikolním, například z řádu holubinkotvarých (*Russulales*). Je tedy možné, aby se u nich dosud přítomné geny pro vznik vhodných enzymů aktivovaly (exprese genů). Proměny podmínek prostředí mohou k těmto změnám přispět.

Ranoví paraziti

Tyto houby vnikají do živých stromů zraněními po zlomu větví nebo mrazovým poškozením kmene. Jsou přirozenou složkou lesa. V lese pomáhají obnově lesa tím, že urychlují rozpad kmenů a zlomy mohutných větví. Rostou obvykle ve vnitřní části dřeva – v jádru. Ke zlomu v koruně nebo v kmeni dochází v časovém odstupu – dříve nebo po mnoha letech – v závislosti na enzymatické výbavě houby.

Druhy, které přednostně rozkládají celulózu, způsobují rozpad stromu rychleji (sírovec žlutooranžový *Laetiporus sulphureus*, troudnatec páskovaný *Fomitopsis pinicola* – tedy druhy hnědého tlení). Druhy, které rozkládají dřevo bílou hnilobou, využívají přednostně lignin, běžným příkladem je troudnatec kopytovitý (*Fomes foementarius*) na listnáčích, rozpad kmene nastává poměrně pomaleji.

Typickým příkladem dlouho trvající infekce jsou ohňovce (rod *Phellinus*). Většina z nich roste v jádrové části kmenů a kmenových větví starých jedinců dřevin, některé z nich jsou proto velmi vzácné a jsou považovány za ohrožené (Červený seznam hub; Holec a Beran, 2006). Ohňovce rozkládají přednostně lignin. V poškozeném dřevě jsou zřetelné komůrky s bílou celulózou, která zůstala po využití ligninu, popisované jako voštinová hniloba. Běžný je ohňovec statný (*Phellinus robustus*), který napadá zastíněné kmenové větve dubů, ohňovec Hartigův (*Phellinus hartigii*) je vzácnější, vázán především na jedle, ohňovec borový (*Phellinus pini*) na borovici lesní, ohňovec obecný (*Phellinus igniarius*) se vyskytuje na různých listnáčích. V horských lesích je velmi vzácný ohňovec ohraničený (*Phellinus nigrolimitatus*), který roste na jedlích a na smrku v místech jejich přirozeného výskytu. Vzácné a ohrožené druhy ohňovců jsou vázány na staré jedince břízy na rašeliništích, například ohňovec Lundellův (*Phellinus lundellii*) a ohňovec hladký (*Phellinus laevigatus*).

Skládkoví paraziti

Takzvaní **skládkoví paraziti**, jak jsou tyto lignikolní houby označovány z hlediska lesnické a dřevařské praxe, osídlují přirozeně odlomené větve dřevin a zlomy kmenů. Obvykle rostou v povrchové části dřeva, v běli. Patří sem např. druhy rodu bránovítec (*Trichaptum*), klanolístka obecná (*Schizophyllum commune*), druhy rodu outkovka (*Trametes*), trámovka (*Gloeophyllum*) a pevník (*Stereum*). Na skladovaném dřevě se objevují i houby, které pronikly do kmenů už dříve při poranění, výrazným příkladem je šupinovka zhoubná na kmenech topolů.

V souvislosti s novými technologiemi zpracování dřeva, kdy je využívána dřevní štěpka na výrobu lepených desek, je nutné kontrolovat kvalitu použitého dřeva a vyloučit dřevo napadené lignikolní houbou. Pokud je například k výrobě desek typu OSB použito infikované dřevo, a není dostatečně tepelně ošetřeno, může v podmínkách následně zvýšené vlhkosti v konstrukci dojít k oživení houby a k poškození stavby.

Odumírání větví v korunách stromů při zastínění provázejí houby v **procesu samočištění korun**. Osídlují primárně oslabené větve vyšších řádů v koruně a postupně způsobují jejich odlomení. Místo zlomu je při optimálním průběhu procesu osídleno touto houbou a postupně se zahojí. Mezi tyto houby patří i druhy, které vytvářejí viditelné plodnice a které se objevují už na odumřelých větvích na stromě a následně odpadlých na zem (součást *fine woody debris*). Na dubech jsou to spo-

lečenstva s hojným struhákem blanitým (*Radulomyces molaris*) nebo kornatkou du-bovou (*Peniophora quercina*). Snižují pravděpodobnost napadení zastíněných větví jinými druhy, například ohňovcem statným (*Phellinus robustus*), které pronikají do jádrového dřeva a způsobují zlomy v koruně.

Rychlost rozkladu dřeva vláknitými houbami závisí na druhu dřeviny. Obecně platí, že listnáče se širšími a kontinuálními vodivými pletivami jsou osídlovány rychleji než jehličnany s tracheidami (Harmon et al., 1986). Dřevo listnáčů má relativně vyšší obsah dusíku a nižší poměr C : N, což je pro rozklad příznivější. Dřevo jehličnanů obsahuje více ligninu (polyfenolické látky vyskytující se v ligninu obecně rozklad brz-dí). Definice frakcí odumřelého dřeva a znalost dynamiky jeho rozkladu v lesních porostech je v současné době významná pro simulaci procesů, které jsou zahrnuty v modelech C cyklu (Russell et al., 2015).

Box 9: OBNOVA SMRKU ZTEPILÉHO NA TLEJÍCÍCH KMENECH V HORSKCH OBLASTECH

Důležitou nikou, na které závisí i přirozená obnova smrku ztepilého, je prostor pod kůrou odumřelých jedinců (vývrátů, zlomů, ale i pařezů). Příkladem jsou vývraty smrku v horských polohách. Kmeny zlomů nebo vývrátů, na nichž proběhl nerušený vývoj společenstev mikroorganismů pod kůrou, se postupně stávají vhodným místem pro uchycení semen a vývoj semenáčků a odrostků smrku. Kůra, často s porostem mechorostů, chrání prostor lýka před vysycháním a udržuje integritu úzkého prostoru pod ní. V něm se vyvíjí společenstva mikroorganismů (hub, bakterií) a drobných půdních organismů. Jejich rozkladnou činností tu vznikne tenká vrstva „humusu“, do níž proniknou kořeny semenáčků smrku, které se zachytily na kůře a vyklíčily. Kořeny smrku pronikají pod kůrou po obvodu kmene, a jak se kůra smrku naspodu kmene uvolňuje, postupují kořeny smrkových odrostků podél povíslé kůry, až dosáhnou na půdu a ukotví se zde. Postupně s rozkladem vlastního kmene houbami zůstávají nově narostlému smrku tzv. chůdovité kořeny. Již v tomto úzkém prostoru s podkorním humusem jsou na semenáčcích vyvinuté ektomykorhizy (obvykle druhu *Tylospora fibrillosa*), po dosažení půdního profilu se na odrostcích vyvinou i ektomykorhizy dalších druhů hub, které jsou společné i s dospělými stromy. Odrostlý strom se tak začleňuje do mykorhizního systému celého lesa. Rozkladu dřeva se zde účastní saprofytní i dřevorozkladné houby a spolu s dalšími mikroorganismy a specifickým edafonem udržují podmínky pro obnovu smrku v jinak málo příznivém prostředí (kompetiční porost třtiny chloupkaté, chladné polohy konkávních tvarů povrchu s déle trvající sněhovou pokrývkou; Lepšová, 2001). Kmeny smrku, na kterých byla odstraněna kůra (asanace kůrovce stojících nebo ležících kmenů smrku), k obnově smrku nepřispívají, protože jim chybí živné prostředí, jež se vyvíjí pod kůrou přirozeně padlého kmene.

Rozklad odumřelých stromů různými druhy hub odpovídá způsobu, jakým jedinec odumřel (zlom, vývrát, souš). Rozmanitost druhů hub a jejich výskyt na těle odumřelých stromů je řízen podmínkami tam, kde rozklad probíhá: v částech těla stromu (kořenech, pařezové části, kmeni, větvích, prostoru pod kůrou), dostupností vody (ve spodní části stromu je dlouho zachována kapilární vodivost, pod kůrou je více přístupných živin včetně vyšší zásoby dusíku, přítomná kůra chrání před rychlým vysycháním atd.). Jsou popisovány sukcesní řady druhů lignikolních hub na odumírajících a odumřelých druzích dřevin (sukcese společenstev hub) (Pouska et al., 2010, 2011).

Veškerá mikrobiální aktivita, jejímž výsledkem je dekompozice organické hmoty (v půdě pak např. mineralizace), je řízena především teplotou a vlhkostí rozkládaného substrátu. V zamokřených substrátech, kde je výrazně snižena saturace kyslíkem, se vláknité houby neuplatňují (zkušenost byla využívána při uskladňování dřeva na horách ve splavových nádržích). K rychlejšímu rozkladu dřeva dochází u kmenů ležících na zemi než u souší. Rychlost rozpadu odumřelých stojících kmenů je řízena i tím, jak brzy kmeny nebo jejich zlomy spadnou k zemi. To obvykle souvisí s příčinou odumření stromu. Mikrobiální rozklad souší s následným zlomem je obvykle nejrychlejší v pařezové nebo kořenové zóně, kde je vyšší vlhkost. Zlomy smrků napadených kůrovcem vznikají výše na kmeni (působením korozivní hniloby troudnatce páskovaného). Pád kmenů jasanů, v posledních letech odumírajících vlivem infekce patogenní houbou *Chalara fraxinea* (u nás potvrzena v roce 2007), urychlují jiné druh hub, které rozkládají pařezovou část kmene (nejčastěji opět václavky, rod *Armillaria*).

Box 10: ROZKLAD KŮROVCOVÝCH SOUŠÍ

Jako kůrovcové souše jsou označovány suché stromy, které odumřely po masivním napadení lýkožrouty. Kůrovcové souše (obvykle smrku ztepilého) v horských a podhorských lesích jsou osídlovány z pařezové části václavkou (*Armillaria*, obvykle václavkou smrkovou, *A. ostoyae*, nebo václavkou severskou, *A. borealis*), jejíž plodnice se objevují již první rok po odumření stromu. Výše v kmenové části jsou souše osídlovány chorošem troudnatcem páskovaným (*Fomitopsis pinicola*, šíření – přenos – kůrovci) nebo později dřevokazem čárkovaným (*Trypodendron lineatum*). Troudnatec páskovaný je vybaven pouze celulózami, takže v dřevě rozkládá jen vlákna celulózy a hemicelulózy, která zpevňují vodivá pletiva a tvoří vláknitou strukturu dřeva. Vlivem rychlého rozkladu celulózy a ztráty pružnosti a pevnosti dřeva se kůrovcové souše lámou po 3 až 6 letech. První plodnice troudnatce se objevují už i druhým rokem na kmeni. Zbytkové dřevo rozložené troudnatcem páskovaným vykazuje hnědou kostkovitou hnilobu (korozivní), brzy se rozpadá a stává se složkou nadložního humusu a přispívá k jeho vododržnosti. Pro pověstnou obnovu smrku na tlejících kmenech je toto dřevo nevýznamné.

Box 11: KOŘENOVÍ PARAZITI DŘEVIN – VÝZNAMNÝ KOMPLEX PATOGENŮ V KOŘENOVÝCH SYSTÉMECH, AKUTNÍ A CHRONICKÉ POŠKOZENÍ

Kořenové patogeny typu kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum* agg.) nebo václavky (především václavka smrková, *Armillaria ostoyae*, a další druhy komplexu prstenatých václavek) se masivně vyskytují v monokulturálních výsadbách jehličnanů, především smrku ztepilého (Marek a Lepšová, 1999), méně v první generaci po původním porostu (např. v lužním lese, v pásmu doubravy nebo květnaté či podhorské bučiny, ale i při výsadbě na bývalé zemědělské půdě), ale pravidelně zejména ve druhé a další generaci lesa. Jejich masivní výskyt souvisí s vyšší dostupností dusíku v (bývalé zemědělské) půdě a s monokulturálním způsobem pěstování dřevin.

Kořenové patogeny se šíří komplexními houbovými strukturami (rhizomorfi) anebo na kontaktech kořenů monokulturální dřeviny. Infekční léze václavky jsou přítomné na povrchu kořenového systému smrku v latentním stavu. Jedinec smrku v optimálních podmínkách rozšíření infekce vzdoruje, ale v podmínkách přísušku v půdě, při poranění kořenů vznikem prasklin v půdě (v jílovitých půdách) a při zvýšené dostupnosti minerálních forem dusíku se obranyschopnost jedince smrku snižuje.

Infekce václavkou se velmi rychle rozvine v akutní fázi, kdy václavka proniká do lýkové části pod kůru a strom během krátké doby usmrtí (toto se projevuje i ve spodní části kmene čerstvých kůrovcových souší, jejichž spodní část kmene je ještě vitální, nebo u jednotlivých stromů na suchých stanovištích). Dlouhodobý vliv václavky způsobuje destabilizaci stromu hnilobou a vznikem dutiny uvnitř stromu v pařezové části, kdy se pevnost kmene oslabuje a posléze dochází k charakteristickému zlomu v kmeni.

Dalším příkladem specifického druhu hub, které způsobují hnilobu v kořenové a pařezové části kmenů, je například hnědáček Schweinitzův (*Phaeollus schweinitzii*), který parazituje na jehličnanech, v arboretech a v parcích běžně poškozují staré jedince douglasky tisolisté (*Pseudotsuga mensiesii*). Z důvodu udržení architektonické kompozice parků je obvykle snaha na místo po odumřelé dřevině sázet stejný druh, což z fytopatologického pohledu není vhodné.

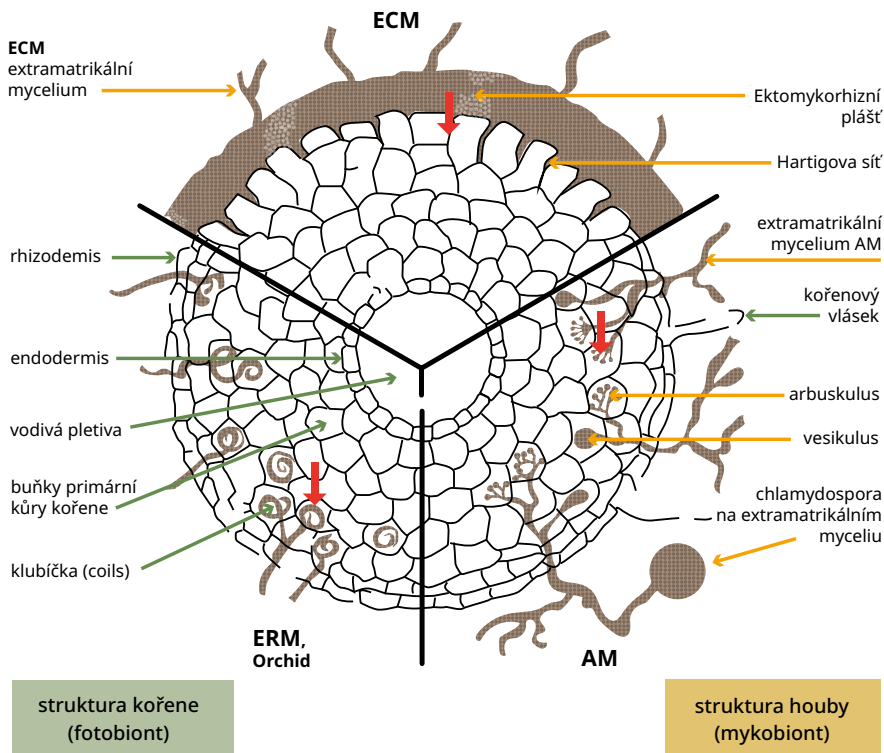
4.3.3 Mykorhizní houby

Společným znakem mykorhizních hub je jejich vzájemně prospěšné soužití s rostlinami. Objevilo se již při přechodu rostlinných předchůdců do prostředí souše, které spolu s nimi začaly tyto houby osídlovat. V současné době je známo několik základních

typů mykorhiz, které se vyvinuly jako adaptace mykorhizních systémů na podmínky prostředí. Houbový partner se nazývá mykobiont a rostlinný partner je fotobiont (podobné označení mají i partneři v lišejnících, kde jsou fotobionty řasy a sinice). Obecně fotobiont poskytuje do společného života houbovému partnerovi cukerné látky, které jsou produktem fotosyntézy, a mykobiont zabezpečuje dostatečný příjem minerálních živin, vody a růstových látek. Jedná se o typ mutualistické (vzájemně prospěšné) symbiózy.

Typy mykorhiz

Mykorhizní houby se vyskytují v kořenové zóně dřevin (rostlin), a to v nejněžších (posledních řádech) kořenů, a tvoří mykorhizy – společné útvary dřeviny a mykorhizní houby. Z mykorhiz vyrůstají hyfy hub do okolní půdy, odtud čerpají vodu a minerální látky, které využívají, ale především je přenášejí na symbiotickém rozhraní do rostliny. Mykorhizní houby získávají od rostlin produkty fotosyntézy, jako jsou zdroje uhlíku a energie. Mycelia mykorhizních hub násobně zvětšují prostor, odkud mykorhizní rostlina může získávat vodu a potřebné minerální látky. Evoluce, myceliální struktury a funkce mykorhiz jsou popsány v kapitole 3.2. Jedná se o arbuskulární mykorhizy (AM), ektomykorhizy (ECM) a erikoidní (ERM) a orchideové (ORCHID) mykorhizy.



Obr. 4.3.3 Schéma tří základních typů mykorhiz – příčný řez mykorhizou. **ECM:** Ektomykorhiza lesních dřevin, na povrchu je ektomykorhizní plášť, z něj pronikají do primární

kůry kořene přehrádkované hyfy, obalující korové buňky. Tato extracelulární struktura je zvaná Hartigova síť a proniká maximálně k endodermis. Kontakt mykorhizy a půdního prostředí zabezpečují extramatrikální hyfy u všech typů mykorhiz, u ECM i rhizomorfy. Kořenové vlásky nejsou vyvinuty. **AM:** Arbuskulární endotrofní mykorhiza, běžná u bylin a travin, u některých dřevin. Nepřeřádkované hyfy houby pronikají do buněk primární kůry kořene, kde se násobně dichotomicky větví za vzniku arbuskulů. Arbuskuly vyplňují celý objem korové buňky. V některých buňkách vznikají vesikuly s obsahem zásobních látek. Z epidermis kořene vyrůstají kořenové vlásky. **ERM, Orch:** Endotrofní mykorhizy u orchidejí a u vřesovcovitých jsou si morfologicky podobné. U **Orch** houba vyplňuje vnitřní prostor korové buňky klubíčky hyf, které vstupují přes rhizodermis do vrstvy korových buněk. Klubíčka hyf u **ERM** osídlují povrchové buňky (rhizodermis) nejmladších jemných kořenů. Výměna minerálních látek (P, N) a cukerných metabolitů v mykorhizách probíhá právě na těsném kontaktu buněk rostlina/houba (na symbiotickém rozhraní).

Látková výměna mezi rostlinou a houbou v mykorhize

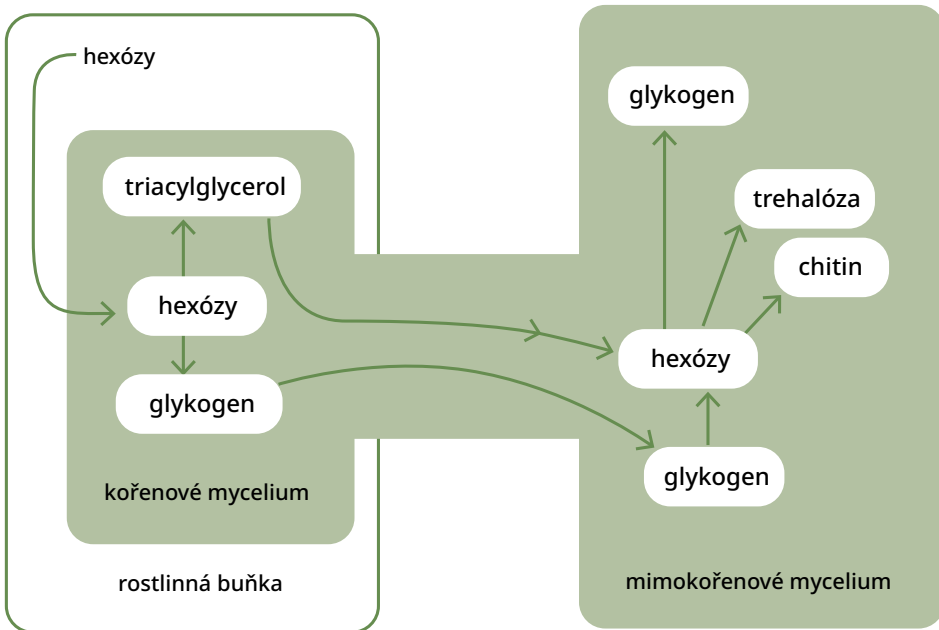
Mykorhiza je místem velmi těsného kontaktu hostitelské rostliny a mykorhizní houby. Látková výměna mezi mykorhizní houbou a hostitelskou rostlinou se odehrává na symbiotickém rozhraní, při jehož vzniku nedochází k narušení buněčné integrity partnerů. Symbiotické rozhraní u AM je realizováno na povrchu arbuskulů uvnitř buňky primární kůry kořene (endomykorhiza). U ECM je realizováno na kontaktu Hartigovy sítě a povrchu buněk primární kořenové kůry (ektomykorhiza) postranních krátkých kořenů. U ERM pronikají klubíčkové hyfy mykobionta do buněk svrchní pokožky kořene, rhizodermis (endomykorhiza), opět tak, aniž by porušily její buněčnou integritu. Přenos látek ve své fyziologické a biochemické podstatě je u AM, ECM i ERM velmi podobný. Schéma struktury symbiotického rozhraní a procesy přenosu látek jsou znázorněny na příkladu arbuskulární mykorhizy.

Lokalizace mykorhiz do primární kůry (resp. do rhizodermis) kořenů poukazuje na to, že látková výměna mezi partnery se odehrává v nejmladších koncových kořenech rostlin/dřevin hned za rostoucí kořenovou špičkou. Mykorhizy jsou po nějakou dobu funkční, posléze dochází k suberizaci (korkovatění) primární kůry. Kořen pak buď odumírá (ektomykorhiza), anebo mu zůstává pouze vodivá funkce.

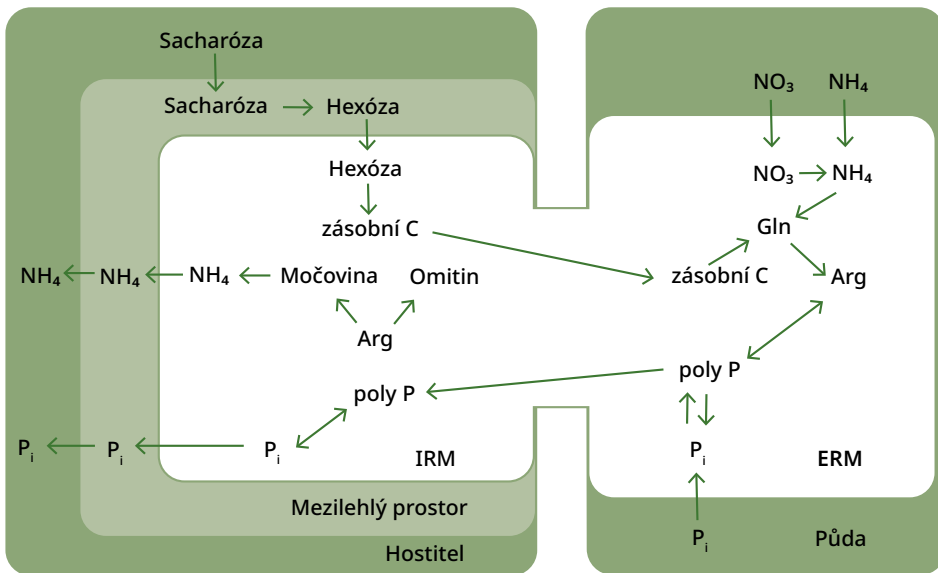
Jednotlivé mykorhizy vznikají, stárnou a odumírají a v celém kořenovém systému se jejich soubor projevuje jako mutualistická symbióza. Životnost AM a ERM je poměrně krátká, uvádí se jeden až dva týdny, pak začne mykorhiza stárnout a v další rostoucí části kořene vzniká nová. Zvláštností ERM je to, že během stárnutí buňka rhizodermis vyplňuje svou stěnu fenolickými látkami a odpovídající části kořene zůstane pouze vodivá funkce. Při procesu dezintegrace ERM využívají rostlinné buňky i aminokyseliny (monomery) a fosfor uložený v podobě ATP v odumírajících strukturách houby. Obměna ektomykorhiz probíhá obvykle v sezónním nebo v ročním cyklu v řádu týdnů nebo měsíců. Nefunkční ECM odumírají a hlavní kořen, na kterém byly umístěny, tloustne a podržuje si vodivou funkci. Nekromasa krátkých kořenů s ektomykorhizami se stává významnou součástí SOM se zvýšeným obsahem organických forem dusíku a fosforu.

Symbiotické rozhraní mezi buněčnou membránou AM houby a periarbuskulární membránou buňky kůry kořene představuje výrazně rozsáhlou plochu pro inten-

živní látkovou výměnu mezi rostlinou a houbou. Přenos látek přes membrány je řízen specifickými transportními mechanismy. Schéma příjmu glukózy a přenosu fosforu a dusíku je zachyceno na obr. 4.3.4a a 4.3.4b (použito schéma pro AM).



Obr. 4.3.4a Schéma metabolismu uhlíkatých látek na symbiotickém rozhraní a jejich transport do mimokořenového mycelia u AM. Vlevo je schematicky znázorněna struktura AM v korové buňce kořene, vpravo je znázorněno mimokořenové mycelium AM houby v půdě. Významnou charakteristikou AM systému je, že celá struktura buňky je nepřehrádkována (coenocyt). Houby, které se účastní ECM a ERM, mají mycelia přehrádkovaná, schéma fungování je obdobné. Glukóza je po koncentračním spádu transportována přes symbiotické rozhraní buněčných membrán rostliny a houby do buňky houby a je okamžitě uložena do transportovatelných látek (glykogenu a triacylglycerolu). Přijaté látky jsou využity pro růst a metabolismus AM houby na stavbu buňky, stěny (chitin) a do zásobních látek (glykogen). (Upraveno podle: Rozmoš, 2007, Pfeffer et al., 2004.)



Obr. 4.3.4b Schéma metabolismu a přenosu fosforu a dusíkatých látek mezi půdou, AM houbou a hostitelskou rostlinou. AM mykorhizní houba přijímá z půdního roztoku (vpravo) iontové formy dusíku a fosforu. V myceliu je dusík vázán na glycín (Gln) za vzniku argininu. Reaktivní fosfor je vázán do polyfosfátů. Polyfosfáty spolu s argininem jsou myceliem transportovány do mykorhizy (vlevo). Zde jsou minerální živiny uvolněny z transportovatelných forem a jsou přeneseny do hostitelské rostliny opět v minerální podobě. (Upraveno podle: Rozmoš, 2007, Jin et al., 2005.)

Rozhraní mykorhiza/půda a mycelium/půda

Mykorhizní houby jsou součástí půdního mikrobiomu (spolu se saprofytními houbami, bakteriemi, řasami a sinicemi). Samotné mykorhizy se vyskytují v nejmenějších kořenech posledního řádu. Z mykorhiz všech typů vyrůstá do vnějšího prostředí půdy vláknitý systém hyf, který u rostlin nahrazuje funkce kořenového vlášení. **Jedná se o mimokořenový myceliální mykorhizní systém.** Mykorhizy a systém půdního mycelia, jejich vývoj, růst a funkce pro hostitelskou rostlinu znamenají investici cukrů (vlastních produktů fotosyntézy), ale zároveň také značnou efektivitu v zisku živin a vody z většího objemu a plochy půdy, než by rostlina pokryla svými kořeny. Oblast povrchu těsně přiléhajícího k mykorhizám, **mykorhizosféra**, a k jejich síti hyf, **mykosféra**, jsou prostory sdílené spolu s dalšími mikroorganismy včetně bakterií, do nichž houba uvolňuje různé signální látky a živiny. Hyfy hub v metabolicky aktivních částech (v oblasti růstového vrcholu) vylučují na povrch svých buněčných stěn a do mykorhizosféry **enzymy** (exoenzymy, [box 6](#)). Exoenzymy jsou vylučovány hyfami hub, které při exploraci substrátu dosáhly na vhodný zdroj živin ve vnějším prostředí. Jejich funkcí je rozklad biopolymerů (makromolekul) na přijatelné minerální formy nebo organické monomery. Hyfy dále vylučují jednoduché organické látky, kterými ovlivňují své těs-

né prostředí (viz také [kap. 4.1](#)). Mykorhiza ovlivňuje bezprostřední fyzikálně-chemické prostředí mykorhizosféry úpravou pH, vylučuje látky, které udržují dostačující vlhkost (vodní potenciál) pro aktivitu exoenzymů, chrání se chemickými látkami (antibiotiky) proti nežádoucím mikroorganismům a vytváří živné prostředí pro žádané mikroorganismy. Do mykorhizosféry houba svými metabolity vysílá signální látky o svém stavu, podobně jako rostliny do rhizosféry.

Mykorhizní myceliální sítě

Myceliální struktury, které vyrůstají z mykorhiz všech typů, tvoří mimokořenové hyfové struktury neboli myceliální sítě (*common mycelial network, CMN*). Tyto sítě mají řadu funkcí, ale především je to získávání živin a jejich transport mezi hostitelskými dřevinami/rostlinami. Význam myceliálních sítí je někdy přirovnáván k internetu v tom smyslu, že v rámci porostu a rostlin s určitým typem mykorhiz přenáší „informace“ v podobě živin a signálních látek. Jde tedy o přenos hmotných struktur, rozmanitých organických molekul a minerálních iontů, jež umožňují látkovou výměnu a signalizaci o procesech mezi partnery, kteří jsou v těch kterých myceliálních sítích a typech mykorhiz vzájemně kompatibilní.

Významnou složku mykorhizní sítě v lesní půdě tvoří ektomykorhizy a jejich mimokořenové mycelium. Tyto ektomykorhizy jsou tvořeny hyfami a rhizomorfami. Vysoký stupeň organizace rhizomorf se běžně vyskytuje v řádu hřibotvarých (*Boletales*), a to jak u lignikolních příbuzných (dřevomorka, popraška), tak i u mykorhizních rodů, jako jsou například hříby, kozáky, křemenáče, klouzky.

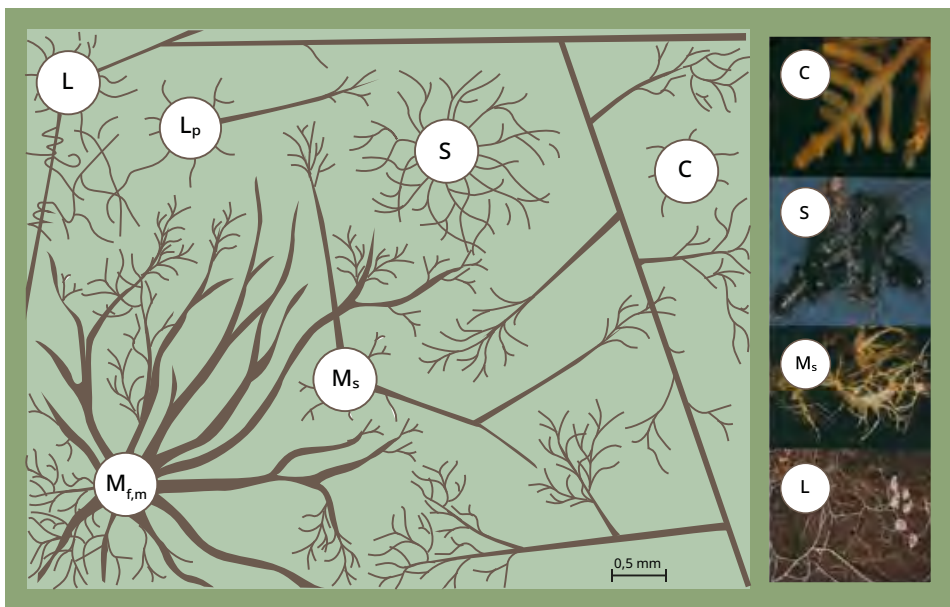
Ektomykorhizní houby zprostředkovávají těsnou vazbu s kořeny rostlin v ektomykorhizách, kde na symbiotickém rozhraní (*interface*) buněčných membrán fotobionta a mykobionta probíhá látková výměna mezi oběma partnery fyziologicky podobně tak, jak je to popsáno u AM, ale při jiné morfologické organizaci. ECM houby si zachovaly některé enzymy (PFCWD *enzymes*) pro uvolňování živin z polymerů buněčných stěn a hub. Uvolňování a příjem živin (P a N) a vody a jejich přenos do mykorhizy znamená, že je maximálně zajištěna „recyklace“ uvolněných živin na stanovišti (*in-situ*), bezprostředně v místě jejich uvolnění. Tímto způsobem houby, a především houby mykorhizní, optimalizují hospodaření s limitujícími živinami v systému a minimalizují jejich ztráty. Pokud se při kácení dřevin poškodí propojení dřeviny s ektomykorhizním systémem a se všemi jeho funkcemi, pak přestanou mykorhizní systémy plnit svou roli zachycování živin. Plošné kácení a vznik paseky je provázen zvýšením teploty, vyšší dotací snadno rozložitelné SOM z odumřelých kořenů, mykorhiz a ECM hub. Toto vše společně podpoří aktivitu saprofytních hub, a zrychlí se tak i mineralizace již dříve nahromaděné SOM. Vzhledem k tomu, že v půdě na pasece chybí mykorhizní síť v podobě hyf a rhizomorf ektomykorhizních hub, která v neporušeném porostu zachycuje uvolněné živiny, jsou nezachycené živiny ve značném objemu z místního systému odplavovány. Zvýšení výskytu dostupných živin se na pasece projeví i nárůstem buřeneš.

Minerální živiny jsou takto při holosečném způsobu těžby pro lokální porost ztráceny. Po dvou až třech obmýtích dochází k úbytku bazických kationtů v půdě do takové míry, že nastává významná acidifikace a nutriční degradace půdy.

Podle charakteru struktur hyf a jejich složitějších derivátů – rhizomorf – se rozlišují **explorační typy ektomykorhiz** (ETE; Agerer, 2001). Explorační typy ektomykorhiz jsou stavebně odlišné na úrovni rodů (výjimečně druhů) hub, především typem a uspořádáním hyf a rhizomorf, které vyrůstají z ektomykorhiz, a dosahem od ektomykorhizy. Hypotézu, že rody ECM hub v závislosti na délce svého mimokohortového mycelia pronikají i do větší vzdálenosti od kořenů stromů odkud přenášejí živiny a vodu k ektomykorhizám, představili Hobbie a Agerer (2010).

Vyhodnocení evolučních příbuznosti mezi současnými funkčními skupinami hub metodami molekulární fylogenetiky ukázalo, že charakter ETE souvisí s evolučními liniemi ektomykorhizních hub (na úrovni současných řádů), v nichž se současně vyskytují i zástupci lignikolních rodů hub (kap. 3.2). Současné výsledky přináší informace o tom, že ECM houby dokážou částečně rozkládat SOM v půdě a získávat z ní organický dusík. Studie, které se pokoušejí tento potenciál vyhodnotit, jsou v přírodních podmínkách velmi obtížné. Při pokusech je nutné co nejpřesněji vymezit zkoumané parametry co do uchopitelnosti, ale i možnosti jejich hodnocení v rámci dostupných experimentálních metod.

Je prokázáno, že některé vývojové linie ektomykorhizních hub během evoluce zachovaly geny pro tvorbu enzymů po svých předchůdcích, jimiž ze SOM dovedou vyvázat dusík a fosfor. Pokud tedy souhrou podmínek prostředí a následnou aktivitou, mykorhizní partneři vytvoří ektomykorhizu, pak dojde k expresi příslušných genů a vytvoření enzymů pro dobývání dusíku a fosforu z organických komplexů SOM.



Obr. 4.3.5 Explorační typy ektomykorhiz (ETE) podle struktury extramatrikálního mycelia. **C:** contact ETE, ektomykorhizy mají jen velmi málo krátkých hyf, vyrůstajících z hladkého

houbového pláště na povrchu ektomykorhizy. Jsou typické pro některé holubinky (rod *Russula*), ryzce (rod *Lactarius*), vatičky (rod *Tomentella*), lanýže (rod *Tuber*) a další druhy. Vyskytují se v těsném kontaktu se substrátem, např. s opadaným listím v bučinách, a to na přechodu L/F vrstev nadložního humusu. **S: short distance ETE**, zahrnuje ektomykorhizy obalené objemnou hmotou jemných hyf bez další diferenciaci. Hyfy dosahují jen do těsné blízkosti ektomykorhizy, tvoří je jen krátké hyfy, jsou bez diferencovaných rhizomorff. Vyskytují se u rodu *Coenococcum* (černé štětinaté mykorhizy). Je vyvinutá u vřeckovýtusných hub, jako jsou jelenka (rod *Elaphomyces*), bělokosmata (rod *Humaria*), u některých lanýžů (rod *Tuber*) a dalších. U stopkovýtusných mykorhizních hub se vyskytuje mimo jiné u vlákníc (rod *Inocybe*), u slzivek (rod *Hebeloma*), u sluk (dříve rod *Rozites*, nyní *Cortinarius*), u některých vatiček (rod *Tomentella*). U rodu kornatečka (*Tylospora*), např. kornatečka bradavkovýtusná (*Tylospora fibrillosa*), je velmi hojná v horských smrčinách a tvoří mykorhizy u mladých semenáčků smrku. Plodnice je nenápadný vatový povlak na tlejícím dřevě. **Ms, f, m: Medium distance ETE** má ve struktuře podhoubí rozlišené jednoduché rhizomorfy, ty spolu s hyfami dosahují do vzdálenosti několika jednotek nebo nižších desítek centimetrů. Vyskytují se v podtypech, které se větví a vzájemně propojují – tzv. **fringe type** –, nebo vytvářejí hmotu, v níž jsou mykorhizy uloženy – tzv. **mat type**. Hladký podtyp – **smooth type** – má mykorhizy s hladkým povrchem s rhizomorfami, některé s centrálním svazkem hyf širšího průměru, tedy s jasnou vodivou funkcí. K prvnímu podtypu patří kožnatky a pavučince (nyní v rodu *Cortinarius*), závojenka (*Entoloma*), lakovka (*Laccaria*), líha (*Lyophyllum*) a část čirůvek (*Tricholoma*). Patří sem i kornatečka šafránová (*Piloderma croceum*). K **mat typu ETE M** patří rody s ostnitým hymenoforem naspodu klobouku, jako jsou lošáky (*Sarcodon*), lošákovce (*Hydnellum*), bělozub (*Banckera*), lošáčky (*Phellodon*), hrbolatka (*Boletopsis* – rourky), stročkovec (*Gomphus*), ale i hvězdovky (*Geastrum*), kuřátka (*Ramaria*) a další druhy. Poslední podtyp – **fringe type** – v této skupině reprezentují některé druhy rodu krásnoporka (*Albatrellus*), muchomůrka (*Amanita*), ryzec (*Lactarius*), slizák (*Gomphidius*), vatička (*Tomentella*), čirůvka (*Tricholoma*) a další. Pro transport živin z větších vzdáleností je důležitý **L: long distance ETE**, který má většinou hladké mykorhizy, z nichž vyrůstají dlouhé a vysoce diferencované rhizomorfy s většími průměry vnitřních hyf. Dosahují do větší vzdálenosti až desítek centimetrů až nižších jednotek metrů od mykorhizy. Z jejich rhizomorf vyrůstají další hyfy nebo větve rhizomorf. Se stupněm diferenciaci rhizomorf se zvyšuje jejich schopnost vést vodné roztoky se živinami. Tento typ je charakteristický pro většinu hub hřibotvarých rodů (*Boletales*), hříby (rod *Boletinus*, *Boletus*, *Gyroporus*, *Tylopilus*), pro kozáky a křemenáče (rod *Leccinum*), pro klouzký (rod *Suillus*) a pro suchohříby (*Xerocomus* a *Xerocomellus*), pro rody s podzemními plodnicemi, jako jsou modralka (*Chamonixia*), kořenovec (*Rhizopogon*), nebo pro plodnice uzavřené, jako jsou pestřec (*Scleroderma*) či měcháč (*Pisolithus*). Patří sem i druhy rodu čechratka (*Paxillus*). Mimo hřibovité jsou některé čirůvky (*Tricholoma*). **Lp**: poslední rozlišený explorační typ je **pick-a-back**, který má hladké mykorhizy, z nichž vyrůstají hyfy, které prorůstají do rhizomorf nebo do mykorhiz jiných druhů, kde pronikají haustorii do buněk hub i rostlin a parazitují na nich. Vyskytují se u čeledi slizákovité (*Gomphidiaceae*, řád *Boletales*) a prorůstají do mykorhizních tkání klouzků (*Suillus*) a kořenovců (*Rhizopogon*). (Upraveno podle: Agerer, 2001, Hobbie a Agerer, 2010.)

Velmi důležitou vlastností povrchu hyf a rhizomorf je jejich afinita k vodě (daná smáčivostí hydrofobinů). Jednotlivé hyfy a hladké povrchy ektomykorhiz jsou vodou smáčitelné (hydrofilní), zatímco struktury na povrchu rhizomorf jsou vůči vodě odpuzivé (hydrofobní). Hydrofilní a hydrofobní vlastnosti hyfových sítí určují jejich základní funkční vlastnosti, které řídí možnost enzymatického uvolňování a příjmu živin ze substrátu (hydrofilní) nebo transport přijatých látek ze vzdálenějších substrátů do ektomykorhizy (hydrofobní).

Fixace N₂ v prostředí mykorhiz

Pod tlakem limitace výživy dusíkem na nevyvinutých půdách s nízkým nebo žádným obsahem SOM se v ekosystémech rozvinuly také procesy mutualistické fixace dusíku i ve společnosti mykorhizních hub. Příkladem jsou bobovité rostliny, u nichž se uplatňuje současně AM a hlízkové bakterie (z dřevin např. u akátu). Příkladem fixace vzdušného dusíku u ektomykorhiz jsou strukturálně volnější vazby bakterií přímo v jejich shlucích (např. u borovic a klouzků /*Suillus*/) nebo v mimokořenových myceliálních strukturách – rhizomorfách – u rodu kořenovec (*Rhizopogon*) v mykorhize s modřínem. Naopak smrk si během evoluce dusík fixující organismy neosvojil. Jedním z důvodů může být to, že pokud roste ve svých původních stanovištích, která jsou přirozeně chudá na přijatelný dusík, tak je to obvykle ve společnosti rostlin, které hostí erikoidní mykorhizy. Tyto mykorhizy mají vysokou schopnost dusík enzymaticky uvolnit z organicky vázaných komplexů nadložního humusu.

Přítomnost mikroorganismů, bakterií a sinic, které jsou schopné fixovat vzdušný dusík, je prokázána prakticky ve všech prostředích, kde je silný nedostatek dusíku: v tlejícím dřevě, v porostech rašeliníků, na plochách se surovým substrátem, kde není vyvinutá půda, jako jsou písčinky a hlínky, v jílovitých sedimentech občasných kaluží.

Zastoupení mutualistických symbióz (MS) u lesních dřevin

Vznik a působení mutualistických symbióz u lesních dřevin je součástí jejich existence v rámci mykorhizního systému v lese. Nezbytnost mutualistických symbióz se nápadně projevuje v biotopech, kde není vyvinutá půda, a tam, kde byla narušena disturbancí přirozenou cestou nebo na plochách narušených těžbou surovin a ukládáním materiálů (Lepšová 2013a, b).

Mutualistické symbiózy jsou nezbytné během přirozené obnovy na antropogenních substrátech (po těžbě surovin) nebo po jiném typu disturbance, kde na plochách bez vegetace panují stresové podmínky: kromě extrémních podmínek spojených s výkyvy teplot a vlhkosti je vývoj vegetace limitován nedostatkem dusíku, absencí humusu a organické hmoty vůbec. Jedná se o člověkem narušené biotopy, jako jsou písčinky, hlínky, kamenolomy, výsypky, skládky strusky, popílkoviště atd., kde došlo z narušení nebo až odstranění půdy. Objevují se zde surové substráty deficientní na dusík.

Je známo, že na takových plochách probíhá přirozený spontánní vývoj vegetace až do fáze přirozené obnovy lesních porostů z náletu za souběžného vývoje půdy. Často jsou takové plochy zalesňovány (lesnická rekultivace). Přežívají zde jen takové rostliny (vč. dřevin), které přirozeně vstupují do mutualistických vztahů – do mykorhiz a symbióz, jež realizují fixaci vzdušného dusíku. Výzkum jehličnanů (např. borovice,

modřín a douglaska) a jejich ektomykorhiz, které jsou úspěšné v osídlování extrémních stanovišť, ukázal, že v jejich speciálně uspořádaných ektomykorhizách a v mimokořenových myceliích jsou usídleny dusík fixující organismy. Modřín a borovice jsou při rekultivacích i při spontánní obnově na chudých substrátech úspěšnější, než smrk.

Dřeviny používané při rekultivacích a jejich mutualistické symbiózy (Lepšová 2013a, b):

Břízovité (*Betulaceae*)

Oliše (*Alnus*) má nejširší možné spektrum mutualistických symbióz (**MS**), spolu se svými partnery dokáže fixovat vzdušný dusík, pro zajištění výživy fosforem využívá arbuskulární mykorhizu (AM) a ektomykorhizu (ECM). Přirozeně se uplatňuje ve vlhkých a zamokřených biotopech v prameništích a podél vodních toků. Šíří se na rašelinných loukách, které byly dříve pravidelně koseny, a vytváří porosty olšin. Je součástí lužních porostů ještě na Střední Moravě. V lužních lesích Dolního Pomoraví se již nevyskytuje. V posledních letech se široce uplatňuje při rekultivacích na široké škále stanovišť, například na deponiích nadložních substrátů po těžbě hnědého uhlí u Sokolova je vysazována i na jílovitý substrát do vlhkých stanovišť, ale i na nezamokřené svahové tvary výsypkového materiálu, kde se jí také dobře daří. Dřeviny, které jsou vysazovány ve směsi s olší, lépe prosperují, protože jsou saturovány dusíkem (např. smrky), který je v prostoru výsyvky limitující. Oliše neroste na toxických plochách a neudrží se na silně přesychavých stanovištích, zřejmě kvůli na přesychání citlivé asociaci s diazotrofem *Frankia alni*. Na výskyt oliše v přirozených biotopech jsou vázány specifické druhy ektomykorhizních druhů hub, včetně druhů zvláště chráněných a druhů z Červeného seznamu hub. Přirozené porosty a jejich mutualistické symbiózy jsou ohroženy především spady reaktivních forem dusíku. Oslabení mutualistických vztahů abiotickými faktory podmiňuje i sníženou odolnost oliše vůči parazitům, jako je plíseň olšová (*Phytophthora alni*).

Bříza (*Betula*) je vybavena ECM. Vyskytuje se spíše na dobře provzdušněných písčítých až kamenitých substrátech – v lesnické praxi je známá jako dřevina, která přednostně osídluje paseky. Je přirozenou složkou porostů na sušších okrajích rašelinných biotopů. Vyskytuje se i na toxických kamenitých plochách, na deponiích popílku a strusky. Přežívá v extrémních podmínkách přesušování. Neroste v silně zamokřených a přeplavovaných stanovištích a na stanovištích s vysokou dostupností živin, zejména dusíku. Je na ni vázaná významná složka druhové rozmanitosti hub, především v rašelinných biotopech, ale i v biotopech sukcese na průmyslových deponiích. Přispívá zde ke vzniku půdních horizontů. Dlouhodobá lesnická praxe vykáčení břízy jako nežádoucí dřeviny v kulturních lesích ochudila významnou složku mykorhizních druhů hub. Výrazným příkladem je území národní přírodní rezervace Rolavská vrchoviště, kde bříza ve vhodných biotopech zcela chybí, v jiných biotopech ustupuje vlivem šíření smrku a s ní mizí i velmi vzácné a vzácné druhy například holubinek a ryzců z Červeného seznamu hub (přírodní rezervace Farské bažiny, přírodní památka U Tří můstků).

Habr (*Carpinus*) obligátně ECM, diazotrofní MS neprokázány. Je vázaný na teplejší a sušší biotopy v pásmu doubrav. Výsadby do surových substrátů nejsou pozorovány. Výsadby mimo les (ploty) jsou úspěšné.

Vrbovité (*Salicaceae*)

Vrba (*Salix*) disponuje potenciálem obou základních typů mykorhiz, AM a ECM. Byly zaznamenány i případy, kdy jsou vrby bez mykorhizních asociací (dostatečného zásobení minerálními živinami, dostupnosti vody). Je schopná se uchytit na přepřelavovaných stanovištích a přečká i trvaleji zamokřená stanoviště. Má výraznou schopnost regenerace z kořenů.

Topol (*Populus*) má základní charakteristiky jako vrby. Liší se ve valenci k vodě – neroste v trvale zamokřených místech, naopak snáší i přesychavá stanoviště, pokud existuje období dostatečně vlhké pro uchycení semen. Topolové hybridy se uplatňují v rekultivační praxi a také v plantážích „výmladkového“ lesa na zemědělské půdě.

Borovicovitě (*Pinaceae*)

Borovice (*Pinus*) je rod obligátně (zcela) závislý na ECM, u některých zástupců je dokladována přítomnost a funkce diazotrofů v mykorhizních útvarech. To je zřejmě příčinou toho, že v územích s deficiencí dusíku lépe prosperuje borovice než smrk. Borovice jsou druhy extrémně přesušovaných a oligotrofních stanovišť. Nerostou v trvale zamokřených lokalitách, snad kromě rašelinných mokřadů (fyziologicky suché biotopy). Neprosperuje ani na stanovištích krátkodobě přepřelavovaných, kdy dochází k narušení funkce ektomykorhiz a diazotrofů. Snáší i toxická stanoviště. Reliktní bory a vrchoviště jsou významným biotopem, kde se borovice přirozeně setkává s erikoidní mykorhizou, vázanou na keříky brusnic, vřesu a vřesovce (na skalách a hadcích) na vrchovištích a v horských smrčínách. Všechny tyto biotopy jsou limitovány dostupností dusíku, v podmínkách zvýšených spadů reaktivních forem dusíku dochází k jejich dlouhodobé degradaci.

Modřín (*Larix*) je obligátně závislý na ECM, neroste v zamokřených lokalitách, snáší i polohy konvexní, na jílech. Byl popsán i výskyt diazotrofních bakterií v mykorhizních shlucích v kořenovém systému. Je hojně vysazován na hnědouhelných výsypkách, kde prosperuje. V těchto druhotných stanovištích, na bazických podkladech chudých na dusík, je v jeho porostech dokonce vykazován výskyt ektomykorhizních druhů Červeného seznamu hub, především v časných fázích vývoje. S nahromaděním opadu, který se pomalu rozkládá, se vzácné druhy vytrácejí.

Douglaska (*Pseudotsuga*) je druh obligátně závislý na ECM, dle některých zdrojů disponuje volnou symbiózou s diazotrofy. Nejlépe prosperuje na mezických stanovištích. Nebyl prokázán významný výskyt vzácných druhů ektomykorhizních hub. Podle výskytu plodnic je naopak sestava mykorhizních druhů chudá. Pro douglasku v zemi původu jsou důležité druhy kořenovců (rod *Rhizopogon*), které tvoří podzemní plodnice a které jsou na ni výhradně vázány. Kořenovce jsou evolučně blízké klouzkům. Druhy rodu klouzek (*Suillus*) jsou specifickými ektomykorhizními partnery borovic a modřínů. U borovic jsou v prostoru s nahlučenými ektomykorhizami usazeny bakterie fixující vzdušný dusík. Je pravděpodobné, že podobné poměry budou u ektomykorhiz klouzků s modřínem a douglaskou.

Bobovité (*Fabaceae*)

Akát (*Robinia*) – je pro něj významná asociace s hlízkovými bakteriemi. Výskyt

ektomykorhiz není popisován. Významný druh, dobře osídluje písčité stanoviště, včetně přesychavých míst. Neroste v zamokřených a toxických místech. Negativně ovlivňuje růst ostatních rostlin ve své blízkosti svými kořenovými exudáty.

Bukovité (*Fagaceae*)

Buk (*Fagus*) je dřevina obligátně ECM, diazotrofní mutualistické symbiózy (MS) nebyly prokázány. Roste v mezických stanovištích, vlhkostně a teplotně extrémní stanoviště neosídluje. Výsadby do surových substrátů jsou málo úspěšné.

Dub (*Quercus*) patří mezi dřeviny obligátně ECM, diazotrofní MS nebyly prokázány. Roste v mezických stanovištích, ale snáší i vlhkostně a teplotně extrémní stanoviště. Výsadby do surových substrátů jsou velmi málo úspěšné.

Tab. 4.3.1 Způsob šíření hlavních rodů dřevin v čeledích a typy jejich mutualistických symbióz. ECM – ektomykorhizní, AM – arbuskulární mykorhiza, NM – nemykorhizní. (Uoraveno podle: Lepšová, 2013b.)

ČELEĎ	ZPŮSOB ŠÍŘENÍ DŘEVIN	AM	ECM	FIXACE N ₂ DIAZOTROFY	NM
<i>Betulaceae</i>	anemochorie	<i>Alnus</i>	<i>Betula, Alnus, Carpinus</i>	<i>Alnus, symbiotická asociace</i>	
<i>Fabaceae</i>	barochorie	<i>Robinia</i>		např.: <i>Robinia, symbiotická asociace</i>	
<i>Fagaceae</i>	barochorie zoochorie		<i>Quercus, Fagus</i>		
<i>Malvaceae</i>	anemochorie	(<i>Tilia</i>)	<i>Tilia</i>		(<i>Tilia</i>)
<i>Oleaceae</i>		<i>Fraxinus Ligustrum Syringa</i>			
<i>Pinaceae</i>	anemochorie		<i>Pinus, Larix Picea, Abies Pseudotsuga</i>	<i>Pinus, Pseudotsuga volná asociace</i>	(<i>Pinus</i>)
<i>Rosaceae</i>	barochorie endozoochorie + kořenové výmladky	<i>Rosa, Sorbus, Malus, Pyrus, Cerasus, Crataegus, Prunus</i>	(<i>Prunus, Crataegus</i>)		<i>Prunus, Sorbus, Rubus</i>
<i>Salicaceae</i>	anemochorie + kořenové výmladky	<i>Populus, Salix</i>	<i>Populus, Salix</i>		(<i>Populus, Salix</i>)
<i>Sapindaceae</i>	anemochorie barochorie	<i>Acer, Aesculus</i>	<i>Acer</i>		(<i>Acer</i>)
<i>Ulmaceae</i>	anemochorie	<i>Ulmus</i>			

Je nutné zdůraznit, že mykorrhizní (mutualistický) status dřeviny/rostliny se může měnit docela rychle vlivem přenosu signálů z rostliny kořenovými exudáty. Na ně pak reagují mutualističtí symbionti a mohou poměrně rychle měnit rovněž svůj status – rostlina je může méně živit, mykorrhiza slábne a poškozují se další funkce, které souvisejí se zdravotním stavem rostliny.

4.3.4 Metody studia hub v lesním ekosystému

Současné možnosti molekulárních analýz jsou využívány i v ekologických studiích, kdy je zkoumán vliv určitého zásahu do porostu (managementu) nebo aplikace látek na druhovou skladbu populací mykorrhizních druhů hub. Pokusy ukazují, že přibližně polovina počtu přítomných druhů ektomykorrhizních druhů, zjištěných pomocí molekulárních metod, je doložitelná i při výzkumu výskytu plodnic.

Stanovením objemu funkcí přítomné mykobioty přímo ze vzorků odebíraných v terénu často získáme výsledky, které jsou odrazem aktivity všech přítomných destruentů v určitém období: hub, bakterií a půdního edafonu. Příkladem je intenzita produkce CO₂.

V laboratorních testech *in-vivo* je možnost selektovat (např. antibiotiky) pouze určitou skupinu destruentů (resp. jeden druh). Takové pokusy však opomíjejí synergickou aktivitu působících biot. Pokusy v terénních podmínkách, které by hodnotily rozsah funkcí složek určitých skupin destruentů, jsou nutně vysoce sofistikované a zahrnují například selekci ekologických skupin hub a současně odpovídající kontrolu dílčích výsledků. Tyto pokusy jsou vázány na specifické biochemické analýzy v laboratoři, využívají stanovení specifických obsahových látek hub (např. ergosterolu) i hodnocení obsahu radioizotopů ¹³C.

Box 12: PODÍL HUB NA EKOSYSTÉMOVÝCH FUNKCÍCH – PŘÍKLADY TERÉNNÍCH STUDIÍ

Pokusy prováděné za účelem zjišťování kvantitativních parametrů, které by určily podíl hub na ekosystémových funkcích, bylo možné do jisté míry hodnotit pomocí stanovení biomasy mycelií v substrátu. Významné pokusy byly prováděny v jehličnatých lesích ve Švédsku a v Norsku. Byly doplňovány analýzou vzorků v laboratořích, jimiž byla stanovována biomasa hub specifickými biomarkery (stanovení specifických mastných kyselin, ergosterolu nebo chitinu).

V experimentech bylo nutné odlišit biomasu mycelia ektomykorrhizních a saprofytních hub. Pro jejich odlišení bylo použito selektivní uspořádání, které eliminovalo růst saprofytních hub a vrůstání kořenů dřevin (metoda *ingrowth-mesh bags* s křemitým pískem).

Wallander et al. (2001) takový experiment založili a s využitím kontrol stanovili dynamiku biomasy externího mycelia ektomykorhizních hub (ECM) a houbových struktur ektomykorhiz během vegetační sezóny na dvou plochách projektu SKOGABY (Nillson et Wiklund, 1995). Pokusy proběhly v jehličnatém lese (*Pinus sylvestris* a *Picea abies*) na písčité půdě na území původního vřesoviště. Třetí plocha pouze se smrkem byla založena v Norsku. Autoři využili metody biomarkerů pro kvantitativní stanovení biomasy živých struktur mycelií saprofytních a ektomykorhizních hub a stanovení rozdílu v obsahu značeného izotopu uhlíku ^{13}C u plodnic saprofytních a mykorhizních druhů.

Prokázali, že intenzita růstu ektomykorhizních mycelií vrcholila na podzim. Celkové množství vytvořeného mycelia ektomykorhizních hub bylo vypočteno na 125–200 kg/ha. Množství mycelia ECM hub včetně ECM struktur na povrchu ektomykorhiz v nadložním humusu bylo odhadnuto na 700–900 kg/ha. Biomasa ECM mycelií byla srovnatelná s biomasou jemných kořenů dřevin a vrchol produkce jemných kořenů korespondoval s podzimním vrcholem v produkci ECM podhoubí.

Z výsledku pokusu a předchozí rešerše dřívějších experimentů ve SKOGABY bylo odhadnuto, že asi 80 % biomasy ECM hub je tvořeno externími hyfami ECM hub. Biomasa plodnic ektomykorhizních hub ve SKOGABY byla stanovena na 6 kg/ha za rok (sledováno po 4 roky), přičemž celková biomasa ECM mycelia a podílu ECM hub v mykorhizách byla v organickém horizontu stanovena na 1 000 kg/ha. Množství jemných kořenů ve stejném půdním horizontu stanovili na 2 700 kg/ha.

Ektomykorhizní houby, vázané na mykorhizní systém dřevin, představují v lesním ekosystému významnou biomasu, jejímž zdrojem je cukerná výživa od fotobionta, která dosahuje podílu různých hodnot z celkové fotosyntézy dřevin (uvádí se 20–70 %). Ektomykorhizní houby tvoří funkční složku podzemního prostoru v lesním porostu, nezbytnou pro příjem a výměnu minerálních a organických živin v ektomykorhizním systému lesa.

Již bylo na několika místech řečeno, že interakce živých mycelií saprofytních i mykorhizních hub s dalšími složkami lesa (především s dřevinami, ale i s bylinným podrostem a s půdními organismy – především bakteriemi) se odehrává v mnoha podobách a zajišťuje existenci lesa (terestrického ekosystému) v daných podmínkách, především při recyklaci minerálních živin, ale i při uvolňování jednoduchých organických látek (monomerů), které jsou zásadní pro život destruentů. Živá mycelia saprofytních i mykorhizních hub prostřednictvím své záchytné a přenosové sítě v podobě houbových hyf a jejich sítí efektivně udržují živiny v „malém“ oběhu místního ekosystému, a pokud nejsou porušené, omezují jejich únik mimo místní půdní okruh. Míru organizovanosti systému a jeho „úsporná opatření“ je možné chápat v tom smyslu, že na místě vázaná energie a organické látky v živé a odumřelé hmotě

a zásoba minerálních živin (např. v sorpčním komplexu půdy) jsou co nejefektivněji využity v živé formě s možností její kontinuální existence a nejsou vyplavovány mimo tento systém. Jakmile je tok látek a energií v systému narušen, dochází ke ztrátě komplexity systému a hrozí jeho postupná nebo i celková degradace.

4.4 BYLINNÉ PATRO A JEHO EKOLOGICKÝ VÝZNAM

Pavel Novák

Bylinné patro má pro funkci lesních ekosystémů zásadní význam, ačkoliv často tvoří jen přibližně jedno procento celkové nadzemní biomasy lesa. Zastává totiž četné ekosystémové funkce a významně ovlivňuje tok uhlíku a dalších prvků v lese. V průměrném středoevropském opadavém lese dosahuje bylinné patro 25–100 gramů sušiny na m² pro nadzemní biomasu a 50–250 gramů na m² pro podzemní biomasu. Bylinné patro obvykle tvoří 10–16 % listového opadu lesních společenstev. Tento opad se rozkládá přinejmenším dvakrát rychleji než opad většiny druhů listnatých stromů mírného pásma a obsahuje také vyšší množství makronutrientů. Tím obohacuje půdu o dobře dostupné živiny. Na bázemi bohatých lesních půdách s dobře dostupným dusíkem se vytváří husté bylinné patro, přispívající až desítkami procent k celkovému ročnímu obratu dusíku v ekosystému. Mezi druhy bylinného patra najdeme také některé z bylin fixujících dusík z čeledi bobovité (*Fabaceae*), například z rodů hrachor (*Lathyrus*), jetel (*Trifolium*) a vikev (*Vicia*). Jejich význam je však v lesích nižší než v nelesních společenstvech (Gilliam, 2008, Leuschner a Ellenberg, 2017). Druhy bylinného patra tvoří potravní zásobárnu pro hmyz, včetně jeho různých vývojových stadií, a další živočichy (Konvička, 2004). Bylinný a mechový podrost významně zvyšuje protierozní a infiltrační funkce lesa.

Podmínky, kterým se lesní bylinné patro přizpůsobuje, zahrnují výrazně sníženou dostupnost světla (ve stinných lesích jen okolo jednoho procenta plného oslunění), změněné spektrální složení světla po průchodu korunami stromů (mimo jiné jiný poměr red a far red složky světla), vyšší vzdušnou vlhkost, menší kolísání teploty, zvýšenou koncentraci oxidu uhličitého blíže povrchu půdy, značné množství listového opadu a také intenzivní kořenovou kompetici se stromy. Z pohledu životních forem převládají ve středoevropských lesích hemikryptofyty a bylinné chamaefyty, celkem tvořící asi 60 % zdejší lesní květeny. Geofyty a jednoletky zastupují přibližně třetinu a zbývající počet představují ostatní typy (Leuschner a Ellenberg, 2017).

4.4.1 Bylinné patro a bioindikace

Lesní bylinný podrost je vyvinutý různou měrou a nabývá rozmanitého druhového složení a struktury v závislosti na přírodních podmínkách, na které byliny často reagují citlivěji než dominantní dřeviny. Jde o edafické (půdní reakce, vlhkost substrátu a její režim), světelné (dostupnost světla v bylinném podrostu a její temperální změny), biogeografické poměry a další.

BOX 1: ODPOVĚDNÍ KŘIVKY LESNÍCH BYLIN K PŮDNÍMU PH

Půdní reakce (pH) patří z pohledu rostlin mezi základní environmentální faktory. Vegetace na bazických půdách je v Evropě zpravidla druhově podstatně bohatší než na kyselých. Pro středoevropskou květenu je charakteristický mnohem větší zásobník druhů (species pool) pro bazické půdy než pro kyselá. Vysvětlení tohoto jevu lze hledat ve spolupůsobení více faktorů. Často zmiňovaný je tzv. species-pool effect – v dobách ledových (glaciálech), které ve čtvrtohorách trvaly násobně déle než doby meziledové (interglaciály), převládaly bazické substráty a většina rostlin se na ně tedy adaptovala (srovnej rovněž s [kap. 2.1](#)). Jako další vysvětlení je zmiňováno toxické působení některých iontů (například hliníku, železa a manganu) na kyselých půdách a další typy fyziologického stresu. Na větší geografické škále (například kontinentální) se navíc optimální pH druhu může lišit (Chytrý et al., 2003, Reinecke et al., 2016).



Obr. 4.4.1 Tolerance vybraných druhů bylinného patra lesů k půdní reakci (tečkovaně – fundamentální ekologická nika) a její realizovaná část v bučinách jihozápadního Německa a Švýcarska, zúžená zejména vlivem kompetice (šrafováně – realizovaná ekologická nika). (Upraveno podle: Leuschner a Ellenberg, 2017.)

Ekologické nároky druhů lze vyjádřit polohou ekologického optima druhu (realizované niky) na pomyslném gradientu příslušné vlastnosti prostředí a šířkou tolerance k příslušné vlastnosti. Na tomto principu jsou založeny tzv. ekologické indikační

hodnoty druhů. V naší květeně jsou pro jednotlivé druhy definované ekologické indikační hodnoty pro světlo, teplotu, vlhkost, půdní reakci, dostupnost živin a salinitu, a to většinou na devítistupňové škále (Chytrý et al., 2018). Pomocí těchto hodnot lze odhadnout vlastnosti prostředí, například na základě soupisu druhů ve fytoocenologickém snímku je možné spočítat průměrné hodnoty pro zkoumané proměnné prostředí.

Z ekoindikačního hlediska můžeme druhy bylinného patra hodnotit také podle vazby na lesní prostředí (Heinken et al., 2022). Podle toho rozlišujeme druhy lesního podrostu, druhy lesních okrajů a světlin, druhy indiferentní k lesnímu prostředí, nelesní druhy rostoucí v lese a druhy typické pro nelesní vegetaci. Celkem se v lesích střední a severozápadní Evropy vyskytuje asi 1 400 druhů bylinného patra. Lesní specialisté (první dvě skupiny uvedené výše) tvoří jen asi pětinu z nich, zatímco v lesních oblastech početně převládají lesní generalisté a nelesní druhy. I druhy lesního interiéru však zpravidla nepatří mezi obligátně stínomilné (sciofyty), využívají však schopnosti lépe snášet hluboký zástín než mnohé jiné druhy, a tak i sníženou kompetici. Mezi druhy naší květeny nejtolerantnější k hlubokému zástínu patří šťavel kyselý (*Oxalis acetosella*), bažanka vytrvalá (*Mercurialis perennis*) a svízel vonný (*Galium odoratum*) (Leuschner a Ellenberg, 2017). Ještě odolnější k zástínu bývají mnohé kapradiny a mechrosty (Page, 2002), například kapraď samec (*Dryopteris filix-mas*) nebo kapraď osténkatá (*Dryopteris carthusiana*).

Zvláštní ekologickou skupinu druhů lesního podrostu se svébytnou ekoindikační hodnotou jsou druhy starobyklých lesů (*ancient forest species*), tedy druhy vázané na lesy s dlouhou kontinuitou, které jsou významné z pohledu ochrany biodiverzity (Hermy et al., 1999). Zpravidla se jedná o rostliny, jež se obtížně šíří na větší vzdálenosti, nezřídka mají diaspory roznášené mravenci (myrmekochorní druhy). Po vykácení lesního porostu a jeho změně na jiný typ využívání (například pastvinu) intenzivně ustupují a při eventuálním návratu lesa na plochu mají obtíže taková místa zpětně kolonizovat, protože se většinou šíří jen pomalu a frontálně. Mezi indikátory starobyklých lesů řadíme velké množství hajních bylin a travin, mimo jiné řadu ostřic (například *Carex digitata*, *C. pilosa*, *C. remota*) a jarních efemeroidů, plicníky (*Pulmonaria* spp.), prvosenky (*Primula* spp.), kyčelnice (*Dentaria* spp.), bažanku vytrvalou (*Mercurialis perennis*), kopytník evropský (*Asarum europaeum*), konvalinku vonnou (*Convallaria majalis*), pryšec mandloňovitý (*Euphorbia amygdaloides*) a biku chlupatou (*Luzula pilosa*). Naopak mezi druhy schopné úspěšně a relativně rychle osídlit novodobé lesy řadíme mnoho běžných druhů tolerujících zástín, často šířených epizoochorně nebo endozoochorně. Jako příklad lze uvést kuklík městský (*Geum urbanum*), svízel přítulu (*Galium aparine*), popenec břechťanovitý (*Glechoma hederacea*), kopřivu dvoudomou (*Urtica dioica*), orsej jarní (*Ficaria verna*) nebo válečku lesní (*Brachypodium sylvaticum*).

Časová (temporální) proměnlivost lesního podrostu může být studována na různých časových škálách. Změnám v průběhu roku se věnuje fenologie. Fenologie lesního podrostu reflektuje klimatický cyklus (Dierschke, 1995). V zimě kvetoucí druhy v našich podmínkách chybějí, v Evropě bychom je našli hlavně v oblastech s mírnými zimami, jako je Středomoří nebo oceánická západní Evropa. Patří mezi ně však i druhy, které v podrostu našich lesů můžeme vzácně najít jako zplanělé, například talovín zimní (*Eranthis hyemalis*) a čemeřici zelenou (*Helleborus viridis*). Časovou

niku, kdy je v lesním podrostu dostatek světla před olistěním stromů a zároveň jsou už poměrně příznivé teploty a po zimě půda relativně nasycená vodou, využívají tzv. jarní efemeroidy. Jde o vytrvalé druhy, zpravidla geofyty, které mají své fenologické optimum a kvetou na jaře. Vyhledávají hlavně lesy na úživných a vlhkostně příznivých půdách, ty však byly často už v dávné minulosti odlesněny za účelem zisku zemědělské půdy, řada těchto druhů je tedy poměrně vzácných (Leuschner a Ellenberg, 2017). Předjarní geofyty zastupují například sněženka podsňěžník (*Galanthus nivalis*), bledule jarní (*Leucojum vernalis*) či ladoňky (*Scilla* spp.). Následně vykvétají další druhy, často z rodů křivatec (*Gagea*), snědek (*Ornithogalum*) a dymnivka (*Corydalis*). Na ně většinou v druhé polovině dubna navazují áróny (*Arum* spp.), kyčelnice (*Dentaria* spp.) a violka lesní (*Viola reichenbachiana*). Později vykvétají také pitulníky (*Galeobdolon* spp.), vraní oko čtyřlísté (*Paris quadrifolia*), pryskyřník kosmatý (*Ranunculus lanuginosus*) nebo rozrazil lékařský (*Veronica officinalis*). Na jaře kvetou v lesích také ozimé jednoletky, časté zejména v teplejších oblastech. Jde například o taxony z okruhu ptačince žabince (*Stellaria media* agg.) a rozrazilu břechtanolistého (*Veronica hederifolia* agg.) a dále o druhy kerblík třebule (*Anthriscus cerefolium*) a kakost smrdutý (*Geranium robertianum*). Uplatňují se další druhy jako svízel vonný (*Galium odoratum*). V pozdějším období využívají mnohé druhy nejdelší dny v roce, dosahují svého fenologického optima a kvetou, například čistec lesní (*Stachys sylvatica*), bršlice kozí noha (*Aegopodium podagraria*), svízel lesní (*Galium sylvaticum*) a černýš lesní (*Melampyrum sylvaticum*). Druhů kvetoucích v pozdním létě a na podzim je v naší lesní květeně minimum, hojnější jsou v mediteránní zóně. Patří mezi ně geofyty brambořík nachový (*Cyclamen purpurascens*) a ocún jesenní (*Colchicum autumnale*) či stálezelená liána břechtan popínavý (*Hedera helix*).

Dlouhodobější změny lesního podrostu jsou předmětem temporální ekologie. Dosud byla publikována řada srovnávacích studií, které jsou založeny na opakovaném zápisu fytoocenologických snímků na trvalých, tzn. víceméně přesně lokalizovaných, nebo na polotrvalých plochách. Pro ilustraci si uvedme dva příklady. V bučinách Rychlebských hor byly zapsány fytoocenologické snímky ve 40. letech 20. století a zopakovány po šesti desetiletích (Hédl, 2004). Porovnáním bylo zjištěno, že se snížila druhová bohatost, došlo k ústupu náročných lesních druhů, mezi něž patřily mimo jiné kyčelnice devítilistá (*Dentaria enneaphyllos*), rozrazil horský (*Veronica montana*), a naopak se významně rozšířily světlomilné traviny tolerantní k suchým kyselým půdám, například metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) a třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*). Tyto změny jsou připisovány modernímu lesnickému managementu a znečištění ovzduší (acidifikace a nutriční degradace půd; [kap. 6.5](#)). V nižších polohách přinesly obdobné srovnávací studie další cenná pozorování. Opakované snímkování jihomoravských doubrav a dubohabřin na Pálavě a v sousedním Milovickém lese jasně ukázalo významné změny v bylinném patře po opuštění pařezinového hospodaření v první polovině 20. století. Došlo k ústupu druhů světlých lesů, často ohrožených, mezi jinými třemdavy bílé (*Dictamnus albus*), kamejky modronachové (*Lithospermum purpureocaulum*) a strdivky zbarvené (*Melica picta*). Naopak bylo patrné šíření hajných prvků a nitrofytů, mezi jinými česnáčku lékařského (*Alliaria petiolata*), pitulníku horského (*Galeobdolon montanum*) a kopřivy dvoudomé (*Urtica dioica*). V posledních dekádách

zasáhlo naše území několik výrazně suchých let (například 2016, 2017, 2018) a vyhodnocení jejich vlivu na lesní podrost teprve čeká na své zpracování.

Nezastupitelný význam má lesní podrost, zejména bylinné patro, v indikaci fytoecologických jednotek (Chytrý, 2013) a typů biotopů (Chytrý et al., 2010). Zatímco stromová dominanta může být v porostech stejná, svými ekologickými nároky a druhovým složením podrostu se dvě jednotky porostu mohou diametrálně lišit. Jako příklad uveďme doubravy s dubem zimním (*Quercus petraea*), které se u nás objevují hlavně v níže položených teplejších oblastech. Díky velké toleranci dubu zimního k širokému rozpětí půdní reakce můžeme takové lesy najít jednak na kyselých mělkých půdách, často na svazích budovaných granitoidy a příbuznými horninami. Tento typ patří do fytoecologické třídy acidofilních doubrav *Quercetea roboris* (biotop L7 Acidofilní doubravy) a je pro něj příznačné druhově velmi chudé bylinné patro, často jen s několika běžnými travinami a keříčky. Naopak mohou být porosty s dubem zimním vyvinuty i na rozmanitých bazických substrátech (vápence, spraše, bazické metamorfity apod.). Takové lesy zpravidla řadíme do třídy teplomilných doubrav *Quercetea pubescentis* (L6 Teplomilné doubravy). Vyznačují se druhově bohatým bylinným patrem s množstvím teplomilných druhů, nežádka vzácných a ohrožených. Často se jedná o porosty značného významu pro ochranu přírody (Chytrý et al., 2020). Jde tedy o zcela odlišné jednotky, které by bez zohlednění lesního podrostu nebylo možné rozpoznat.

BOX 2: INDIKAČNÍ DRUHY BYLIN VYBRANÝCH LESNÍCH BIOTOPŮ

Druhy bylinného podrostu mají nezastupitelný význam při klasifikaci biotopů a fytoecologických jednotek na různých úrovních hierarchie klasifikačních systémů. Druhy podrostu mají do jisté míry podobné edafické nároky jako v porostu převládající druhy stromů. Navíc mezi dominantní dřevinou a druhy podrostu existuje silná vazba, neboť dřeviny působí na bylinný podrost mnoha způsoby (například propustností korun pro světlo, změnami v prostorovém rozložení dešťových srážek, chemismem listového opadu). Jako příklad si uveďme edafikační vlastnosti listového opadu. Bukový opad, který se relativně pomalu rozkládá a obsahuje spíše malé množství živin, podporuje na průměrných stanovištích spíše živinově méně náročné lesní druhy, někdy i společně pro bučiny a smrčiny. Naopak listový opad ušlechtilých listnáčů suťových lesů (jasanů, javorů, jilmů apod.) poměrně rychle mineralizuje, je živinově bohatý, a navíc obsahuje pro živé organismy dobře dostupný citrátový vápník. Tyto podmínky pak dále podporují výskyt na živiny náročných druhů včetně nitrofytů. Níže uvádíme bylinné indikátory vybraných mezofilních a vlhkomilných lesních typů (Chytrý et al., 2010, Chytrý, 2013, Novák et al., 2020).

BUČINY	DUBOHABŘINY	SUŤOVÉ LESY	LUŽNÍ LESY
<i>Prenanthes purpurea</i>	<i>Convallaria majalis</i>	<i>Geranium robertianum</i>	<i>Ranunculus repens</i>
<i>Oxalis acetosella</i>	<i>Lathyrus niger</i>	<i>Dryopteris filix-mas</i>	<i>Filipendula ulmaria</i>
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	<i>Lathyrus vernus</i>	<i>Mercurialis perennis</i>	<i>Glechoma hederacea</i>
<i>Dryopteris carthusiana</i>	<i>Tanacetum corymbosum</i>	<i>Lunaria rediviva</i>	<i>Rubus caesius</i>
<i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Hieracium sabaudum</i>	<i>Lamium galeobdolon</i>	<i>Lysimachia nummularia</i>
<i>Calamagrostis villosa</i>	<i>Poa nemoralis</i>	<i>Actaea spicata</i>	<i>Festuca giganteus</i>
<i>Festuca altissima</i>	<i>Campanula persicifolia</i>	<i>Polypodium vulgare</i>	<i>Stachys sylvatica</i>
<i>Athyrium filix-femina</i>	<i>Melampyrum pratense</i>	<i>Chelidonium majus</i>	<i>Urtica dioica</i>
<i>Polygonatum verticillatum</i>	<i>Galium sylvaticum</i>	<i>Aconitum lycoctonum</i>	<i>Aegopodium podagraria</i>
<i>Senecio nemorensis</i> agg.	<i>Stellaria holostea</i>	<i>Galium odoratum</i>	<i>Phalaris arundinacea</i>

4.4.2 Bylinné patro a biodiverzita

Z pohledu biodiverzity má bylinné patro v lesích značný význam, neboť jeho druhová pestrost v lesích evropského mírného pásma zpravidla násobně převyšuje druhovou pestrost stromové patra (Leuschner a Ellenberg, 2017). Druhová bohatost lesů, přinejmenším na malé škále, je tedy dána především druhy lesního podrostu. Druhově extrémně chudý bývá bylinný podrost acidofilních lesů, který často tvoří jen několik nejodolnějších druhů. V některých lesích může zcela chybět (například určité typy acidofilních borů a rašelinných smrčín). Naopak druhově nejbohatší lesy na ploše fytoecologického snímku (100–1000 m²) u nás byly zaznamenány zejména v teplejších oblastech na zásaditých geologických podkladech, například v Českém středohoří, Českém krasu, na Křivoklátsku, v Pošumaví, v Moravském krasu, v říčních údolích mezi Brnem a Znojmem, na Pálavě a v Bílých Karpatech (Divíšek a Chytrý, 2018). Rekordní počty druhů zaznamenané v tuzemských fytoecologických snímcích lesů činí 80 druhů na ploše 100 m² (údolí Říčky v Moravském krasu), 82 druhů na 200 m² (jih Bílých Karpat) a 101 druhů na 400 m² (Milovický les na jižní Moravě). Společnou vlastností druhově nejbohatších lesů je výskyt na bazických substrátech, které mají

ve střeoevropských podmínkách obecně větší zásobník druhů (species pool), a to zejména v oblastech s dlouhou kontinuitou lesního pokryvu (Chytrý et al., 2015). Z ce-loevropského pohledu jsou na malé škále naše lesy většinou středně druhově bohaté. Nejvyšší druhovou diverzitu najdeme v lesích především na vápencových obvodech Alp a do jisté míry také Karpat a na Balkáně (Večeřa et al., 2019).

V bylinném patře najdeme, i vzhledem k jeho velkému zásobníku druhů, v le-sích také nejvíce taxonů hodnocených v různých kategoriích v Červeném seznamu (Grulich, 2017). Mezi nimi řadu lesních orchidejí z rodů okrotice (*Cephalanthera*), kruštíků (*Epipactis*) nebo vstavač (*Orchis*), případně druhy korálice trojklanná (*Cora-lorhiza trifida*), sklenobýl bezlistý (*Epipogium aphyllum*) a smrkovník plazivý (*Goodi-era repens*). Z dalších zmiňme alespoň hruštičky (*Pyrola* spp.), kapradě (*Polystichum* spp.), ladoňky (*Scilla* spp.) nebo hniláky (*Monotropa* spp.), jednokvítěk velekvětý (*Mo-neses uniflora*), zimozelen okoličnatý (*Chimaphilla umbellata*) a hruštici jednostran-nou (*Orthilia secunda*). Často jde tedy o druhy se specializovanými typy mykorhizy a dalšími trofickými zvláštnostmi.

Nepůvodní druhy jsou v lesním podrostu zastoupeny zpravidla jen okrajově. Lesy v evropském kontextu obecně patří mezi biotopy relativně málo zasažené inva-zemi neofytů (Wagner et al., 2017). Výjimku však představují lesní porosty narušo-vané disturbancemi, například lužní lesy v zaplavovaných aluviích, či porosty naru-šované rytím černé zvěře. V takových lesích se šíří klonální vytrvalé druhy tolerující do jisté míry zástin, mezi jinými zlatobýl kanadský (*Solidago canadensis*), i jednoleté statné druhy zastoupené například netýkavkou žláznatou (*Impatiens glandulifera*) nebo liánou štětincem laločnatým (*Echinocystis lobata*). Všeobecně rozšířeným nepů-vodním druhem tuzemských lesů je netýkavka malokvětá (*Impatiens parviflora*), jed-noletka původem z jižní Sibíře a z Himálajské oblasti a okolí. Její vliv na lesní porost je však zpravidla malý (Diekmann et al., 2016), i když byla některými staršími autory hodnocena jako nebezpečný invazní druh. Nejvyšší zastoupení neofytů na našem území vykazují lesy teplé jižní Moravy a do jisté míry také středních a severozápad-ních Čech (Divíšek a Chytrý, 2017).

S předpokládanou klimatickou změnou by v budoucnu mohla představovat pro naše lesní porosty ohrožení také tzv. laurofylizace (Berger, 2008). Jde o šíření širolistých stálezelených dřevin v podrostu, polokeřů, keřů a lián, které reagují na teplejší zimy posledních desetiletí. Tento jev byl popsán v západnějších oblastech Evropy, ale už je patrný také v našich podmínkách. Šíří se jak druhy původní a ar-cheofytní, například břečťan popínavý (*Hedera helix*) a brčál barvínek (*Vinca minor*), tak neofyty, například mahónie cesmínolistá (*Mahonia aquifolia*), bobkovišeň lékař-ská (*Prunus laurocerasus*) a kalina svraskalá (*Viburnum rhytidophyllum*). Jejich šíření se objevuje zatím hlavně v okolí velkých měst, kde jsou uvedené druhy pěstovány v zahradách a parcích. Šíření těchto druhů mimo jiné dramaticky mění světelné pod-mínky v podrostu, a tím i jeho strukturu a druhové složení.

V lesním podrostu většinou nechybějí mechorosty (*Bryophyta*). Ty jsou častější a dosahují vyšších pokryvností v jehličnatých lesích nebo v opadavých lesích se skal-ními výchozy. Naopak v zonálních opadavých lesích jsou spíše málo vyvinuté, neboť velké množství pravidelně opadávajících listů zasypává každý podzim substrát a drob-

né mechorosty často nejsou schopné vrstvu opadaných listů prorůst. Mechové patro je v nich tedy vyvinuto spíše sporadicky. Obecně obsahuje mechové patro lesů více acidofilních a acidotolerantních druhů a lépe je vyvinuto v lesích s formou humusu moder než mull, na rozdíl od bylinného patra (Lalanne et al., 2008). Také velká část evropských mechorostů má určené ekologické indikační hodnoty pro základní proměnné prostředí (Hill et al., 2007) a mohou být použity i jako indikátory starobyklých lesů (Mölder et al., 2015). Z hojných lesních mechorostů uvedme alespoň indikační druhy acidofilních jehličnatých lesů – bělomech sivý (*Leucobryum glaucum*), ploník ztenčený (*Polytrichum formosum*), dvojhrotec chvostnatý (*Dicranum scoparium*) a rokytník skvělý (*Hylocomium splendens*), který sympodiálním patrovitým přirůstáním lodyžek každoročně pokrývá opadané jehlice. Vlhké jehličnaté lesy, například podmáčené smrčiny, indikují zástupci rodu rašeliník (*Sphagnum* spp.) nebo foliózní játrovka rohozec trojlaločný (*Bazzania triloba*), podle nichž nesou své jméno rašelinné a rohozcové smrčiny. Četněji zastoupené mechové patro bývá také v lužních lesích, zejména horských a podhorských olšínách, kde pravidelné povodně rozvolňují bylinné patro a vytvářejí místa s obnaženým kamenitým substrátem vhodná pro kolonizaci mechorosty (Chytrý, 2013). Svéráznou bryofloru hostí i lesní požářiště, tedy opět místa se sníženou konkurencí bylin a obnaženým substrátem, která indikují například zkrutek vláhojevný (*Funaria hygrometrica*) a rohozub nachový (*Ceratodon purpureus*).



Obr. 4.4.2 Šestice z nejhojnějších druhů bylinného podrostu českých lesů (Zdroj: Chytrý, 2013, Novák et al., 2020). Sasanka hajní (*Anemone nemorosa*), bika bělavá (*Luzula luzuloides*), jaterník podléška (*Hepatica nobilis*), šťavel kyselý (*Oxalis acetosella*), strdivka nicí (*Melica nutans*) a plicník tmavý (*Pulmonaria obscura*). (Foto: P. Novák.)

4.4.3 Bylinné patro a lesní cykly

Bylinné patro svým druhovým složením zpravidla dobře sleduje fáze lesního cyklu, odpovídá zejména na dostupnost světla, půdní vlhkosti a živin a také na mikroklimatické charakteristiky. Diaspory čekající v půdě nebo nově migrující na otevřené plochy v lese většinou rychle vytvoří travino-bylinnou pasekovou vegetaci po otevření porostu, ať už přirozeným způsobem, nebo způsobem podmíněným lidskou činností a případným následným managementem (vyžínáním, pálením větví, odstraněním povrchové humusové vrstvy, pojezdy techniky apod.). Následuje fáze, kdy na pasece převládá tato vegetace, trvající nejčastěji tři až sedm let. Typické druhy lesních pasek zastupují vrbovka úzkolistá (*Epilobium angustifolium*), starček Fuchsův (*Senecio ovatus*), starček lesní (*S. sylvaticus*), rulík zlomocný (*Atropa bella-dona*), náprstník červený (*Digitalis purpurea*), třtina (*Calamagrostis* spp.), ostružiníky (*Rubus* spp.) a další. Následně je paseka přerůstána polokeři, keři a mladými stromy (Petřík a Sádlo in Chytrý, 2009, Leuschner a Ellenberg, 2017).

Aktuálním problémem je sukcese bylinného podrostu na holinách po kůrovcových kalamitách jehličnatých porostů. Na holinách rychle expandují pasekové druhy, nejčastěji třtina křovištní (*Calamagrostis epigejos*) a ve vyšších polohách také třtina chloupkatá (*C. villosa*). V obou případech jde o statné vytrvalé trávy, které se intenzivně šíří vegetativně i generativně (Rebele a Lehmann, 2001). Třtina křovištní je řazena mezi aktuálně nejzdatnější expanzní druhy naší květeny. Šíří se pomocí podzemních výběžků, které bývají 15–30 centimetrů dlouhé, i obilek. Díky toleranci k širokému rozmezí edafických podmínek je schopna osídlovat jak živinami bohaté, tak oligotrofní substráty různé půdní reakce. Snese i půdy zaplavované nebo naopak značně vysychavé, znečištěné těžkými kovy nebo atmosférickými polutanty. Vyhovuje jí plné oslunění, ale přežije i poměrně velkou míru zástinu (až asi do 10 % plného oslunění). Třtina každoročně produkuje značné množství biomasy, často 1–2 tuny na hektar, podle přírodních podmínek. Ta se po odumření jen obtížně rozkládá, a pokryje tak téměř kompletně půdní povrch. Tím eliminuje ostatní byliny i zmlazující dřeviny a může značně zpomalit sukcesí směřující zpět k lesu (Máliš et al., 2013). Do porostů třtiny proniká nálet pionýrských dřevin, často břízy bělokoré (*Betula pendula*), vrby jívy (*Salix caprea*) a topolu osiky (*Populus tremula*), jen pomalu, nejdříve na plošky, kde se po vyhnití stařiny odhalí minerální substrát. Ještě výrazněji mohou sukcesí pasek zpět k lesu zpomalit vysoké a husté porosty ostružiníků (*Rubus* spp.), včetně maliníku (*Rubus idaeus*).

4.5 ROLE DROBNÝCH ZEMNÍCH SAVCŮ V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH

Ladislav Čepelka

Cílem této kapitoly je demonstrovat ekologické vazby a přístupy na příkladu lesních ekosystémů a vybrané skupiny drobných zemních savců. Zájemci o celistvější uchopení tématu z jiných hledisek (ochrany lesa, zoologie aj.) najdou podrobnější informace ve zdrojích uvedených v seznamu literatury ([kap. 8](#)).

Kapitola je členěna do tří základních částí. První část se zabývá tím, proč má smysl drobným zemním savcům věnovat pozornost, jak je lze vymezit, jaká mají specifika a jaké výhody a nevýhody pro ně tato specifika znamenají. Druhá část je obecnější a pokouší se shrnout snahu o pochopení ekologického významu druhů či jejich skupin v ekosystémech na modelové skupině drobných zemních savců. Třetí a poslední část pak stručně popisuje ekologické role vybrané skupiny drobných zemních savců v lesích střední Evropy.

4.5.1 Drobní savci

Věnovat v knize o ekologii lesa kapitolu drobným zemním savcům může působit až nepatřičně. Není snad řada důležitějších a aktuálnějších témat? Smysl to však dává ze dvou základních důvodů. Zaprvé jsou výbornou modelovou a bioindikační skupinou ([box 1](#)), na které se dá dobře demonstrovat řada ekologických souvislostí. Zadruhé se jedná o skupinu sice nenápadnou, ale opravdu důležitou. Oba důvody budou rozvinuty níže.

Drobní zemní savci jsou globálně mimořádně rozšířenou a početnou skupinou živočichů. Je tomu tak bez ohledu na to, k jakému z možných vymezení této skupiny se přikloníme (viz níže v [části „Co jsou a nejsou drobní zemní savci“](#)). Úspěch drobných zemních savců je podmíněn několika typickými vlastnostmi. Co tedy mají společného zástupci dnešních “českých” drobných zemních savců s vakomyšmi (evolučně velmi vzdálení vačnatci), lumíky zpoza polárního kruhu, či některými třetihorními hlodavci? Za nejzřetelnější můžeme jmenovat **malou velikost, evoluční přizpůsobivost, intenzivní metabolismus a vysokou schopnost reprodukce** (podrobněji viz níže v [části „Specifika drobných zemních savců“](#)). Z rozšířenosti jmenovaných sdílených vlastností lze usuzovat, že umožňují optimální využití dostupných zdrojů, resp. zvyšují šance na přežití v nepříznivých podmínkách, nebo umožňují rychle využít podmínek příznivých, byť třeba jen dočasně. Jedná se o příklady tzv. **konvergentního** (sbíhavého) vývoje, při kterém se následkem působení podobných selekčních tlaků prostředí vzájemně podobají i druhy vzájemně fylogeneticky (vývojově), geograficky nebo časově vzdálené (opakem je vývoj divergentní).

BOX 1: MODELOVÁ SKUPINA, BIOINDIKÁTORY

Drobní zemní savci jsou dobrou **modelovou skupinou**, neboť nám umožňují získat nadhled, který je při studiu jiných skupin organismů dosažitelný jen obtížně. Náhled můžeme mít nad **časem** (drobní savci mívají relativně krátký generační interval, všechny změny se tak z našeho hlediska dějí rychle), **prostorem** (relativně malá fyzická velikost znamená snadnou manipulovatelnost, malé potravní a prostorové nároky na jedince) i **procesy** (relativně vysoké počty se dobře statisticky hodnotí; jsou to savci, často společenští, takže model nám zákonitě bližší než např. hmyz nebo bakterie).

Z podobných důvodů mohou populace drobných zemních savců sloužit jako **bioindikátory**: jsou úzce spojeny s prostředím, jsou relativně málo pohyblivé, žijí krátce a mívají vysoké počty mláďat. Proto mohou změny ve vývoji jejich populací dobře vypovídat o **aktuálních změnách prostředí**. S intenzivnějším dopadem antropogenních a klimatických změn mohou být drobní zemní savci jednou z klíčových skupin pro posuzování stavu a změn terestrických ekosystémů. Konkrétně by o tom mohly vypovídat nejen změny v abundanci (početnosti), dominanci (poměru početnosti různých druhů), populační dynamice, či v areálech rozšíření, ale třeba i změnami v etologii nebo charakteru a hospodářském významu jimi působených škod.

Z ekologického hlediska plní drobní zemní savci v některých ekosystémech klíčové role do té míry, že bývají zahrnováni mezi „**klíčové druhy**“ či „**ekosystémové inženýry**“ (viz [box 2](#)). Význam drobných zemních savců v ekosystému je dán zejména jejich schopností za vhodných podmínek dosáhnout vysokých populačních hustot a tuto vysokou početnost si udržet. Proto jsou důležité jako herbivoři, konzumenti a roznašeči semen a pylu rostlin a spor hub, významné funkce plní v cyklech živin, zvyšování retenční schopnosti a provzdušnění půdy, jako konzumenti některých bezobratlých nebo naopak jako oblíbený potravní zdroj pro jiné druhy. Opomenout nelze ani jejich přímý vliv na člověka a jeho zájmy. Jedná se o potenciální šířitele řady parazitů a nemocí (zoonóz) přenosných na další savce včetně člověka a některé druhy působí ekonomicky významné škody.

Co jsou a co nejsou „drobní zemní savci“?

Abychom si mohli rozumět, musí pro nás mít stejné pojmy stejný a jednoznačný obsah. Dostáváme se tak k typicky akademickému problému, a tím je **definice**. Někdy i u zdánlivě jasných případů musíme při bližším pohledu nějak vymezit hranici určující to, co pod konkrétní pojem ještě zahrnujeme, a zejména to, co už ne.

Škála druhů zahrnovaných mezi **drobné zemní savce** se často liší, čímž může vznikat zmatek. Nejširší pojetí do této skupiny zařazuje všechny taxony, u kterých

dospělci váží méně než 3 kilogramy; pak by šlo asi o 75 % z 6 500 známých druhů savců. Nejdříve tedy vymezíme, které z našich savců budeme považovat za drobné zemní v tomto textu, které ne a proč. Zatímco savci jsou skupinou (třídou) živočichů jednoznačně vymezenou taxonomicky, s etologicko-morfologickými charakteristikami, u pojmů „zemní“ a zejména „drobný“ je to spornější. **Zemní savci** jsou zemní proto, že většina jejich života se odehrává na povrchu půdy nebo těsně pod ním. To jednoznačně vylučuje druhy využívající výlučně vyšší etáže lesa, jako jsou letouni. Řadou rysů se ale od typických zemních savců liší třeba arborikolní (na stromech žijící) veverka nebo plši. Ještě subjektivnější je pak konkrétní vymezení **drobných savců**. Intuitivně vylučuje naše kopytníky a větší šelmy, nejspornější jsou případy velkých hmyzožravců (ježků), zajíců, velkých hlodavců (bobr, nutrie, potkan a krysa) a naopak drobných šelem (např. kolčavy či hranostaje). Žádný z uvedených druhů pro účely tohoto textu za drobné zemní savce považovat nebudeme. A to přesto, že mnohé z nich se v lese běžně vyskytují a mohou mít i hospodářský význam; bobr může zásadně ovlivnit nejen pobřežní porosty, ale celou krajinu (viz [box 2](#)), zajíc může poškodit obnovu dřevin, plši konzumují a shromažďují semena a veverka mimo to ještě koncem zimy odkusují pupeny a zbylé výhony (tzv. odpisky) odhazují na zem. Vedle jmenovaných druhů ještě účelově vyloučíme ty, které se v lesích vyskytují zcela výjimečně, jako jsou křeček, myš, myšivka a sysel. Pod označení drobní zemní savci tedy v dalším textu zahrnujeme **rejskům podobné druhy drobných hmyzožravců** (rody **rejsk** /*Sorex*/, **rejsk** /*Neomys*/, **bělozubka** /*Crocidura*/, **krtek** /*Talpa*/; v České republice je prokázáno celkem 8 druhů) a **myším podobné druhy hlodavců** (rody **hryzec** /*Arvicola*/, **myšice** /*Apodemus*/, **norník** /*Clethrionomys*/, **myška** /*Micromys*/ a **hraboš** /*Microtus*/; v České republice je prokázáno celkem 10 druhů).

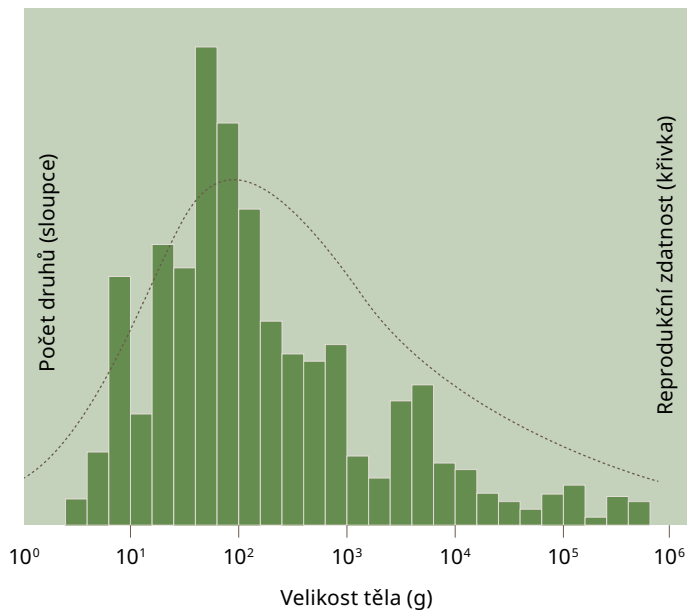
Zástupci uvedených rodů jsou uváděni jako příklad **synuzie**, konkrétně synuzie drobných zemních savců. Synuzie je společenstvo zahrnující populace jednoho či více druhů podobné životní formy na společném stanovišti.

Specifika drobných zemních savců

Drobní zemní savci jsou si vzájemně podobní **morfologicky** (mají tvar těla podobný myši, drobnou velikost, protaženou hlavu, končetiny opatřené drápkami, obvykle dlouhý ocas atp.) i **fyzilogicky** (mají stejné nejrozvinutější smysly, tj. čich, sluch a hmat; jsou to ploskochodci; jsou omnivorní, tj. dovedou trávit živočišnou i rostlinnou potravu atd.).

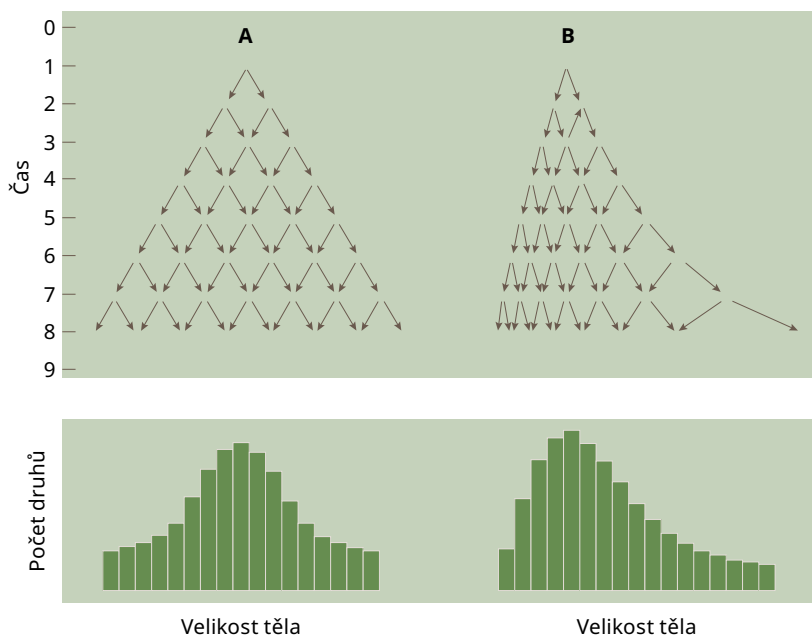
Drobná velikost je pro savce obecně evolučně výhodnější. Lze to odvozovat z toho, že většina zvířat je malých ([obr. 4.5.1](#)). Hlavním důvodem je patrně to, že velikost se dědí a evolučně výhodnější je velikost těla zachovat či mírně zmenšit ([obr. 4.5.2](#)). K zajištění potřeb jedince menšího druhu totiž stačí méně zdrojů; na stejném území se potom užívá více jedinců. Tím se snižuje pravděpodobnost vymření, a naopak zvyšuje pravděpodobnost nalezení partnera pro rozmnožování. Pokud by platila pouze uvedená zákonitost, vedla by k neustálému zmenšování těla. Optimální tělesná velikost je ale vždy kompromisem, kdy nějaká výhoda znamená nevýhodu v něčem jiném (pro obecnější a podrobnější údaje o kompromisech neboli *trade-offs* viz [box 4](#)). Nevýhodami menších druhů oproti větším jsou zejména relativně vyšší

spotřeba energie na jednotku hmotnosti a menší možnosti vlastní mobility (pohyblivosti). **Optimální velikost** těla se taky liší dle typu metabolismu (např. mezi „teplokrevnými“ a „chladnokrevnými“ živočichy) a podmínek prostředí (které se mění v místě i čase), v každém případě však musí dlouhodobě zajistit všechny základní životní funkce nejen jednotlivého organismu, ale i celé populace. Pro drobné zemní savce je typický **intenzivní metabolismus**, tedy vysoká spotřeba energie na jednotku hmotnosti a čas. To je nutí relativně často (obvykle v odstupu několika hodin) přijímat relativně velká množství potravy (obvykle za den vysoké desítky procent vlastní hmotnosti). Aby tyto nároky naši drobní zemní savci splnili, neupadají do hibernace ani estivace (tzv. zimního, resp. letního spánku, který umožňuje překonat nepříznivá období např. plhům nebo ježkům).



Obr. 4.5.1 Rozložení hmotností dospělců savců (sloupce) a teoreticky odvozená závislost tělesné hmotnosti na reprodukční zdatnosti (přerušovaná čára). Na vodorovné ose jsou jednotlivé velikostní třídy v logaritmickém měřítku. (Upraveno podle: Storch, 1999.)

Evoluční přizpůsobivost drobných zemních savců souvisí s jejich nespécializovaností, tj. schopností využívat širokou paletu zdrojů, a to zejména potravních. Velká část druhů hlodavců i hmyzožravců je fyziologicky dostatečně vybavená pro využití potravy rostlinného i živočišného původu, řada druhů je mimořádně adaptabilní pro širokou škálu prostředí (např. všechny hospodářsky významné druhy). Dalším aspektem považovaným za znak evoluční přizpůsobivosti je genetická plasticita především evolučně relativně mladé čeledi myšovitých (*Muridae*), která představuje více než polovinu druhového bohatství hlodavců a svou genetickou diverzitu dosud zvyšuje.



Obr. 4.5.2 *Evoluce tělesných velikostí. Šípky označují hypotetické evoluční „dráhy“ směrem k různým tělesným velikostem. Příklad A nastane, pokud jsou všechny velikosti těla v dalších generacích stejně úspěšné (je-li konstantní pravděpodobnost změny velikosti o danou hodnotu); výsledkem je pak normální rozložení velikostí. Příklad B nastane, pokud je výhodnější zachování či snížení tělesné velikosti (je-li konstantní pravděpodobnost změny na určitý násobek původní velikosti); výsledkem je potom lognormální rozložení. (Upraveno podle: Storch, 1999.)*

Vysoká schopnost reprodukce se vyznačuje rychlým dospíváním, krátkou březostí a početnými vrhy mláďat v krátkých odstupech. Za vhodných podmínek to jsou všechny předpoklady pro dosažení rychlého až exponenciálního populačního růstu, který umožňuje za jediný rok mnohonásobně zvýšit svou početnost. Obvykle je průvodním jevem krátkověkost jedince a výskyt různé zřetelného kolísání početnosti populace v čase, tzv. populačních cyklů (viz [box 5](#)).

BOX 2: KLÍČOVÉ DRUHY (KEYSTONE SPECIES)

Klíčové druhy mají na funkci ekosystému podstatně vyšší vliv, než by odpovídalo jejich biomase, produkci či počtu jedinců. Vymizení či jen výkyv početnosti těchto klíčových druhů totiž zásadně ovlivní strukturu celého společenstva a někdy může vést až k jeho rozpadu. Příkladem mohou být opylovači, parazité, mykorrhizní houby, bobři, nebo někteří predátoři (vlci).

Za specifickou skupinou klíčových druhů pak lze považovat „**ekosystémové inženýry**“ (*ecosystem engineers*). Ti svou činností významně ovlivňují (mění, udržují či ničí) stanoviště na úrovni krajiny. Plní tak důležité funkce při udržení stability či heterogenity prostředí a nepřímo ovlivňují i biodiverzitu (podrobné info viz [kap. 4.2](#)). Z obratlovců je typickým příkladem takového druhu bobr.

4.5.2 Ekologická významnost drobných zemních savců

Spolehlivější předvídání budoucího vývoje ekosystému nám umožňuje i přesnější odhad důsledků našeho (ne)zasahování. Vývoj biologických systémů však ovlivňuje tolik vztahů a vazeb, že je z podstaty věci těžko předvídatelný. Abychom dokázali budoucí vývoj předvídat lépe, potřebujeme co nejobektivněji zhodnotit význam jednotlivých složek a procesů v ekosystému. Složky i procesy je následně možné srovnat a soustředit se na ty nejvýznamnější pro dosažení cílů, ať už hospodářských, péstebních, ochranných či jiných.

Pro srovnání se nejlépe hodí čísla, protože zpravidla lépe odolávají pocitům a dojmům. Proto se obvykle začíná zjištěním počítatelných, a tedy srovnatelných ukazatelů. U organismů bývá nejsnadněji zjistitelným ukazatelem počet jedinců. Ten ale pro srovnání významu druhů či skupin s odlišnou tělesnou velikostí dobře použít nelze. Univerzálně využitelné ukazatele se obvykle zjišťují obtížněji (podrobněji viz [box 3](#)), ale umožňují podstatně přesnější srovnání i lepší představu o významu ekosystémových složek. Existence každého organismu vyžaduje dostatečný přísun energie a živin pro zachování vnitřní organizace a optimálně i pro reprodukci. Množství potřebných **živin a energie** úzce souvisí s velikostí, resp. hmotností každého organismu či skupiny organismů. Ať využijeme jako ukazatel biomasy, sušinu, živinu či prvek, obvykle jej vztahujeme k prostoru (ploše či objemu) a času. Obecně pak platí, že čím vyšší zastoupení ukazatele skupina organismů má, tím větší má i **vliv na okolní prostředí**. Přesto je při hledání a využívání „univerzálních“ veličin třeba

mít neustále na paměti, že nejde o měřítko absolutní a jediné: řada organismů má na ekosystémy vliv, který jejich podílu na produkci biomasy/sušiny atd. vůbec neodpovídá (tzv. **klíčové druhy** – *keystone species*; viz [box 2](#)).

Významu **drobných zemních savců** v cyklech živin a toku energie v lesích střední Evropy byla zatím věnována relativně malá pozornost. Dosavadní zjištění lze shrnout následovně: populační hustota, spektrum druhů a jejich dominance se liší podle převažující dřeviny, stáří lesa a charakteru podrostu. Přesto tvoří naprostou většinu drobných savců v našich lesích dva druhy: myšice lesní (*Apodemus flavicollis*, [obr. 4.5.3](#)) a norník rudý (*Clethrionomys glareolus*, [obr. 4.5.4](#)). Drobní zemní savci zaujímají v potravních řetězcích vždy místo středního článku, čemuž odpovídá jejich životní strategie (blíže k pojmu viz [box 4](#)). Je tomu tak proto, že se jedná o drobné a heterotrofní organismy. Jako potravu dovedou využít skoro všechny zdroje organického původu. Optimální poměr rostlinné a živočišné složky (příležitostně i jiné, např. hub) je druhově specifický, ale schopnost využít alespoň částečně aktuálně dostupné zdroje (omnivorie – všežravost) je bezpochyby velkou výhodou.

Jednou ze specifických vlastností drobných zemních savců je jejich populační dynamika, resp. proměny početnosti v čase (blíže k pojmu viz [box 5](#)). U všech druhů našich drobných savců je přítomna každoroční **populační oscilace**. Ta je způsobena obdobím rozmnožování, které je v naprosté většině případů spojeno s vegetační sezónou. Během vegetačního období tedy populace druhů rostou, na podzim dosahují vrcholu a přes zimu klesají. Vedle toho však u některých druhů dochází i k **populačním fluktuacím**, tj. k významnému kolísání početnosti v rámci více let. Obecně má populační křivka v těchto případech tvar klasické **gradační křivky** (viz [obr. 4.5.6](#)), která je známější u hmyzu. Délka cyklů populačních fluktuací obecně závisí na produktivitě stanoviště, tzn. na množství dostupných zdrojů. S klesající produktivitou bývá odstup populačních gradací delší (např. v České republice 3–4 roky u hrabošů [obr. 4.5.5](#), v Norsku u lumíků až 10 let). U lesních granivorních (semenožravých) druhů je jednoznačný vliv velkých úrod („semenných let“) významných dřevin (dubů, buku). V semenném roce si hlodavci vytvářejí zásoby semen, dochází k úspěšnějšímu rozmnožování do pozdního podzimu až časně zimy a následující vegetační sezónu nastává gradace, při níž dochází k mnohonásobnému zvýšení obvyklých populačních hustot. Rozmnožování končí už během léta následkem nedostatku zdrojů a vnitrodruhové konkurence a během podzimu obvykle kulminační fáze končí populačním krachem. Po skončení vegetační sezóny se populace druhu ocitá na dlouhodobém minimu a celý cyklus se po dalším semenném roce opakuje. Takový vývoj je typický pro myšici lesní a jedná se o učebnicový příklad **bottom-up efektu** (blíže viz [kap. 3.1](#)). Ostatní druhy drobných savců jsou na úrodě semen závislé méně (norník, minimálně (hraboši) nebo jen nepřímo (rejsci). I u nich k fluktuacím dochází, ale často v jiných letech a s násobně nižší početní amplitudou než u myšic. Vývoj je tedy podobný, avšak je zřejmé, že zatímco u myšic je příčina jednoznačná, u ostatních druhů se jedná o souhrn více faktorů, kterou se nám zatím nepodařilo úplně rozklíčovat; přinejmenším ne do té míry, abychom gradace dokázali s jistotou předpovědět.

BOX 3: HLEDÁNÍ MĚŘÍTKA VÝZNAMNOSTI: BIOMASA, SUŠINA, UHLÍK, ENERGIE

Srovnání významnosti jednotlivců, druhů či celých ekosystémů pomocí množství **biomasy** (organické hmoty) má řadu výhod. Ty hlavní jsou dvě: biomasa je relativně snadno zjistitelná (stačí předmět zájmu zvážit) a snadno představitelná (uvádí se v jednotkách hmotnosti, tj. gram, kilogram, tuna atd.). Množství biomasy je proto dobrým ukazatelem nejen samotné velikosti, resp. hmotnosti jedinců/druhů/ekosystémů, ale umožňuje získat i srovnání a základní představu o významu jednotlivých jedinců/druhů/ekosystémů v rámci většího celku.

Protože ekosystémy zabírají různou plochu a vykazují různou produktivitu a druhy či taxony zase mají různou hustotu populací v prostoru, je pro podrobnější přehled vhodné přidat prostorové měřítko. Obvykle půjde o plochu, resp. o množství **biomasy na jednotku plochy** (např. g/m²); v méně častých případech vodních či vzdušných ekosystémů může jít o množství biomasy na jednotku objemu (např. g/m³ vody nebo vzduchu).

Toto srovnání funguje dobře, chceme-li popsat stav společenstva v konkrétním čase nebo v ideálním neměnném světě, kde je vše stále stejné (např. ve stadiu klimaxu). Ve skutečném světě se ale počet i biomasa zástupců různých taxonů neustále mění. Mluvíme pak o přírůstku či úbytku. Někdy jde o změny pravidelně se opakující, tj. cyklické (např. závislé na ročním období), jindy o změny trvalé (způsobené např. změnou klimatu). Pro srovnání z tohoto hlediska je třeba zahrnout i faktor času. Pracujeme pak se **změnou množství biomasy za jednotku času** (např. kg/rok), případně se změnou množství biomasy za jednotku času na jednotku plochy nebo objemu (např. t/ha/rok).

Není však biomasa jako biomasa. Těla všech známých organismů jsou složena převážně z organických látek a vody. Obsah vody v organismech silně kolísá (u živočichů je to cca 50–70 %, u rostlin dokonce 5–95 %), o složení zbytku organismu ale nevypovídá nic. Proto je voda ve výživě rostlin i zvířat brána jako živina sice esenciální (nezbytná), ale v odebraných vzorcích i výpočtech se jí při první příležitosti zbavujeme (vysušením či odečtením) a dále se pracuje s bezvodým zbytkem: **sušinou**. Údaje o sušině lze využít stejně jako údaje o biomase (viz předchozí odstavce); o produktivitě druhu či ekosystému dává sušina podstatně přesnější obraz než biomasa v podobě „živé hmotnosti“.

Ani u stanovení objemu sušiny často nemůžeme skončit, protože i ta může nabývat různých podob: stačí si představit možnosti využití vysušené tresky a vysušené trávy (sena). Rozdíl spočívá v odlišném poměru organických látek. Ty základní, které tvoří naprostou většinu sušiny těl rostlin i živočichů, jsou sacharidy, tuky a bílkoviny. Problematika organických sloučenin je sice pro výživu zásadní, ale není zde pro ni místo. Vystačíme s tím, že **sacharidy, tuky i bílkoviny** mají odlišnou koncentraci energie. Měří se spalováním v kalorimetru v kJ/g a orientačně se pohybuje v hodnotách 17 kJ/g (sacharidy), 39 kJ/g (tuky) a 23 kJ/g (bílkoviny). Takto podrobně se tomu věnujeme proto, že právě **energie** se ukázala být jednou z nejlepších veličin, umožňujících srovnání významnosti druhu či produktivity ekosystému. Tomuto hledisku byla a dosud je v ekologii věnována značná pozornost, protože umožňuje porovnat významnost podobně jako finanční toky v ekonomice (podrobněji viz [kap. 5.1](#)). Jedno z důležitých zjištění je, že v potravních řetězcích každý článek využije v nejlepším případě 20 % přijaté energie pro produkci vlastní nové biomasy: zbylých 80 % energie využije buď pro sebezáchovu, nebo ji nevyužije vůbec. Plyne z toho hned několik skutečností: například uspořádání potravních řetězců do podoby pyramid (nižší trofické úrovně jsou vždy „širší“, tj. větší, početnější, těžší než úrovně vyšší) nebo omezená délka potravních řetězců (reálná schopnost primárních producentů vázat sluneční energii umožňuje při těchto ztrátách existenci řetězců obvykle do 6–7 článků, delší řetězce už organismům na své špičce neumožňují dosáhnout dostatečné populační hustoty pro zachování druhu; viz též [kap. 3.1](#)).

Při hledání univerzální veličiny můžeme jít na úroveň ještě podrobnější, a sice atomární. Právě ta se v posledních letech ukazuje jako velmi nosná i z hlediska vazeb na globální chod klimatu: pracuje totiž s obsahem, resp. změnou obsahu uhlíku v biomase (podrobněji viz [kap. 5.1](#)).

Ať nás bude zajímat význam druhu v ekosystému, nebo budeme chtít zhodnotit ekosystém jako celek či jej srovnat s jinými ekosystémy, ať budeme pracovat s biomasou, sušinou, energií nebo uhlíkem, vždy nás nakonec bude zajímat jejich množství na ploše či v objemu, případně změna jejich množství na ploše či v objemu za určitý čas.



Obr. 4.5.3 Myšice lesní (*Apodemus flavicollis*), nejpočetnější a největší granivorní hlodavec lesů střední Evropy. V České republice žijí 4 druhy myšic, myšice lesní je z nich největší; oproti ostatním hlodavcům mají tenký dlouhý ocas (zhruba jako tělo) a výrazné smyslové orgány (oči, uši). (Foto: M. Heroldová.)



Obr. 4.5.4 Norník rudý (*Clethrionomys glareolus*) je nejpočetnější omnivorní hlodavec lesů střední Evropy. Nejvýraznějším rysem je jeho narudlá barva. Vývojově má blíže k hrabošům, z hlediska většiny ekologických aspektů (potravní preference atp.) je však na pomezí myšic a hrabošů. (Foto: M. Heroldová.)



Obr. 4.5.5 Hraboš polní (*Microtus arvalis*) je herbivorní hlodavec běžnější na polích. Stejně jako ostatní hraboši se v lesích vyskytuje obvykle jen tam, kde je dostatek podrostu, zejména travin. Hraboši mají relativně nejméně výrazné smyslové orgány, barvu i nejkratší ocas. (Foto: M. Heroldová.)

BOX 4: ŽIVOTNÍ STRATEGIE

Strategie je postup zaměřený na dosažení cíle. Z hlediska ekologie a biologie jsou hlavní cíle organismu dva: sebezáchova a zanechání co nejvyššího počtu úspěšných potomků. **Životní strategie** jsou způsoby, jak těchto cílů dosáhnout.

Přirozený výběr zvyšuje pravděpodobnost přežití těch, kteří dovedou efektivněji využít aktuální podmínky. Protože se podmínky mění (a s nimi i vliv přirozeného výběru), existuje více životních strategií a zároveň se mění i jejich úspěšnost či výhodnost.

Dosažení cílů (sebezáchovy a zanechání co nejvyššího počtu úspěšných potomků) spotřebovává zdroje (čas, energii, potravu aj.), jejichž množství je omezené. Zdroje využití pro reprodukci už nelze využít například pro přežívání či růst rodičovského organismu a nutí organismus ke **kompromisům** (trade-offs). Kompromisy jsou nejčastěji škálovány jako současná reprodukce versus přežití; reprodukce současná versus budoucí; počet, velikost či pohlaví potomků. Řešení těchto dilemat nemá jednoznačně správné řešení, resp. každá varianta má výhody (benefits) i nevýhody (costs), jejichž význam (výhodnost) se může vlivem okolností v čase měnit.

Počtem zanechaných potomků lze zpětně určit význam jedince v populaci z hlediska evoluce, tzv. **biologickou zdatnost** či **fitness**.

Možných přístupů k dělení životních strategií je více, ty níže popsané jsou aktuálně asi nepoužívanější. Dělení jsou relativní (tzn. životní strategie nelze absolutně měřit, vždy záleží na tom, které konkrétní organismy srovnáváme).

Z ostrovní teorie vychází univerzálnější **r/K teorie výběru**, která rozlišuje organismy na r-stratégy a K-stratégy.

Pro **r-stratégy** (tzv. oportunisty) je typická produkce vysokého počtu drobných mobilních potomků s nízkou úspěšností přežití a slabou konkurenceschopností. Typicky jsou schopni rychle objevit a využít vhodné podmínky a bývají relativně krátkověcí. Příkladem mohou být bříza, pampeliška, karas nebo myš. Písmeno „r“ vychází ze symbolu rychlosti reprodukce (*rate of reproduction*).

K-stratégové (tzv. konzervativci) mají potomků méně, ale konkurenceschopnějších, méně mobilních a často o ně pečují; to vše vede k vyšší úspěšnosti přežití. Typicky dovedou lépe využít stabilní podmínky, jsou dlouhověcí a postupně r-stratégy vytlačují. Příkladem mohou být dub, hořavka nebo slon. Písmeno „K“ odkazuje k symbolu únosné kapacity prostředí.

Pro nepohyblivé organismy (tj. zejména rostliny) vytvořili Grime a Pierce často užívané členění do tří skupin (na C-/R-/S-stratégy) včetně kombinací těchto strategií (např. S-R-stratég). Podstata spočívá v rozlišení toho, zda organismus více spoléhá na schopnost konkurovat ostatním (C-stratégové), schopnost odolávat disturbancím (R-stratégové) nebo na odolnost vůči dlouhodobým extrémům (S-stratégové).

C-stratég je „konkurenční – *competitor*“; dokáže se prosadit v optimálních stabilních podmínkách (bez stresu a disturbancí), v nichž nejlépe využívá zdroje. Obvykle jde o dlouhověké, rozměrné, rychle rostoucí, produktivní a fenotypově plastické rostliny, např. dub nebo buk.

R-stratég je „ruderál“; prosperuje při nízkém působení stresu a vysoké intenzitě narušení (disturbance). Typicky rychle roste i plodí a produkuje velká množství mobilních semen. Často jde o pionýry či jednoleté druhy; v podstatě o ty, které by v členění dle teorie výběru byly zařazeny mezi r-stratégy.

S-stratég je „stres snášející – *stress tolerator*“; dokáže snášet stabilní podmínky, které jiné druhy nevydrží (dlouhodobě působící teplotní, chemické či vlhkostní extrémy atp.). Typická je pro ně pomalá rychlost růstu a pomalý metabolismus, časté vegetativní rozmnožování a malé odchylky ve vzhledu (fenotypu). Většina těchto druhů může sloužit jako dobré bioindikátory (např. jitrocel větší, vřes obecný, kleč, olše lepkavá).

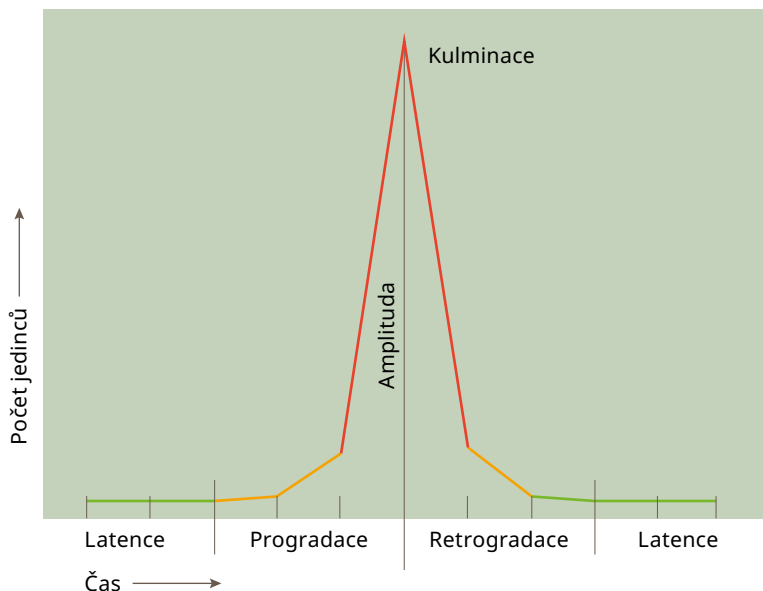
BOX 5: POPULAČNÍ DYNAMIKA

Početnost (abundance) druhů se v čase mění. To umožňuje jejich šíření, stěhování i vymírání. Velikost populace druhu v konkrétní lokalitě (populační hustota) je vždy součtem pěti ukazatelů (**výchozího počtu, natality, mortality, imigrace a emigrace**). Velikost jmenovaných ukazatelů určují další faktory (klíma, predace, nemoci, dostupnost a kvalita zdrojů, mezidruhová a vnitrodruhová konkurence atd.). Zatímco u rostlin obvykle dochází ke změnám populace relativně plynule, u živočichů probíhají změny abundance často skokově a opakovaně. Mluvíme o populačních oscilacích (změny abundance během jedné sezóny či generace) či fluktuacích (změny abundance během delších období, např. více let); vžitým pojmem v některých souvislostech jsou **populační cykly**.

Natalita je **množivost**, tj. počet nových jedinců vzniklých v populaci za jednotku času. U rostlin má podobu reprodukce generativní (počet semen za sezónu) a vegetativní. U živočichů rozlišujeme natalitu maximální (fyziologickou, tj. maximální produkci v ideálních podmínkách) a ekologickou (realizovanou za konkrétních podmínek).

Mortalita je **úmrtnost**, tj. počet uhynulých jedinců v populaci za jednotku času. Lze ji rozdělit na minimální (fyziologickou, tj. jaká by byla bývala za ideálních podmínek) a ekologickou (realizovanou, tj. jaká skutečně za konkrétních podmínek byla). S natalitou a mortalitou souvisí i délka života (opět může být fyziologická, tj. maximální možná, nebo ekologická, tj. skutečná za konkrétních podmínek).

Migralita označuje změnu početnosti populace v lokalitě z jiných důvodů, než je vznik a zánik jedince, tedy migrací. Ta může mít podobu periodickou (dočasnou, opakovanou, např. sezónní migrace ptáků), nebo trvalou (**emigrace** – vystěhování; **imigrace** – přistěhování).



Obr. 4.5.6 Klasická gradační křivka. (Upraveno podle: Schwerdtfeger, 1970.)

4.5.3 Ekologické role drobných savců v lese

Stejně jako je skrytý způsob života drobných zemních savců, je do značné míry skrytý i jejich impakt (vliv) na lesní ekosystémy. Hlodavci mohou na jedné straně jako konzumenti semen, semenáčků a kůry mladých stromků podstatně ovlivnit přirozenou obnovu, druhové složení i zdravotní stav další generace lesa. Hmyzožraví drobní savci (např. rejsci, ale někdy opět i myšice) hrají důležitou roli v udržování dynamické rovnováhy vůči některým druhům hmyzu. Na druhé straně jsou drobní savci z hlediska biomasy nepominutelnou složkou cyklu živin v lesním ekosystému a zásadním zdrojem potravy pro řadu predátorů. K tématu přistoupíme ze dvou perspektiv: nejdříve pohledem drobných zemních savců na les a potom pohledem lesa na drobné zemní savce.

Význam lesa pro drobné zemní savce

Pro dlouhodobé přežití v rámci ekosystému potřebuje mít skupina organismů trvale saturováno (naplněno) základní životní potřeby. I drobní savci tak potřebují v lese najít především dostatek vhodné potravy a úkrytů pro sebezáchovu, v ideálním případě i pro rozmnožování. Les pro ně představuje relativně stabilní, obvykle jen pomalu se měnící prostředí. Různé fáze lesa se nicméně z jejich hlediska zásadně liší; zejména velikostí lesa, složením a plodností dřevin a charakterem podrostu.

Druhy drobných zemních savců u nás lze dle jejich vztahu k lesu rozdělit na tři skupiny: druhy ryze lesní (myšice lesní, norník rudý, myšivka); druhy, které se vyskytují i v lese (tj. mají jiné priority než přítomnost dřevin, ale dřeviny jim v principu nevadí: např. hraboši, hrabošík, rejsci, hryzec, myšice křovinná), a konečně druhy, které se lesu vyhýbají (většina synantropních hlodavců: potkan, krysa, myš).

Velikost lesa rozhoduje o tom, zda v něm může nalézt útočiště životaschopná populace (tj. zejména dostatečně početná; u savců se obvykle udává 50–500 jedinců). Drobní savci jsou z tohoto hlediska poměrně nenároční, pro jedince obvykle stačí 0,05–0,15 ha (obrovský rozptyl je dán rozdílnou úživností lesa a potravními nároky různých druhů).

Složení a věk dřevin a charakter podrostu lze od sebe těžko oddělit. Pro drobné zemní savce jsou rostliny hlavně zdrojem úkrytu a potravy. Z hlediska **možností úkrytu** jsou ideální dvě stadia na opačných koncích vývoje lesa: jednak paseky a mladé stejnověkové kultury či nárosty s hustou buřiní či ponechanými těžebními zbytky; na druhé straně jsou velmi vhodné i víceetážové, strukturované různověkové porosty s bohatým podrostem a množstvím mrtvého dřeva. Obecně platí, že čím hustší a nepřehlednější je nejnižší patro, tím je pro drobné zemní savce vhodnější. Naopak „uklizené“, přehledné, plně zapojené stejnověkové porosty bez podrostu jsou pro drobné savce vhodné nejméně. Z hlediska **zdrojů potravy** je situace obdobná: na pasekách a v kulturách bývá více druhů folivorních (hrabošů a norníků), které po zapojení porostu z větší části ustoupí spolu s podrostem. Nejméně potravních zdrojů a tedy i nejnižší populační hustoty drobných zemních savců bývají v zapojených mladých porostech (tyčkovinách, tyčovinách). Po nástupu plodnosti dřevin se početnost drobných zemních savců zvyšuje, ale posouvá se i druhové spektrum ve prospěch granivorních druhů (zejména myšic). U dřevin jako zdrojů potravy jsou pro drobné zemní savce důležité v první řadě plody a semena, v druhé řadě na dřeviny přímo navázaní bezobratlí či houby a teprve na posledním místě kůra a listy. Dostupnost plodů dřevin ovlivňuje délku rozmnožovací sezóny a do značné míry rozhoduje o úspěšnosti přežití zimy, čímž významně ovlivňuje populační dynamiku drobných zemních savců. V plodících porostech s výraznou dominancí dřevin, které plodí synchronizovaně jednou za několik let (v tzv. semenných letech, např. dub, buk, smrk aj.), dochází k výraznějším fluktuacím populací granivorních druhů drobných zemních savců. Gradace populací savců obvykle nastává během vegetační sezóny přímo následující po semenném roce.

Podrost rozšiřuje drobným savcům možnosti jak potravních zdrojů, tak úkrytu. Je-li tvořen převážně dvouděložnými rostlinami (borůvka, ostružiník, maliník, kopřiva atp.), bývá v něm početnější norník, mají-li převahu trávy, převažují obvykle hraboši.

Vliv **lesního hospodaření** na drobné zemní savce, resp. jejich biodiverzitu a populační dynamiku, je poněkud neintuitivní. Zdá se totiž, že nejvyšší počty druhů a početně nejvyrovnanější populace drobných zemních savců jsou v hospodářských lesích obhospodařovaných pomocí maloplošných holých sečí (max. do 1 ha) s širším spektrem plodících vtroušených plodonosných dřevin. Obdobně jsou na tom lokality s mozaikou různých fází lesa od rozpadlého přes zarůstající po vzrostlý zapojený les (v našich podmínkách typicky rezervace). To, že druhově chudší bývají monokultury a velkoplošně obhospodařované majetky, lze nejspíš předpokládat. Druhové spek-

trum drobných zemních savců je ale užší i tam, kde převažuje podrostní či výběrný způsob hospodaření; druhy typické pro otevřenější biotopy totiž v těchto případech dlouhodobě nenalézají dostatek vhodných podmínek pro zachování dostatečně početných populací. Vedle počtu druhů je dalším důležitým hlediskem početnost jednotlivých druhů a kolísání jejich populací v jednotlivých letech. K většímu kolísání populací obvykle dochází tam, kde jsou populace obecně početnější, tj. před zapojením pasek a po nastoupení plodnosti porostů; v mezidobí početnost obvykle nekolísá, resp. bývá setrvale nízká. K větším fluktuacím dochází i v dospělých porostech s dominancí jediné dřeviny, zvláště pokud plodí jen jednou za několik let.

Význam drobných zemních savců pro les a lesnictví

Jak již bylo řečeno, i drobní zemní savci potřebují v první řadě úkryt a potravu. Již naplňováním těchto základních životních potřeb ovlivňují své okolí. Skutečný význam je na úrovni dnešních znalostí velmi těžké kvantifikovat, protože se obvykle jedná o působení pomalá, jemná, dlouhodobá nebo proměnlivá.

Půda

Hledání obydlí v lese je pro drobné zemní savce obvykle jednodušší než na polích či loukách. Mají zde k dispozici podstatně členitější terén, takže nejsou nuceni si za všech okolností hrabat složité podzemní **nory**. Přesto to často dělají. Komplexy podzemních tunelů jim slouží jako úkryty, zásobárny, toalety nebo odchovny mláďat. Tyto stavby pak často využívají i další podzemní živočichové. Kromě toho mají ale chodby řadu přínosů pro samotnou **půdu** a les. Fyzické přemístění půdy (tzv. bioturbace) ovlivňuje vývoj půdy a vytváří odlišné podmínky, umožňující existenci dalším druhům půdních organismů. Existence chodeb podporuje pronikání vzduchu a vsakování vody, což snižuje povrchový odtok a erozi, zvyšuje podíl vody a vzduchu v půdě a usnadňuje růst kořenů rostlin. Dochází k mísení vrstev různých horizontů z různých hloubek, což je do určité míry obdoba orání a hnojení, usnadňující rostlinám přístup k živinám. Organické látky bohaté na uhlík či dusík (opad, moč, výkaly) se tímto způsobem dostávají do hlubších vrstev, kde mohou zůstat vázány delší dobu. V humusu bylo zjištěno vyšší zastoupení vápníku a hořčíku (a vyšší pH) a odlišný podíl huminových a fulvonových kyselin ve srovnání s lokalitami, kam byl drobným savcům znemožněn přístup. Rozsah a význam zmíněných činností lze bohužel jen těžko plošně zobecnit; z nečetných výzkumů na toto téma plyne, že při hloubení nor můžou drobní savci na hektaru přemístit až 18 m³ zeminy za rok, tj. až 20 tun materiálu a obvykle jde o vrstvy o mocnosti 10–40 cm.

Bezobratlí

Patrně nejsložitější komplex vztahů je vázán na základní potřebu nasycení. Drobní zemní savci potřebují relativně vysoké množství kvalitní potravy. U některých druhů (rejsků, bělozubek, někdy i myšivek) jasně převažuje **živočišná potrava** v podobě různých bezobratlých a jejich vývojových stadií (vajíček, larev, kukel

i dospělců hmyzu, žížal a plžů atd.). U jiných druhů (myšic, norníků) jsou bezobratlí proměnlivou, ale podstatnou součástí jídelníčku. Hodnocení je z lesnického hlediska převážně pozitivní, protože větší podíl v potravě tvoří druhy potenciálně či skutečně dřevinám škodící (např. hřebenule borová).

Houby a rostliny včetně dřevin

U některých druhů drobných zemních savců (myšic, norníků) převažuje rostlinná potrava v podobě na živiny bohatších částí rostlin (zejména květů a **semen**, někdy i kořenů či cibulek), případně i hub. Sběrem semen působí hlodavci škody ve skladech semenných surovin a v lesních školkách a ovlivňují úspěšnost přirozené a při využití sítí i umělé obnovy lesa. Jediná myšice dokáže shromáždit v zásobách na zimu až 4 kilogramy semen. V semenných letech mohou drobní zemní savci tímto způsobem „sklidit“ podstatnou část úrody či vysetých semen, uvádí se až 20 %. V běžném roce, kdy je semen podstatně méně, je tento podíl dokonce ještě vyšší. Mají-li hlodavci na výběr, preferují semena co nejkvalitnější, tzn. zdravá a zralá, těžší a větší. Selektivní volbou semen mohou podstatně ovlivnit druhovou skladbu vznikajícího lesa. Vedle přímé konzumace si množství semen hromadí na zimu do zásobáren. Každý hlodavec jich mívá několik na různých místech. Je-li semen dostatek, ukryje si jich několikanásobně více, než reálně potřebuje. Někdy si následně zásoby ještě kontroluje a upravuje, například vykusováním klíčků či odstraňováním prázdných, zkonsumovaných či kazících se semen. Protože všechny zásoby nejsou z různých důvodů spotřebovány, dochází takto i k šíření dřevin za vzniku trsů semenáčků na místech někdejších zásobáren. Na rozdíl od působení ptáků, vody, případně větru, se šíření semen, resp. rostlin, tímto způsobem zásadně neurýchluje, neboť hlodavci přemísťují semena nejčastěji jen na vzdálenost desítek metrů od zdroje (průměrná vzdálenost přenosu semene se udává pouze kolem 4 m). Hlodavci ukrytá a nakonec nezkonsumovaná semena jsou obtížněji dostupná pro ostatní škodlivé organismy a v zásobárně mívají lepší a stabilnější mikroklima pro dormanci a následně klíčení či kolonizaci spory mykorrhizních hub.

Poslední, z lesnického hlediska aktuálně asi nejproblematictější, je role drobných zemních savců konzumujících celé semenáčky a později **ohryzávajících kořeny a kůru** mladých stromků. Škody ohryzem vznikají velmi nerovnoměrně v místě, čase i rozsahu. Významné škody způsobené hlodavci byly zjištěny na semenáčcích většiny dřevin. Obvykle zcela unikají pozornosti, protože k nim dochází během prvního roku po klíčení. Semenáčky některých dřevin (habrů, dubů) jsou hlodavci poškozovány násobně více než houbami a hmyzem; tam, kde byl do části lesa hlodavcům zamezen přístup, bylo výsledné zmlazení (počty semenáčků na ploše) dvojnásobné. Z jednoletých a starších stromků jsou nejčastěji poškozovány hladkokoré dřeviny z umělých výsadb, rostoucí na pasekách s bohatým a zapojeným podrostem. Ke škodám většího rozsahu obvykle dochází jednou za několik let, kdy se k vysokým podzimním počtům hrabošovitých hlodavců přidá zima s vyšší vrstvou dlouho ležícího sněhu. Nově byla zjištěna i relativně významná poškození vzniklá ve vegetačním období. Stromky bývají ohryzány u kořenového krčku ([obr. 4.5.7](#)), případně průběž-

ně (obr. 4.5.8) nebo pod zemí. Přímo následkem ohryzu hlodavci uhynou jen jednotky procent poškozených stromků, nicméně o vlivu poškození na další vývoj stromků víme zatím velmi málo. Poškozením dojde ke snížení dynamiky výškového přírůstu přibližně o 10 %, o vlivu na zdravotní stav v delším horizontu nevíme zatím téměř nic. Vzhledem k tomu, že v některých oblastech je ohryzem aktuálně poškozováno více než 75 % sazenic, může jít o významný problém. Podrobněji je problematika škod ohryzem rozebrána níže.

Živočichové a člověk

Pro svou početnost a všudypřítomnost hrají drobní zemní savci zásadní ekologickou roli jako **potravní zdroj** pro naše masožravé živočichy (sovy, dravce, hady, drobné, střední a někdy i velké šelmy atd.), včetně chráněných druhů. Tlak predátorů a podpora jejich populací (např. budky pro dravce a sovy, omezení odstřelu lišek, kun apod.) je podstatou **biologické ochrany**, resp. snahy o udržení populací drobných zemních savců pod hranicí škodlivosti (podrobněji opět níže).

Další a často přehlížená je úloha drobných zemních savců jako **hostitelů parazitů a přenašečů nemocí** přenosných na jiné živočichy včetně domácích zvířat a člověka (tzv. zoonózy). Byla prokázána souvislost mezi populačními gradacemi drobných zemních savců a vyšším výskytem klíšťaty přenášených onemocnění o rok později. Drobní zemní savci v tomto případě fungují jako mezihostitelé (jde např. o klíšťovou encefalitidu a Lymeskou boreliózu). Z častěji se vyskytujících zoonóz je možný přenos brucelózy, salmonelózy, toxoplazmózy či tularemie. V Německu se intenzivně věnují výzkumu výskytu různých horečnatých či krvácivých onemocnění virového původu (tzv. hantaviry). U nás jsou zaznamenány jednotky případů těžkého či smrtelného průběhu, ale je téměř jisté, že řada případů těchto infekcí bývá diagnostikována jako chřipka, případně vůbec.

Obnova lesa a škody způsobené ohryzem ve vztahu ke změnám hospodaření a klimatu

V posledních letech došlo v naší krajině a lesích k řetězu změn: růstu průměrných teplot, nepravidelostí v chodu srážek, velkoplošnému rozpadu porostů následkem kůrovcové kalamity, vzniku velkých holin, změně spektra umělého zalesnění atd. Podle zkušeností z rozsáhlých oblastí odlesněných vlivem imisí se hlodavci často stali jedním z faktorů, který limitoval úspěšnou obnovu lesa. I na rozsáhlých holinách vznikajících v současnosti lze předpokládat výrazné změny v druhovém spektru a populační dynamice nejen hlodavců, ale celého spektra drobných zemních savců. Než se stromky zapojí a než klesne s hustotou podrostu i populační hustota drobných savců, dojde patrně k několika gradacím hrabošovitých. Ty jsou spojeny se zvýšeným rizikem vzniku škod ohryzem na stromcích. V souvislosti se zmíněným je možné, ba pravděpodobné, že některé z popsaných impaktů drobných savců na lesní ekosystémy nabudou v blízké budoucnosti na významu.



Obr. 4.5.7 Poškození buku lesního způsobená hraboši. K ohryzu kořenového krčku (vlevo) dochází typicky přes zimu a často unikne pozornosti. I při totálním „okroužkování“ mohou stromky přežít a lýko propojit, případně uhynout až za několik let. Při vyšší sněhové pokrývce může ohryz sahat i podstatně výš (vpravo). (Foto: M. Heroldová.)



Obr. 4.5.8 Poškození buku lesního způsobená norníkem rudým. Ohryz je většinou orientován podélně s osou kmene a běžně sahá výše i na boční větve (norník na rozdíl od hrabošů šplhá). Obvykle bývá jemnější (nezasahuje do dřeva) a v posledních letech byl pozorován stále častější výskyt i ve vegetační sezóně. (Foto: M. Heroldová.)

Ohryz stromků hlodavci se obvykle vyskytuje v zanedbatelném rozsahu (tzn. jednotky % poškozených jedinců ročně). Jednou za několik let však dochází ke škodám podstatně rozsáhlejším, tj. v řádech desítek procent stromků ročně, a místně až k naprostému zničení výsadeb. Obecné předpoklady známe: vysoké populační hustoty hlodavců, rozsáhlé plochy s převahou jednoděložné vegetace (trav) a velkým množstvím úkrytů (těžebních zbytků, stařiny) ve spojení s faktorem náhle omezujícím dostupnost potravy pro hlodavce, typicky sněhovou pokrývkou. Přestože toto vše víme, naše reálné schopnosti predikce a možnosti prevence jsou značně omezené.

Co ohryzy způsobuje? Druhy hlodavců živící se převážně na živiny chudší rostlinnou potravou s vysokým podílem vlákniny. Toho jsou u nás schopni výhradně hrabošovití, tj. hraboš mokřadní (*Microtus agrestis*), hraboš polní, hrabošík podzemní (*Microtus subterraneus*), hryzec vodní (*Arvicola amphibius*) a norník rudý (*Clethrionomys glareolus*). Ani pro tyto druhy ale kůra dřevin není preferovanou potravou.

Na čem ohryzy vznikají? Ohryzávány jsou kůra a lýko. Více jsou poškozovány dřeviny s hladkou, tenkou kůrou od tloušťky kořenového krčku asi 7,5 milimetrů. Riziko škod ohryzem trvá do chvíle, než je borka stromů schopná hlodavcům odolat, nebo do zapojení porostu a zániku vhodného prostředí pro hrabošovité. V závislosti na rychlosti odrůstání může toto období trvat od několika let po celá desetiletí. Čím je delší, tím je riziko poškození vyšší. Stromky z umělých výsadeb bývají postiženy více než ty z přirozené obnovy. Absolutním favoritem je jabloň, dále jde o buk, javory, jeřáby a ostatní ovocné dřeviny, podstatně méně pak o jedle, lípy a modřiny; ostatní dřeviny jsou v České republice poškozovány jen málo. V Kanadě a ve Skandinávii dochází k plošnému poškození i u smrků či borovic, a to dokonce do té míry, že se při očekávané gradaci hrabošů odkládají výsadby.

Kde ohryzy vznikají? Problematická místa jsou nejčastěji se souvislými porosty trav, zejména třtin (*Calamagrostis* spp.), a dále v okolí vodotečí; zatímco souvislé drny jsou optimálním prostředím pro hraboše (*Microtus* spp.), u vodotečí bývají stabilní populace hryzce vodního (*Arvicola amphibius*). Riziko poškození ohryzem postupně klesá s rostoucím zápojem dřevin, kdy s ustupujícím podrostem zaniká i prostředí vhodné pro hlodavce. Z dlouhodobého sledování plyne, že škody ohryzem jsou bez zřejmého důvodu v některých oblastech výrazně častější a rozsáhlejší než v jiných. V těch u nás nejvíce poškozovaných (Drahanská vrchovina, České středohoří, Krušné hory) bylo průměrně poškozeno více než 10 % stromků ročně. Ani na pasece škody obvykle nebývají rovnoměrně rozprostřené, ale soustředěné na jedno či několik míst. Tato místa je pak třeba vysázet znovu.

Kdy ohryzy vznikají? K rozsáhlým škodám dochází přes zimu s vyšší, déletrvající sněhovou pokrývkou, které předchází podzim s vyššími počty hrabošů. Sníh hlodavcům sice poskytuje kryt před predátory, ale zároveň podstatně komplikuje přístup k preferovanější potravě. Za těchto okolností využívají sněhový kryt a poškozují kmeny stromků až do výšky sněhu. V posledních letech se navíc místy objevuje nový významný fenomén ohryzů působených ve vegetační době. Patrně to souvisí s letními přísuškami a nedostatkem vody v krajině, kdy hlodavci (zejména norníci) využívají jako nouzový zdroj mízu dřevin. V návaznosti na rozkolísání klimatu mohou být v budoucnu škody ve vegetačním období podstatně častější.

Jaké jsou následky ohryzů? Většina stromků poškození přežije. O vlivu ohryzu na jejich další osud s výjimkou snížení výškového přírůstu poškozených stromků přibližně o 10 % zatím skoro nic nevíme. Je však pravděpodobné, že dochází i k ovlivnění ostatních přírůstů, kvality kmene, infekci patogenů a následným hnilobám apod. Přímo hynou zpravidla pouze stromky ohryzané po celém obvodu kmene. Jsou-li jinak zdravé, mohou postupně odumřít až za několik let. Přímé škody jsou tedy obvykle relativně nízké; druhové složení a zdravotní stav vznikajícího porostu ale mohou být ovlivněny zásadně a nevratně (obdobně jako po loupání spárkatou zvěří).

Jaké jsou možnosti ochrany a prevence? Pod ochranou rozumíme opatření pro minimalizaci škod v okamžiku, kdy je vysoké riziko jejich vzniku (např. probíhající gradace populací hrabošů ve výsadbách buku). Oproti tomu cílem prevence je v předstihu zabránit vzniku samotného rizika. Obecně lze říci, že ochranná opatření jsou obvykle pracná, nákladná a s omezenou účinností. Proto se jako účelnější jeví škodám předcházet prevencí, než se je snažit řešit.

Možnosti **ochrany** již existujících výsadeb jsou v principu dvě: buď snížení počtu hlodavců, nebo snížení atraktivity a dostupnosti stromků. **Snížení počtu hlodavců** lze akutně dosáhnout pomocí **rodenticidů** (jedů). **Snížení atraktivity či dostupnosti stromků** lze provést aplikací pachových či mechanických **repelentů**. Využití rodenticidů i repelentů lze zařadit do **chemické ochrany** a obě metody mají řadu společných rysů. Zásadní komplikací je téměř každoročně se měnící legislativa upravující povolené přípravky na ochranu rostlin a podmínky jejich aplikace. V podstatě vždy je aplikace pracná a nákladná, účinnost nejistá a relativně krátkodobá, zejména u rodenticidů přistupuje k nevýhodám i riziko zasažení nečíslových organismů. S ohledem na uvedená fakta je možné doporučit aplikaci repelentů a rodenticidů jen cíleně ve vybraných lokalitách ve vhodný čas a v odůvodněných případech. Pro úplnost lze ještě k metodám ochrany uvést experiment z Britské Kolumbie, kde zvýšili přežívání stromků o 20–30 % pomocí zimní aplikace krmných granulí. Ekonomicky by metoda dávala smysl, pokud by ji stačilo do zapojení porostu využít jednou až dvakrát. V praxi naráží na naši neschopnost včas předpovědět roky, kdy by ji bylo účelné využít.

Prevence vzniku rizika škod vyžaduje dlouhodobější plánování a spočívá ve třech základních aspektech: nevytvářet podmínky pro vznik početných populací hrabošovitých (tzn. neposkytnout jim potravu ani úkryt); pečlivě vybírat lokality pro výsadbu atraktivních dřevin tam, kde je riziko poškození nejnižší; podporovat predátory. Takto lze načrtnout posloupnost opatření pro minimalizaci rizik škod ohryzem hlodavci, byť s vědomím, že pro řadu situací se bude jednat o hraběcí rady. Vyjdeme z toho, že škody na výsadbách páchají hraboši. Hrabošům se nejvíce daří v nepřehledném, bohatém podrostu s převahou trav. Minimální nebo žádné škody budou tam, kde takový podrost není vůbec, nebo na co nejmenší ploše a po co nejkratší dobu. Z hlediska lesního hospodaření to znamená, že nižšího rizika škod ohryzem bude dosaženo při respektování následujících doporučení:

- Minimalizovat vznik, rozsah a dobu trvání podrostu; ideální je využití nepasečného hospodaření; pokud je třeba vytvářet holiny, pak co nejmenší.
- Minimalizovat možnosti krytu; buňky tlumit častěji, aby plocha byla co nej-

přehlednější i na podzim; na místech, kde lze předpokládat vznik podrostu, nenechávat těžební zbytky v podobě hromad či valů.

- Kde je to možné, jednoznačně preferovat přirozenou obnovu: jednak při ní bývá počet jedinců na ploše násobně vyšší než u výsadeb, a proto se rychleji zapojí, jednak se zdá, že hlodavci více poškozují sazenice ze školek.
- Atraktivní dřeviny (viz „*Na čem ohryzy vznikají?*“) vnášet tam, kde je šance k jejich zapojení v řádu několika let, kde neočekáváme rychlý vývoj podrostu, kde je třeba jednotlivě doplnit mezernaté starší výsadby, případně v rámci dvoufázové obnovy v její druhé fázi.
- Podpora šelem, dravců a sov může spočívat v ponechání doupných stromů, vyvěšení budek, v rozmístění berliček v počátečních fázích sukcese na velkých plochách, v omezení odstřelu lišek a drobných šelem.

U podpory predátorů (tzv. **biologické ochrany**) se ještě zastavíme. Účinnost těchto metod má sice oporu v řadě teoretických studií, nicméně exaktní prokázání jejich účinnosti, natož ekonomické vyhodnocení, je extrémně komplikované. Aby biologická ochrana dávala smysl, musí přesahovat obor lesnictví a stát se dlouhodobou záležitostí celé krajiny. Je proto vhodné, ba nezbytné, aby stála na cílevědomé a dlouhodobé spolupráci lesníků a zemědělců s myslivci, ochránci přírody, ornitology a veřejností obecně.

4.6 KOPYTNÍCI A JEJICH ROLE V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH

Marta Heroldová

Velcí herbivorní savci (kopytníci) zastávají v lesích celého světa nezastupitelnou úlohu. Lesní prostředí je pro ně domovem, v němž nacházejí jak potravu, tak i úkryt a místo k rozmnožování a odchovu potomstva. Svou přítomností a činností však současně ovlivňují utváření lesního prostředí, jeho druhové složení i proměnlivost věkové skladby. V minulosti žili kopytníci s lesními porosty v homeostáze, tedy ve vzájemné schopnosti vyrovnávat výkyvy většiny vlivů na základě zpětných vazeb. Člověk tyto vzájemné vazby porušil mimo jiné tím, že vyhubil důležitý článek potravního řetězce, a to šelmy, které přirozeným způsobem regulovaly početní stavy kopytníků. Sám však tuto úlohu převzít nezvládl. Zároveň také změnil dřevinnou skladbu lesních porostů, tedy potravní báze pro velké kopytníky (Čermák a Mrkva, 2003, Čermák et al., 2011).

Velcí herbivoři jsou označováni jako **klíčové druhy** (koncept klíčových druhů více rozveden v [kap. 4.5](#)), dlouhodobě ovlivňující lesní porosty. Člověkem ovlivněná druhová skladba kopytníků v nepřiměřených populačních hustotách postrádá vhodnou potravní nabídku a působí škody nadměrným okusem, ohryzem a loupáním. Negativně působí na stabilitu porostů a způsobuje následné ekonomické ztráty sníženým přírůstem a poklesem kvality dřevní hmoty. Potravní chování zvěře má proto za následek nejen přímé škody způsobené zničením dřevin, ale také nepřímé škody, pramenící ze zvýšených nákladů na obnovu porostů, prodlužování doby do zajištění kultur a také menší stabilitu ekosystémů, ve kterých byly eliminovány některé druhy dřevin pro herbivory atraktivní, jako například jedle. Škody na lese, náklady na ochranu lesa a ztráty na produkci a kvalitě dřeva jsou v současné době odhadovány na miliardy korun ročně (Duda et al., 2020).

Pomocí současných zásad mysliveckého hospodaření se nedaří docílit dlouhodobého snížení početnosti hlavních druhů spárkaté zvěře. Dle celorepublikových výkazů myslivecké statistiky dochází ke konstantnímu nárůstu úlovků zvěře a v případě introdukovaných druhů také k plošnému rozšiřování areálu výskytu (Lotocký a Turek, 2022).

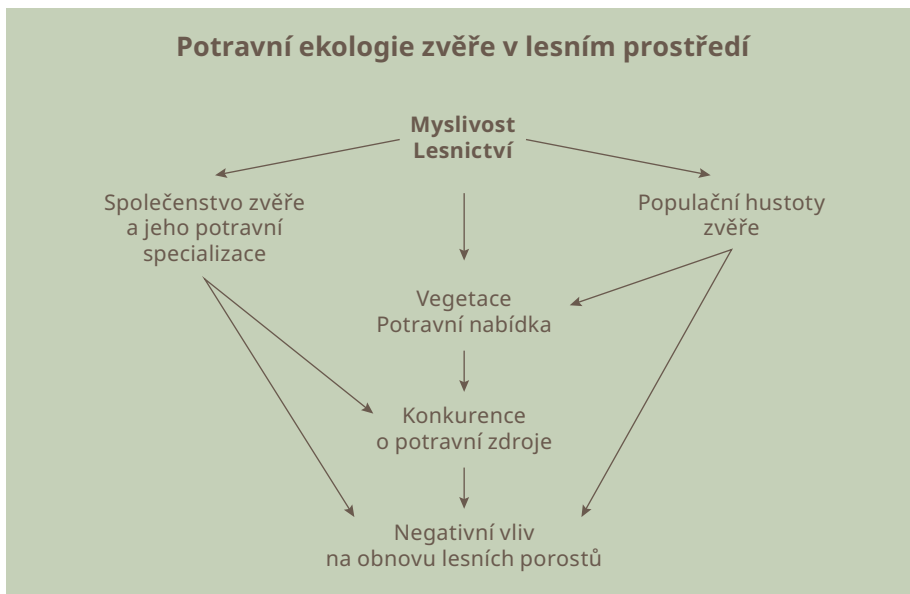
K poškozování lesních porostů kopytníky nemalou měrou přispívá i vzrůstající labilita lesních ekosystémů jako důsledek rostoucí zátěže ve formě imisí, klimatických změn podmíněných civilizačními vlivy, zvyšování turistického využívání lesů, a především již několikrát zmíněné nevhodné změny dřevinné skladby lesů, která trvá již více než 200 let.

V posledním desetiletí vznikají rozsáhlé kůrovcové kalamitní holiny, kdy nevhodně vysázený smrk vlivem globální změny klimatu ztratil svou odolnost a plošně hyne. Nově vysazované lesy jsou pěstovány s přirozenější druhovou skladbou,

s větším podílem listnatých dřevin. To může v konečném důsledku být jako lepší potravinová báze pro kopytníky velkým přínosem jak pro samotné kopytníky, tak i pro stabilitu lesních ekosystémů. Škody způsobené zvěří jsou ale v současné době limitujícím faktorem přechodu na přírodě blízké postupy hospodaření v lesích. To má za následek snižování odolnosti lesních ekosystémů a ohrožení trvalosti jak produkčních, tak mimoprodukčních funkcí lesa. Rozsah škod však musíme posuzovat i v souvislosti s dalšími faktory, které škody umocňují. Patří k nim například houbová onemocnění, tlak buřeně, větrné a sněhové kalamity, volba nekvalitního sadebního materiálu a rovněž nekvalitně a neodborně prováděná výsadba. Cílem jakéhokoliv systému hospodaření se zvěří by mělo být zajištění vyváženého stavu mezi zvěří a prostředím, a to dosažením tzv. únosných stavů ([box 1](#)) zvěře, při kterých nedochází k nadměrnému poškozování prostředí a jež umožňují přiměřené lovecké využití (Apollonio et al., 2010, Lubojacký et al., 2021).

Box 1: ÚNOSNOST, ÚŽIVNOST NEBO KAPACITA BIOTOPU A ÚNOSNÉ STAVY ZVĚŘE

Základním kritériem **únosnosti biotopu** je to, zda zvěř není příčinou lokálního vymizení některého rostlinného nebo živočišného druhu. Obecně lze únospnost definovat procentem výdajů souvisejících s existencí zvěře, ze zisku dosahovaného na dané ploše. **Únosné stavy zvěře** jsou maximální stavy, za nichž nedochází k překročení hranic sledovaných kritérií. Jedním z hlavních kritérií je možnost odrůstání jak přirozené, tak umělé obnovy lesních porostů. Pozornost je třeba věnovat i ekologickým dopadům přemnožení zvěře. Například obora v CHKO Pálava byla jednou z prvních oblastí, kde byl zdokumentován vliv nadměrné pastvy kopytníků na biodiverzitu rostlin (Unar et al., 1991). Hodnocení stavu vegetace by mělo být nedílnou součástí při rozhodování o míře odstřelu (Kamler et al., 2007). Reálná kapacita prostředí závisí na vzájemné spolupráci všech hospodářů v krajině (myslivců, lesníků i zemědělců). Držitel i uživatel honitby musejí být ve vzájemné shodě. Stav lesa lze považovat za ukazatel rovnováhy a trvalé udržitelnosti ([obr. 4.6.1](#)).



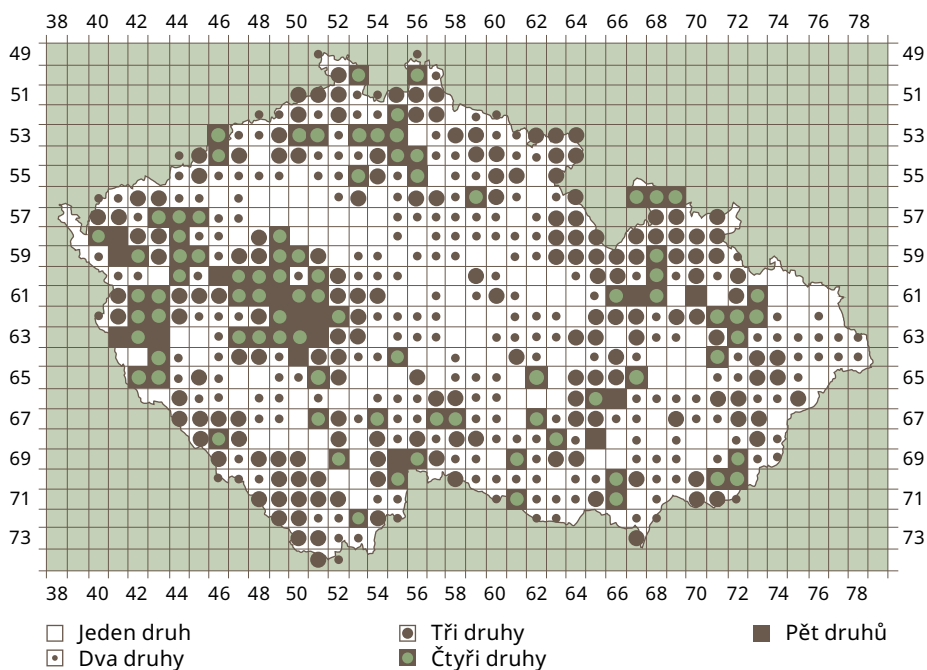
Obr. 4.6.1 V jádru řešení situace obnovy lesních porostů s přítomností kopytníků je těsná spolupráce myslivců s lesníky. (Upraveno podle: Kamler et al., 2007.)

4.6.1 Výskyt kopytníků v ČR

Srnce (*Capreolus capreolus* – CC), jelen evropský (*Cervus elaphus* – CE) a los (*Alces alces* – AA) jsou autochtonní kopytníci. To znamená, že jsou na území naší republiky původními druhy. Kromě těchto druhů se u nás vyskytují i druhy nepůvodní, introdukované. Introdukce je proces, kterým jsou druhy, poddruhy nebo nižší taxony přeneseny člověkem mimo svou historicky známou oblast přírodního výskytu, ať už úmyslně (záměrně), nebo neúmyslně.

Introdukce dalších druhů kopytníků má u nás dlouhou tradici. Kopytníci byli introdukováni předně jako užitková zvířata, jako zájmová zvěř pro myslivost nebo k obohacení místní fauny. Z introdukovaných druhů je u nás nejdéle daněk evropský (*Dama dama* – DD), který byl vysazen do obor již v 16. století a později vypouštěn do volnosti. Muflon evropský (*Ovis aries musimon* – OM) byl introdukovan v polovině 19. století také nejdříve do obor a v 80. letech minulého století zaváděn do honiteb. Jelen sika (*Cervus nippon* – CN) byl na naše území introdukovan na přelomu 19. a 20. století. Důvodem k vysazování byla jeho domnělá menší škodlivost na lesních porostech, než je tomu u jelena evropského (Wolf, 1999). V tomto směru nesplnil očekávání a škody, které působí na lesních dřevinách (zvláště loupání kůry), jsou mnohonásobně vyšší. Je dost nesnášenlivý a ze svých stanovišť vyhání jiné kopytníky, zejména daňky a srnce. Myslivci je hodnocen jako zvěř odolná vůči klimatickým

podmínkám i nemocem, je nebojácna a agresivní. Velká migrační aktivita a přizpůsobivost k rušení často znemožňuje lokální hospodaření s touto zvěří. Rušivě působí všude tam, kde se vyskytují naše autochtonní druhy. Protože se kříží s jelenem evropským, neměl by se vyskytovat nikde v oblasti výskytu autochtonního jelena. Dalšími druhy jsou jelenec (*Odocoileus virginianus*) a kamzík (*Rupicapra rupicapra*), které mají jen lokální význam (Heroldová, 2010). V otevřené krajině bývalých vojenských prostor se z důvodů vypásání náletů a udržování druhové biodiverzity bylinného patra uplatňují další druhy introdukovaných kopytníků (koně, zubři, pratuři), o kterých neuvažujeme ve vztahu k lesním porostům.







Obr. 4.6.2 Výskyt kopytníků v ČR. Mapování v kvadrátech 11 × 12 km z databáze BioLib. (Upraveno podle: Anděra, 2023.)

Výskyt autochtonních (původních) kopytníků v mapovacích kvadrátech (obr. 4.6.2) ukazuje, že se srnec vyskytuje ve 100 % kvadrátů, jelen v 54 % a los ve 4 %. Z introdukovaných kopytníků je nejrozšířenější muflon (48 %), potom daněk (31 %), jelen sika (14 %), jelenec (5 %) a kamzík (2 %).

Z introdukovaných druhů mají muflon, daněk i jelen sika společně to, že jsou velmi přizpůsobiví. Muflon je spásač a oba další druhy jsou potravní oportunisté. Dobrým ukazatelem schopnosti adaptace jsou jejich potravní niky, které mají velkou šíři. Všude se vyskytují spolu se srncem.

Muflon i jelen sika působí rušivě na srnčí zvěř a vytlačují ji z jejích teritorií. Muflon žije v tlupách, stáda se pohybují dosti hlučně v pravidelných ochozech. Svými kopýtky při běhu poškozují porosty zvláště na prudších svazích (jako třeba na Pálavě) a uvolňují kameny. Porosty mohou spásat (rozeklaným horním pyskem) až u země, a tak je jejich vliv na krajinu vypásáním vegetace bylinného patra intenzivnější. Oba druhy poškozují les loupáním podobně jako jelen. Daněk na rozdíl od nich neloupe kůru, ale jeho stáda působí rušivě na srnce. Přihlédneme-li k základním ekologickým nárokům jednotlivých druhů, mají jelen sika i daněk totožné nároky na prostředí, což je prostředí listnatých a smíšených lesů s keřovým podrostem s přítomností pasek a mýtin. Naše lesní porosty měly dosud sekundární, to jest nepřirozenou, druhovou skladbu s převahou jehličnanů, která se však v důsledku kůrovcové kalamity rychle mění. Potravní tlak na listnaté dřeviny je vždy největší (Apollonio et al., 2010).

POTRAVNÍ TYPY KOPYTNÍKŮ

OKUSOVAČI	POTRAVNÍ OPORTUNISTÉ		SPÁSAČI
Potravní rytmy: 2–3 hodiny	4 hodiny	6 hodin	8 hodin
			
dřeviny, byliny	←—————→		traviny

Obř. 4.6.3 Rozdělení kopytníků podle potravních typů. Každý potravní typ kopytníka má svůj potravní rytmus, což znamená, jak často musí přijímat potravu v průběhu dne. (Upraveno podle: Hofmann, 1989.)

4.6.2 Potravní strategie herbivorních savců v různých lesních prostředích

Obecně se velcí býložravci při výběru potravy řídí teorií optimální výživy, kdy si z nabídky prostředí vybírají takové složky, které jim zajistí maximální energetický zisk. Zvláště přizpůsobená trávicí soustava, zejména složený žaludek se čtyřmi komorami, jim umožňuje trávit těžko stravitelnou rostlinnou potravu. Předžaludek má tři komory. Nejobjemnější částí předžaludku je bachor. Tam se hromadí polknutá potrava a dochází k jejímu mechanickému narušení a rozštěpení pomocí symbiotické bachorové mikroflóry (bakterie, prvoci, houby). Největší částice jsou opakovaně mechanicky rozrušovány přežvýkáním. Trávenina s obsahem celulózy je efektivně chemicky rozkládána. Při následném posunu tráveniny do dalších oddílů předžaludku (čepce a knihy) a následně do vlastního žaludku (slezu) tráví přežvýkavec i bachorovou mikroflóru, resp. látky, které bakterie a prvoci vytvořili z přijaté potravy. Tato potravní strategie umožňuje herbivorům se velmi rychle nasytit a trávit potravu při odpočinku na bezpečném místě (Thomas a Packham, 2007).

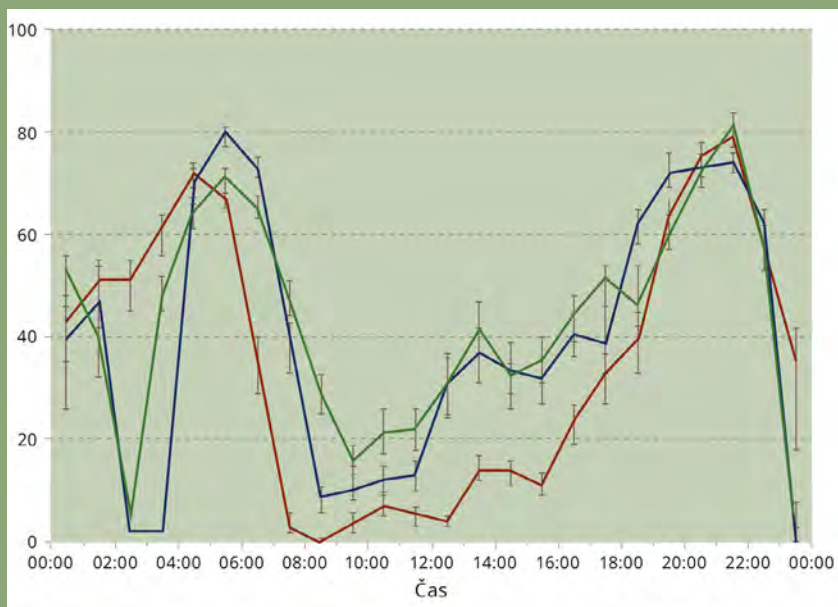
Potravní strategie herbivorních přežvýkavců jsou podle studie Hofmanna (1989) rozděleny do tří základních skupin.

První skupina jsou **okusovači**, tedy druhy, které přijímají potravu s vysokým obsahem živin – byliny a jemné části dřevin, příležitostně semena a plody. Nejsou schopni konzumovat hrubou vlákninu trav. Jejich pastevní aktivita v průběhu dne je častá, každé dvě až tři hodiny. Podrobnější studie denní aktivity u polní srnčí zvěře ukázala, že se srnec pase každé dvě hodiny a pastevní aktivita je variabilní (n = 87, průměrně 17,30 min, 1–77 min; Zejda et al., 1985). Na druhé straně jsou to **spásači**. Ti jsou schopni konzumovat i méně stravitelnou biomasu travních porostů. A přitom jim stačí se napást třikrát za den (tedy jejich potravní rytmus činí osm hodin, viz [obr. 4.6.3](#)). Mezi těmito dvěma skupinami stojí skupina **potravních oportunistů**. Ti jsou schopni přecházet od jedné strategie ke druhé. Optimální kvalita jejich stravy tak leží někde uprostřed mezi předchozími dvěma potravními strategiemi (ukázkou jejich denní aktivity zahrnující pasení viz [obr. 4.6.4, box 2](#)). Kamzík a koza bezoárová mají větší tendenci k okusování a jelen sika a daněk více spásají. Také jejich potravní rytmy jsou od čtyř do šesti hodin za den ([obr. 4.6.3](#)).

Abychom lépe pochopili tyto potravní strategie, podíváme se ještě na morfologicko-fyziologické adaptace jejich trávicího traktu. Vývoj potravní strategie je od okusovačů ke spásáčům. Okusovači tráví obsah rostlinných buněk. Vzhledem k omezenému významu mikrobiálního trávení v bachoru prochází potrava bachorem rychleji, výživnější části procházejí dál retikulární rýhou. Bachor má větší absorpční povrch díky většímu množství papil. Herbivoři mají silně vyvinuté slinné žlázy a produkují více HCl (kyselina chlorovodíková), čímž snižují negativní důsledky inhibitorů trávení. Při pastvě si proto vybírají rostlinné tkáně s vyšším obsahem živin. Spásači byli schopni se přizpůsobit vzniku bezlesých stepí s převahou trav. Jejich trávicí systém je přizpůsoben využívání velkého objemu potravy s vysokým obsahem celulózy, čemuž odpovídá velikost bachoru i celého zažívacího traktu a intenzivní mikrobiální činnost. Potravní oportunisté tvoří

plynulý přechod od okusovačů ke spásáčům, ale jejich společným znakem je to, že již dokážou využívat traviny dostatečně účinně, tak aby na nich byli schopni přežít delší dobu (Thomas a Packham, 2007).

Box 2: PRŮBĚH A OVLIVNĚNÍ AKTIVITY JELENA EVROPSKÉHO V PRŮBĚHU 24 HODIN (GPS TELEMETRIE)



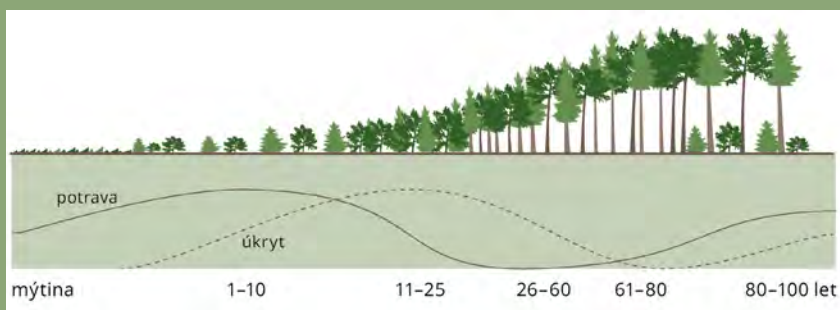
Obr. 4.6.4 Relativní aktivita laní během 24hodinového cyklu v letním období. (Upraveno podle: Červený et al., 2017.)

- Nejaktivnější jsou jeleni a laně při rozednávání a stmívání, včetně východu a západu slunce a včetně časových posunů východu a západu slunce v průběhu roku.
- Zvířata jsou velmi aktivní v průběhu noci a přes den tato aktivita ustává.
- Aktivita jelenů a laní dobře odráží průběh roku, zejména pastevní nabídku v krajině. Jeleni jsou aktivnější ve vegetačním období, tj. mezi dubnem a zářím, zatímco v období vegetačního klidu je úroveň jejich aktivity celkově nižší.

- Nejvyšší intenzita aktivity je však mezi dubnem a červencem, kdy jeleni stráví nejvíce času pastvou, neboť potřebují energii na růst parohů. U laní je zvýšená intenzita aktivity způsobena porodem koloucha a následnou péčí o něj.
- Období začátku doby lovu, které s sebou nese zvýšený extrémní lovecký tlak, se projevuje snížením aktivity v průběhu dne a přesunem aktivit do nočních hodin; pokles aktivity trvá až do prosince.
- Ve druhé polovině září vykazují jeleni krátkodobě a jednorázově zvýšenou aktivitu, která odpovídá období říje. V těchto dnech jsou jeleni aktivní v průběhu dne. Aktivita se ale může skokově měnit jako odezva na jednorázovou událost nebo na změnu počasí.

Box 3: KOPYTNÍCI A RŮZNÁ STADIA LESNÍCH POROSTŮ

Kopytníci využívají z lesních porostů nejvíce mladé porosty, a to jak výsadby, tak přirozenou obnovu. Nacházejí tam dostatek potravy i místo k odpočinku. Při větším rušení (turisté, práce v lese apod.) nalézají klid k odpočinku v mladině a tyčovině. Při delším pobytu v tyčovině často dochází k poškození kmenů ohryzem a loupáním. Také ekoton lesa s keřovým podrostem má dobrou potravní nabídku.



Obr. 4.6.5 Využívání různých stádií lesních porostů kopytníky.

4.6.3 Potravní nabídka a strategie kopytníků na výzkumných lesních plochách

Potravní nabídka (úživnost prostředí) je pokryvnost bylinného a keřového patra, tak jak ji mohou kopytníci využívat (obr. 4.6.5 a 4.6.7). Výsledky výzkumu potravní nabídky a potravy kopytníků byly sledovány v celé šíři lokalit typických pro naše lesní hospodářství. Zastoupeny jsou nížinné listnaté lesy od nadmořské výšky 210 metrů, dále smíšené lesy pahorkatin kolem 400 metrů nad mořem a výše horské lesy, převážně jehličnaté (Šumava, Beskydy a Jeseníky). Z celkového pohledu zde převažují travní porosty. Dostatek okusových dřevin mají jen Pavlovské vrchy a nížinné, lužní lesy. Jinde je nahrazují borůvka s maliníkem a ostružníkem (*Rubus idaeus* a *R. fruticosus*), jako je tomu v Beskydech. Nejchudší potravní nabídku měly Jeseníky s převažujícími smrčiny a minimální nabídkou okusových dřevin (obr. 4.6.6). Maliník s ostružníkem se vyskytovaly převážně jen v nižších nadmořských výškách a byly dokonale vypásány srncem (obr. 4.6.6). Také lesní porosty v Hostěnicích na Draha- nech měly nedostatek okusových dřevin (Homolka a Heroldová, 1990).

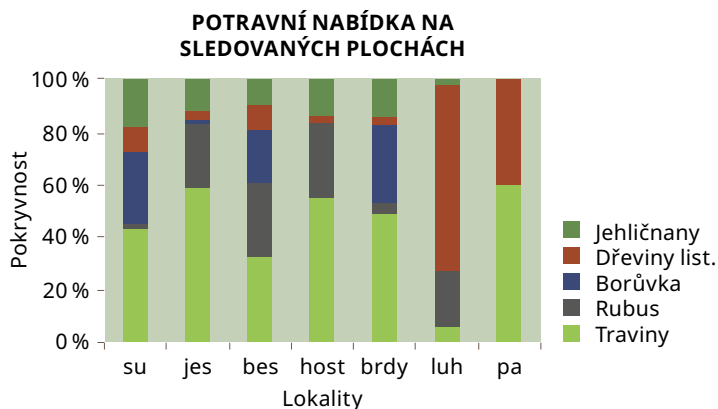


Obr. 4.6.6 Obsah bachoru jelena po loupání smrku v Jeseníkách (vlevo). Dokonale opasený ostružník je indikátorem nedostatku okusových dřevin (vpravo). (Foto: M. Heroldová.)

Studium potravní ekologie má ve výzkumu ekologie volně žijících kopytníků nezastupitelné místo a stává se základní metodou běžného managementu těchto druhů v celosvětovém měřítku. Složení potravy reflektuje potravní nabídku v daném prostředí a spolu s výší populačních hustot je jedním z faktorů majících vliv na rozvoj a obnovu lesních i ostatních rostlinných společenstev.

V některých lokalitách byla potrava sledována celoročně (analýzou trusu), v dalších jen v loveckém období (analýza obsahu bachoru). Jako příklad celoroční

potraviny jsme vybrali dva naše kopytníky, a to srnce (okusovače) a jelena (potravního oportunistu), v různých prostředích lesa, ale také introdukovaného zástupce spásáčů muflona (Homolka, 1991, 1995, Heroldová, 1996, Homolka a Heroldová, 1990, 1992, 1999, 2001, 2003, Barančková et al., 2007, Homolka et al., 2008).

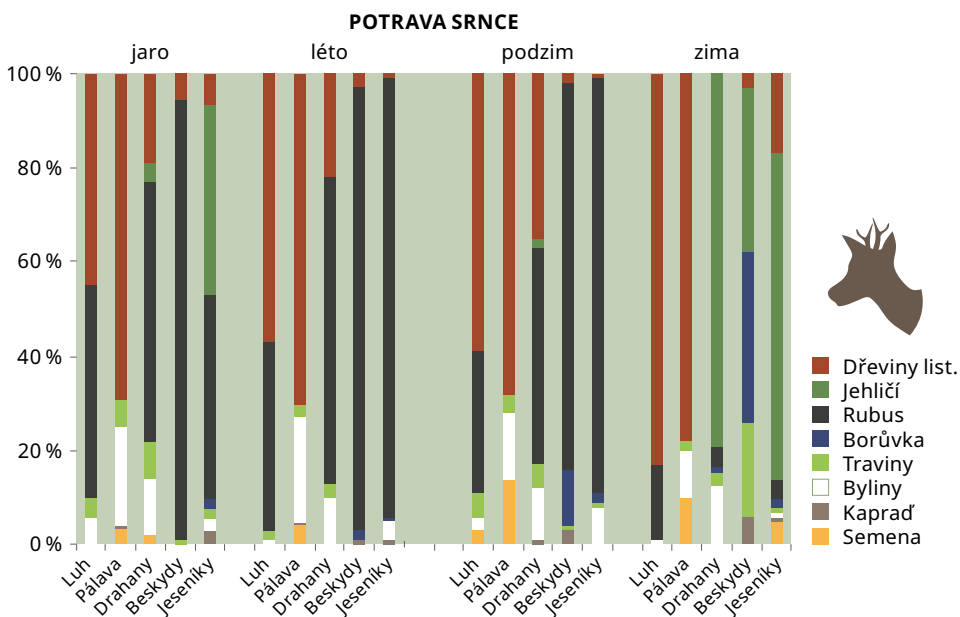


Obr. 4.6.7 Potravní nabídka (vegetační období) odráží úživnost prostředí v různých lokalitách lesních porostů (su – Šumava; jes – Jeseníky; bes – Beskydy; host – Hostěnice (Drahany); luh – lužní lesy (jižní Morava); pa – Pálava. (Zdroj: Homolka, 1991, 1995, Heroldová, 1996, Homolka a Heroldová, 1999, 2001, 2003, Barančková et al., 2007, Homolka et al., 2008.)

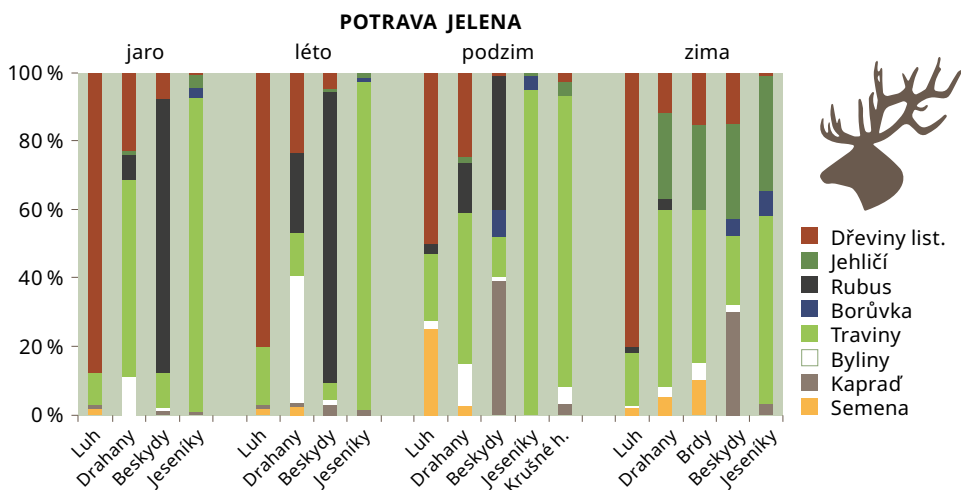
V potravním spektru srnce celoročně dominují okusové dřeviny (zvláště v listnatých nížinných lesích) spolu s maliníkem a ostružníkem. Ve vegetačním období nalézá ve všech studovaných lokalitách dostatek kvalitní potravy. V zimním období ve smíšeném lese na Drahanech a v horském smrkovém lese strádá a okusuje jehličnany (obr. 4.6.8).

Jelen přechází jako potravní oportunistu podle potravní nabídky od jedné potravní strategie ke druhé. A tak je v nížinných listnatých lesích, ale také v Beskydech okusovač (konzumuje ostružník a maliník – *Rubus sp.*) a v horských polohách Jeseníků a také Krušných hor je spásáč (konzumuje 95 % trávy). V zimním období do určité míry konzumuje rovněž jehličí (zvláště v období sněhu), ale jakmile je to možné, pase se na trávě a v Beskydech na kapradinách (vykusuje jejich přízemní, zásobní části; obr. 4.6.9).

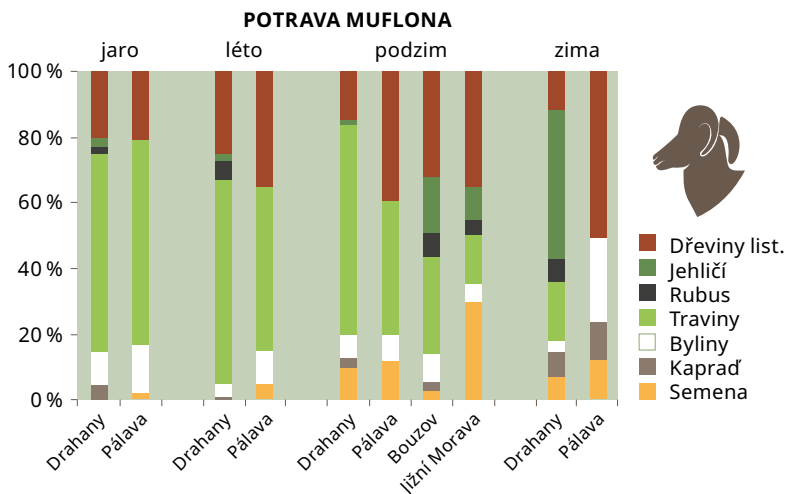
Přestože je muflon spásáč, v každém ročním období konzumuje také dřeviny. V zimním období jsou listnaté, ale i jehličnaté dřeviny významnou součástí jeho potravy (obr. 4.6.10).



Obr. 4.6.8 Variabilita potravy srnce podle potravní nabídky v průběhu roku. (Zdroj: Homolka, 1991, 1995, Heroldová, 1996, Homolka a Heroldová, 1999, 2001, 2003, Barančková et al., 2007, Homolka et al., 2008.)



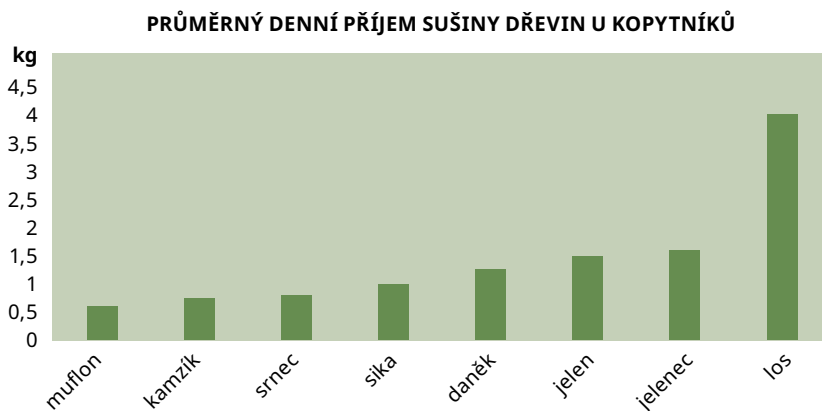
Obr. 4.6.9 Variabilita potravy jelena podle potravní nabídky v průběhu roku. (Zdroj: Homolka, 1991, 1995, Heroldová, 1996, Homolka a Heroldová, 1999, 2001, 2003, Barančková et al., 2007, Homolka et al., 2008.)



Obr. 4.6.10 Variabilita potravy muflona podle potravní nabídky v průběhu roku. (Zdroj: Homolka, 1991, 1995, Heroldová, 1996, Homolka a Heroldová, 1999, 2001, 2003, Barančková et al., 2007, Homolka et al., 2008.)

4.6.4 Vliv kopytníků na vegetaci

Jaký vliv mají kopytníci na dřevinnou složku vegetace, a tedy na přirozenou nebo umělou obnovu lesa, je možno zjistit analýzou jejich potravy a vyhodnocením jejich denní spotřeby dřevin ([obr. 4.6.11](#)).



Obr. 4.6.11 Konzumace dřevin kopytníky – průměrný denní příjem sušiny v kg. (Upraveno podle: Kamler et al., 2010.)

Okus zvěře se soustřeďuje na letorosty, tedy nejmladší nárůst dřeviny. Okusem se snižuje vitalita dřevin a zpomaluje se jejich růst. Závažné je zejména poškození terminálu, kdy může dojít k deformaci růstu (box 4). Takto jsou poškozovány zvláště mladé výsadby listnatých dřevin. Mezi jednotlivými rostlinnými druhy ovšem existují značné rozdíly a zvěř (především srnec) často dokáže okusovat i drobné části, jako jsou mladé listy či výhonky, které mají výživnou hodnotu výrazně vyšší než zbytek rostliny (Kamler a Homolka, 2005).

Box 4: ŠKODY NA LESNÍCH POROSTECH

Podle zprávy sdružení Pro Silva Bohemica (Duda et al., 2020) způsobují rekordní stavy zvěře rozsáhlé škody. Rozsah a nákladnost opatření proti škodám jsou neúnosně vysoké. S početností zvěře přímo souvisí i míra poškození lesa. Zjišťováním rozsahu poškození zvěří se zabývá Národní inventarizace lesů v ČR. Její druhý cyklus z let 2011–2015 přinesl např. tyto výsledky: Zastoupení poškozených jedinců obnovy do výšky 1,3 metrů okusem je v případě listnáčů ($45,2 \pm 2,5$ %) výrazně vyšší v porovnání s jehličnany ($20,6 \pm 2,2$ %). Nejvíce jsou v tomto ohledu poškozeny listnáče a jedle bělokorá. Únosná (tolerovatelná) mez poškození, která zabezpečuje odrůstání pestré škály dřevin, tak není možná ani při vynaložení přiměřených nákladů na jejich ochranu před zvěří. Jiný pohled poskytuje výstup Inventarizace škod zvěří na lesním hospodářství České republiky, a to závěrečná zpráva (IŠZ 2015), kterou zpracoval Ústav pro výzkum lesních ekosystémů, s. r. o., ve spolupráci s ÚHÚL – Ústavem pro hospodářskou úpravu lesů. Také z ní je zřejmé, že škody způsobené zvěří na lesních porostech nejsou jen lokální záležitostí. Celkové poškození mladých stromků v lesních kulturách činí 59 %. Pokud se soustředíme jen na tzv. meliorační a zpevňující dřeviny (MZD), zjednodušeně na listnáče a jedli, jejichž minimální podíl při obnově lesa ukládá vlastníkům legislativa a jsou rozhodující pro pestrost a stabilitu lesů, pak na celém území naší republiky je zvěří nějakým způsobem poškozeno průměrně 64 % těchto dřevin, na polovině území republiky je poškozeno okusem vrcholu celých 61 % MZD. Právě poškození okusem vrcholu je z lesnického hlediska nejvýznamnější ([obr. 4.6.12](#)).

Kopytníci se při pastvě na některé potravní složky zaměřují a jiné opomíjejí. Výsledkem mohou být podstatné změny ve složení vegetace a také vliv na její diverzitu (např. Petty a Avery, 1990, Putman, 1994, Flowedew a Ellwood, 2001, Raimoiser a Puman, 2011, Putman et al., 2011a, b). Je prokázáno, že důsledky zpětně dopadají na celé společenstvo živočichů, zvláště hmyzu, ptáků i drobných savců včetně predátorů, kteří jsou na těchto druzích potravně závislí (Gill a Fuller, 2007).

Základní podmínkou přestavby našich lesů na druhově pestré a přirozeně se zmlazující je úprava stavů zvěře. Pouze ve stavu rovnováhy se může les začít vyvíjet normálně. Jedny z mála ploch, na kterých zvěř dočasně najde bylinný podrost, jsou holoseče. Působí jako magnet, a obnova listnáčů a jedle bez oplocení se tak stává prakticky nemožnou. Teprve druhově pestrý les podrostlý na většině plochy přirozeným zmlazením následně umožní chovat vyšší stavy zvěře než les stejnověký, obnovovaný umělou výsadbou. Činnost lesníka a myslivce jako hospodářů v krajině musí být zaměřena na zvýšení její dlouhodobé stability (Černý, 2016, [obr. 4.6.1](#)).



Obr. 4.6.12 Okus vrcholu jedle bělokoré z výsadby (vlevo). Intenzivní okus nedovolí odrůst bukové výsadbě (vpravo). (Foto: M. Heroldová.)

Z potravní nabídky si kopytníci vybírají především okusové dřeviny. Všeobecně je známo, že kopytníci dávají přednost vrbě jívě, jeřábu, javorům, jabloni lesní, topolu osice, dubům, buku, habru, ale také třešni ptačí. Z jehličnatých dřevin mají rádi jedli ([obr. 4.6.12](#)). Dále jsou to také keře hlohů, růže šípkové, bezu a další. Je-li ale okousaná bříza nebo olše, znamená to vždy nedostatek chutnějších listnatých dřevin. Dřeviny jsou hlavní potravou srnce, který se nemůže pást na trávě. Místo okusových dřevin mohou kopytníci v lesním prostředí spásat ostružiník a maliník, které tak mohou plnit funkci ochrany mladých cílových dřevin, jako třeba v Beskydech (Homolka a Heroldová, 2003), a kopytníci jim dávají přednost před dřevinami ([box 5](#)).

Další skupinu potravní nabídky tvoří traviny. Ty jsou obvykle zastoupeny v dostatečném množství, ale na mýtinách to bývají zejména třtiny, z nichž třtina křovištní (*Calamagrostis epigeios*) je expanzivním druhem lesní buřeně, která má jen velmi

omezený význam jako potrava, a to jen v jarních měsících (Heroldová, 1993). Naproti tomu metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) představuje v horských polohách jeden z nejdůležitějších potravních zdrojů (Homolka a Heroldová, 2001). Trávy reprezentují kvalitní potravní složku pro ty, kteří mají schopnost je trávit. Využívá toho jak spásač muflon, tak všichni potravní oportunisti.

Box 5: DOBRÁ NÁHRADA OKUSOVÝCH DŘEVIN

Maliník a ostružiník (*Rubus sp.*), jako kvalitní a oblíbená potravní nabídka pro kopytníky, může tlumit intenzitu okusu letorostů mladých dřevin. V Národní přírodní rezervaci Kněhyně v Beskydech byla zjištěna průměrná 15% pokrývnost maliníku, který poskytl 284 kilogramů čerstvé biomasy (64 kilogramů sušiny) potravní nabídky. Potrava jelena i srnce představovala na těchto plochách v průběhu celé vegetační sezóny více než 80 % objemu maliníku (obr. 4.6.8 a 4.6.9), ale jen malé množství listnatých dřevin (2,5 % objemu potravy). To v kombinaci s vysokou sněhovou pokrývkou, která nutí zvěř v zimě opustit území rezervace, vytváří dobré podmínky pro obnovu lesních porostů i bez nákladných opatření na jejich ochranu (Homolka a Heroldová, 2006).

I jehličnany náležejí k potravě kopytníků. Preferovaná je jedle. Naopak okus ze smrku se všeobecně chápe jako indikátor hladovění. Vztah mezi denzitou kopytníků v zimě a okusem letorostů smrku je na mnohých lokalitách významný (obr. 4.6.13). Další složky potravy již tvoří zdroje méně časté, ale sezónně významné, jako například semena a plody v podzimním období a byliny, borůvky a kapradí v období jarním (obr. 4.6.8, 4.6.9, 4.6.10).

Významné škody vznikají ohryzem a loupáním kůry (obr. 4.6.14). Poškozeny jsou stromy mladšího věku (většinou stromky II. věkové třídy po probírce), než se vytvoří hrubá borka. Nejčastěji takto poškozenou dřevinou je smrk. Loupání kůry nastává v létě, kdy proudí míza. Zvěř nakousne kůru na kořenových náběžích a strhává ji v pruzích. Takové poškození je závažnější než v zimě, kdy kůru nelze loupat, a tak ji zvěř ohryzává. V ranně jsou vždy zřetelné spodní řezáky. Vznikají tak menší zranění. Takto poraněné kmeny jsou často infikovány dřevokaznými houbami, které dřevo podle rozsahu poškození částečně nebo i celkové znehodnocují. Ve výsledku to vede k oslabení stromů, a tím k nestabilním lesním porostům (Simon a Kolář, 2001). Ohryz a loupání není jen problémem jehličnanů. Při vysokých stavech dokáže zvěř ohryzem kůry poškozovat i buk lesní nebo ostatní druhy listnatých dřevin. Dopad těchto škod je obdobný jako u jehličnatých dřevin – ohrožení stability, snížení životnosti i kvality dřevní hmoty (Gill, 1992, Ammer, 1996, Simon a Kolář, 2001).



Obr. 4.6.13 Intenzivní okus smrku indikuje velkou nouzi o potravní zdroje (vlevo). Loupání kmínku mladého modřínu (vpravo). (Foto: M. Heroldová.)



Obr. 4.6.14 Ohryz kůry v zimním období (vlevo). Ohryz kůry smrku v době, kdy ještě proudila míza a dala se částečně loupat (vpravo). (Foto: M. Heroldová.)

Méně závažné je poškozování stromů vytloukáním parohatou zvěří. Děje se tak spíše na slabších kmenech, a to zvláště na vtroušených dřevinách jako je modřín, borovice vejmutovka nebo douglaska.

Zaznamenány byly také škody způsobené zalamováním vršků listnatých dřevin, které zpomalují odrůstání stromků (obr. 4.6.15). Ve větší míře zvěř takto poškozují jeřáb v horských oblastech, v nižších polohách pak ale i dub, javor nebo jilm. Další dřeviny jsou tímto způsobem poškozovány méně. Důvod tohoto typu poškozování spočívá ve snaze o dosažení výživnější části olistění (Heroldová et al., 2003).

Negativní vliv kopytníků vyvolává také jejich rušení (turistika, sport, sběr lesních plodů, práce v lese). Zvěř je odtlačována do míst relativního klidu, kde má kryt a bezpečí a kde je také nucena trávit většinu dne. Vzhledem k potravnímu rytmu herbivorů pak dochází k enormnímu vyčerpání stávajících i zcela netradičních potravních zdrojů (intenzivní loupání v tyčovině a podobně).



Obr. 4.6.15 Lámání vršků mladých stromů je snahou dostat se k výživnější části letorostů. (Foto: M. Heroldová.)

Box 6: POTRAVNÍ KOMPETICE A JEJÍ NEGATIVNÍ VLIV NA OBNOVU LESNÍCH POROSTŮ

Významnou příčinou vzniku škod je potravní kompetice (konkurence) více druhů. Pojem **potravní kompetice** popisuje vztah mezi jedinci jednoho druhu (intraspecifická kompetice) nebo mezi jedinci rozdílných druhů (interspecifická kompetice), kteří využívají společné potravní zdroje, jichž je v prostředí nedostatek, a proto nemohou uspokojit potřeby všech jedinců.

Vnitrodruhová konkurence nastává, když jedinci v populaci většinou ne-reagují bezprostředně jeden na druhého, ale ve vztahu ke společnému zdroji, jehož velikost (množství) je omezená, a tak o něj musí mezi sebou soutěžit. Takovým zdrojem je například potrava, takže jeden každý ubírá ostatním z disponibilního množství zdroje. V takovém případě označujeme kompetici za **exploataci**.

Potravní konkurence mezi kopytníky vzniká, když se společně vyskytuje více druhů ve vyšších populačních hustotách, jejich potravní niky se překrývají a struktura potravní nabídky neodpovídá potravním nárokům a potravní specializaci druhů. Potravní chování kopytníků má potom negativní vliv na obnovu lesních porostů – zásadním způsobem ji potlačují (de Boor a Prins, 1990).

Box 7: JAKÁ JE SITUACE V MYSLIVECKÉM HOSPODAŘENÍ SE ZVĚŘÍ? PŘÍKLAD ROKU 2022.

Objektivním ukazatelem situace v hospodaření s kopytníky je trvale stoupající odlov, který spolu s rostoucím rozsahem škod vypovídá o dlouhodobých tendencích. Populace srnce je jediná, kde se daří stabilizovat početnost dlouhodobě. Stavby jelení populace rekordně narůstají a za posledních 10 let se zvýšily o 39 %. Ani rekordní výše lovu nepřináší snížení stavů. Stejně tak u daňka evropského se nedaří odčerpávat každoroční přírůstek. Populace expandují do oblastí, kde se dříve nevyskytoval a tam, kde populace byla již stabilní, se dále zvětšuje. Poškození lesních porostů narůstá. Podobně je to i s muflonem. V posledních letech se šíří obava, že se muflon dostal pod silný predační tlak vlka obecného (*Canis lupus L.*) a že může, v některých případech vést až k zániku místní populace. S exponenciálním růstem mufloní populace by snížení zátěže přezvěřených biotopů bylo žádoucí. Kromě toho muflon také, podobně jako daněk, rozšiřuje svůj areál. I jelen sika zvětšuje areál svého rozšíření. Toto je však spojeno se vzrůstající hybridizací s jelenem evropským, poškozující přírodní kvalitu jeho genofundu. Překrývání areálu výskytu obou jelenů je v současnosti kolem 30 %. Nárůst ale také představuje poškození lesních porostů okusem, loupáním, ohryzem a vytloukáním ve větší míře než u jakéhokoliv jiného druhu spárkaté zvěře (Lotocký a Turek, 2022).

4.6.5 Jaká je ochrana porostu dřevin před poškozením?

Základním ochranným opatřením by měla být **ochrana biologická**, to znamená, že se zvěř bude chovat v odpovídajících populačních hladinách předepsaných pro danou oblast. Ideálním poměrem pohlaví by mělo být 1 : 1, což se většinou nedodržuje a zanechává se více samičí zvěře. To vede ke stálému nárůstu populace a stále vyšším odstřelům. K tomu patří také eliminace anebo aspoň snížení stavů druhů introdukovaných (např. siky v oblasti s výskytem jelena evropského). Ve vhodných biotopech je potřeba usilovat o navrácení šelem.

Dále následuje péče o životní prostředí zvěře, kam zahrnujeme zvyšování přirozené úživnosti (dřevinná skladba, políčka, louky, okusové a plodonosné dřeviny, načasování výchovných zásahů a těžeb atd.), příkrmování zvěře (dodržování základních pravidel správného příkrmování – druhy krmiv, množství krmiv, období příkrmování i zajištění klidu pro zvěř). Do tohoto způsobu ochrany můžeme zahrnout i tzv. biotechnickou ochranu, která spočívá v přezimování zvěře v uzavřených objektech (přezimovacích obůrkách) po celou dobu vegetačního klidu. Do těchto objektů se zvěř láká na atraktivní krmivo z určité sběrné oblasti, kde se v zimě zdržuje nebo kam se v zimě přesouvá. Po celou dobu vegetačního klidu se zde zvěř intenzivně krmí všemi druhy krmiv, a to až do doby, kdy začíná být vegetace v plném proudu, podle nadmořské výšky asi do dubna až května. Negativem je nepřirozená koncentrace zvěře na malé ploše, zvýšené riziko přenosu chorob a parazitů (Tei et al., 2003), a především vysoké pořizovací náklady (Švarc et al., 1981, Švestka et al., 1996). V omezeném prostoru se selektivním odstřelem mohou odstranit slabé a nemocné kusy a provádět různá veterinární opatření.

Proč příkrmovat? Příroda by si sama vyselektovala zdravější populace kopytníků v přírodě blízké biocenóze. Přirozená rovnováha v naší krajině je však už natolik narušená, že ji musí korigovat člověk, v tomto případě právě myslivec. Ten by měl odstřelem regulovat zvýšené stavy i počty slabých a nemocných jedinců. Díky příkrmování se ale výrazně snižují škody způsobené zvěří na lesních dřevinách v zimních měsících.

Mechanická ochrana spočívá v bránění přístupu zvěře k jednotlivým dřevinám nebo jejich částem, popř. k větším či menším plochám ohrožených dřevin. Nejčastěji se používají různé typy oplocenek, které mají řadu výhod (zabrání přístupu zvěře na celou plochu, podpoří tedy i přirozené zmlazení). Patří k nejúčinnějším opatřením, je však velmi nákladná i na údržbu. K ochraně jednotlivých stromů po dobu jejich odrůstání a plodonosných dřevin se používají individuální ochranné prostředky, jako jsou tubusy z umělé hmoty, spirály a podobně. Zvláštní ochrana se soustřeďuje na terminální výhon. K ochraně proti loupání se používají různé ovazy kmene z klestu, rákosu, drátěného či plastického pletiva atd. Můžeme vzpomenout i způsob mechanicko-biologické ochrany, který spočívá ve zraňování kůry a je založený na skutečnosti, že hrubou kůru zvěř již neloupe. Tento způsob se využíval především u smrkových porostů. Při vzniku rozsáhlých kalamitních holin však mnohdy není v silách majitele stromky mechanicky ochránit (Švestka et al., 1996).

Chemická ochrana je založena na ošetření částí stromů repelenty, tedy přípravky, které dle použité účinné látky odpuzují zvěř. K chemické ochraně lesa smějí být použity pouze přípravky uvedené v aktuálním „Seznamu registrovaných přípravků na ochranu rostlin“, který každoročně vydává Lesní ochranná služba v odvozeném „Seznamu registrovaných přípravků na ochranu lesa“, vydávaném Ministerstvem zemědělství (Zahradník a Zahradníková, 2022). Jsou to různé přípravky směřované proti letnímu okusu, ohryzu a loupání a chránící terminální výhon. Chemická ochrana lesa proti škodám zvěří je nákladná, pracná a ochrání omezené množství jedinců, neřeší příčinu vzniku škod, ale pouze její následky (Švarc et al., 1981).

4.6.6 Příklady vlivu kopytníků na obnovu lesa

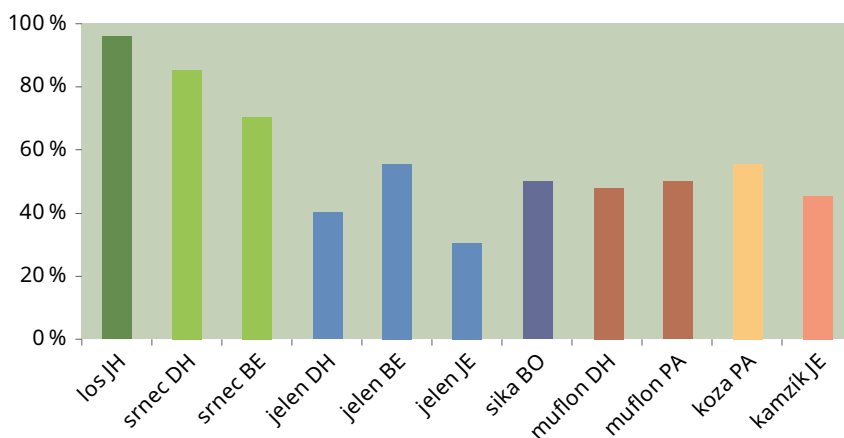
Ve stejných lokalitách, kde byla studována potravní nabídka a potrava kopytníků, byl zkoumán i vliv kopytníků okusem letorostů (obr. 4.6.16, 4.6.17).

Metoda spočívá v kontrole mladých stromků, kdy se počítá poměr okousaných a neokousaných letorostů od země do výše dosahu přítomné zvěře. Zazvěření se zjistí pozorováním pasoucí se zvěře a nejlépe podle tvaru přítomného trusu.

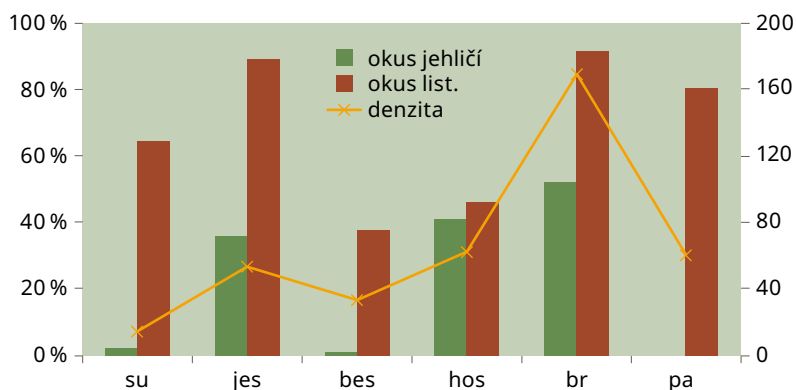
V některých lokalitách a sledovaných porostech, jako třeba v Brdech, v Jeseníkách a v Pavlovských vrších, byly kopytníky okousány téměř všechny letorosty a na některých i značná část letorostů jehličnanů (Homolka et al., 2008, Kamler et al., 2010, Heroldová, 1996). V takovém lesním prostředí se listnaté dřeviny přirozeně neobnovují a rovněž jehličnany se obnoví pouze částečně. Při takovém impaktu zvěře vzniká tzv. okusová linie, kde jsou i dospělé stromy v lesním porostu okousány do výše dosahu přítomné zvěře (obr. 4.6.18). Podobné situace jsou zaznamenány i všude jinde, kde dochází k zazvěření více druhů zvěře ve vyšších populačních hustotách (např. New Forest, England; Putman, 1986, 1994).

Konzumace dřevin je u všech druhů kopytníků v lesním prostředí u nás celoročně významná (obr. 4.6.16, 4.6.17). Zásoba okusových dřevin limituje v případě okusovačů (např. srnce) jejich výskyt v určitém prostředí (imísni holiny Krušných hor). Zásadní roli, omezující potravní nabídku, má sněhová pokrývka. Výška sněhové pokrývky a doba jejího trvání jsou v korelaci se vzniklými škodami okusem zvěře (Heroldová, 1998). Hlavním indikátorem hladovění zvěře je konzumace jehličí a kůry. Množství okousaných smrkových větviček (%) významně korelovalo na všech sledovaných lokalitách s počtem přítomné zvěře (kontrolováno na trusovém transektu (počet hromádek trusu za časovou jednotku na pruhovém úseku).

Zimní potrava se nazývá také potrava základní, kdy je potravní nabídka minimální a většina kopytníků konzumuje letorosty dřevin. Přirozené složení zimní potravy indikuje úživnost prostředí a při výskytu více druhů kopytníků ve stejném biotopu může prokázat kompetici. Jelikož zimní období přináší snížení potravní nabídky, stává se přítomnost více druhů kopytníků, byť s jinou potravní strategií, z hlediska škod nejkritičtější (Brdy, obr. 4.6.19). Za bezsněžných zim si kopytníci do určité míry zachovávají svou potravní strategii (Heroldová, 1990, Barančková et al., 2007). Obsah konzumovaných dřevin v potravě kopytníků dobře reflektuje jejich impakt na les i možnost jeho obnovy.



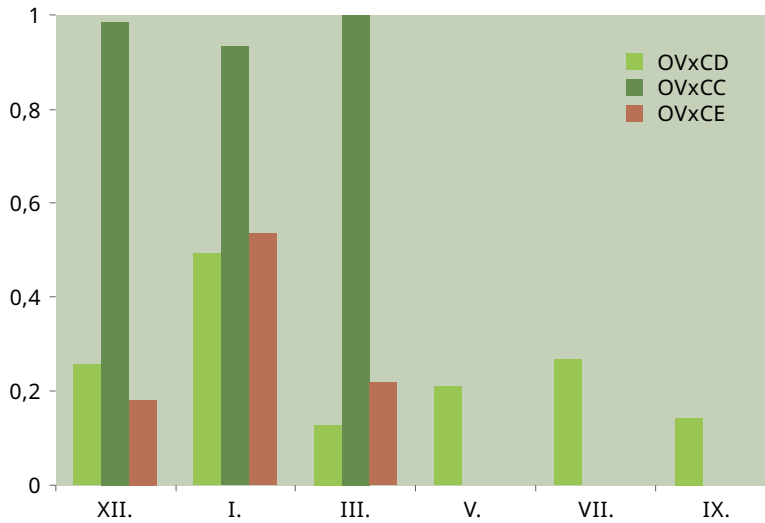
Obř. 4.6.16 Obsah letorostů dřevin (%) v potravě kopytníků v zimním období v různých oblastech ČR (JH – Jindřichův Hradec; DH – Dražanská vrchovina; BE – Beskydy; JE – Jeseníky; BO – Bouzovsko; PA – Pavlovské vrchy). (Zdroj: Heroldová, 1990, Homolka, 1993, 1995, 1996, Heroldová, 1996, Homolka a Heroldová, 1999, Homolka a Heroldová, 2001, Homolka et al., 2008.)



Obř. 4.6.17 Vztah populační hustoty kopytníků (denzity/1000 ha) a jejich impaktu na listnaté a jehličnaté dřeviny (su – Šumava; jes – Jeseníky; bes – Beskydy; hos – Hostěnice na Drahanec; br – Brdy; pa – Pálava). (Zdroj: Homolka, 1993, 1995, 1996, Heroldová, 1996, Homolka a Heroldová, 2001, Homolka et al., 2008.)



Obr. 4.6.18 Okusová linie v Brdech, kde společně žijí původní kopytníci srnec a jelen a introducedovaný daněk a jelenec. Obnovu listnatých dřevin tvoří jen stále okusované přizemní keříky. (Foto: M. Heroldová.)



Obr. 4.6.19 Překrývání potravních nik (index C) kopytníků v průběhu roku (OV – jelenec; CD – daněk; CC – srnec; CE – jelen) v Brdech. Číslice 1 na ose y značí úplný překryv nik. (Upraveno podle: Homolka et al., 2008.)

Potravní niky se v mimovegetačním období (kdy je nouze o okusové dřeviny) téměř 100% překrývají u introdukovaného jelence a srnce v mimovegetačním období. Potravní nika jelence se v tomto období značně překrývá i s jelenem a daňkem. Ve vegetačním období oba okusovači sníží překrývání potravních nik výběrem z větší potravní nabídky a s dalšími kopytníky se jejich niky nepřekrývají. V zimě však okusovači nemají jinou možnost než přijímat méně hodnotnou potravu, například jehličí. Přítomnost jehličí v potravě indikuje kompetici a signalizuje vyčerpání zásob listnatých dřevin v potravní nabídce.

Všude tam, kde dojde ke společnému výskytu druhů s různou potravní strategií, je nejobtížnější situace okusovačů (srnců) protože v kritickém období přecházejí do jejich potravní báze nejen dynamičtí oportunisté, ale dokonce i spásací (mufloni). Moderní myslivecká veřejnost musí dát nutně přednost našim původním druhům.

Box 8: SASKÝ MODEL

Inspirací pro nápravu přezvěření kopytníky mohou být zahraniční zkušenosti, které ukazují, že zvěř lze chovat v rovnováze s lesem, minimalizovat náklady na jeho zakládání i pěstování, a přitom dosahovat zdravějších a silnějších populací spárkaté zvěře. Jedním z takových modelů je i tzv. „saský model“. Text byl sepsán praktickými lesníky, kteří jsou většinou i myslivci. Jen pochopení souvislostí mezi udržitelnými stavy spárkaté zvěře a fungováním lesa jako jejího životního prostředí může vést k rovnováze, která by měla být naším cílem. Toho lze ale dosáhnout jen vzájemnou spoluprací všech hospodářů v krajině. Vlastník pozemku, zemědělec, lesník, držitel i uživatel honitby musejí být ve vzájemné shodě, a nikoli v rozporu. Stav lesa můžeme považovat za ukazatel rovnováhy a trvalé udržitelnosti. Obecný cíl je možné definovat jako rovnováhu stavů zvěře a prostředí udržovanou spokojenými myslivci bez příkrých rozporů s vlastníky pozemků a veřejným zájmem. Text dokumentu je volně k dispozici a je ke stažení na <https://prosilvabohemica.cz/archiv/knihy>.

4.6.7 Jak ovlivňují kopytníky klimatické změny?

Teplejší zimy vytvářejí podmínky k lepšímu přezimování kopytníků a zároveň k jejich lepší tělesné kondici a nižší úmrtnosti. K velkým změnám ve vegetačním pokryvu dochází v lokalitách s vysokým podílem kůrovcových kalamitních holin a holin vzniklých povětrnostními vlivy. Mýtiny zarůstající buřeny mají v počátečním, sukcesním stadiu bohatou bylinnou skladbu, kterou kopytníci rádi využívají. Počítá se k ní i ostružiník s maliníkem. V chráněných a horských oblastech se tyto plochy často

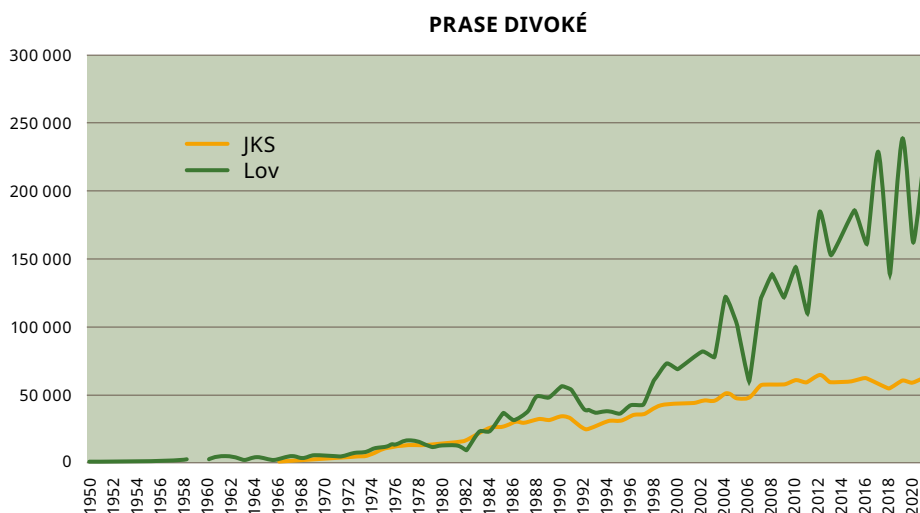
nechávací volně zarůstá náletem (přirozená sukcese dřevin), a tak je podpořena i potravní nabídka kopytníků. Potlačováním buřeně na volných, neoplocených plochách vede k většímu potravnímu tlaku na vysázené nebo náletové dřeviny. Náletové dřeviny obsahují více látek inhibujících trávení, a tak zvěř dává přednost vysázeným stromečkům. Jinak je to v místech, kde se výsadba oddálila a zarostlé mýtiny představují pro kopytníky prostřený stůl. Také prořezání stávajících porostů vykáčením uhynulých jehličnanů vede k lepším podmínkám pro vývoj přízemní vegetace a lepšímu využití těchto ploch kopytníky. Významným faktorem, který je globálním oteplováním ovlivňován, je zvýšená frekvence semenných let, kdy dřeviny více plodí. Semenné roky zvláště buku a dubu významně ovlivňují řadu druhů v potravním řetězci, vázaných na jejich konzumaci. Žaludy a bukvice jsou pro všechny kopytníky vyhledávanou potravou a při větší úrodě je tato potrava konzumována až do jarních měsíců. Pokud například zvěř ve zvýšeném stavu spase všechna semena a semenačky dubů nebo buků, je vývoj těchto dřevin značně limitován, a proto nedochází k jejich obnově. Populace kopytníků v dobré tělesné kondici se úspěšně rozmnožuje, její početnost narůstá. Početní stavy zvěře, které významně převyšují únosný stav prostředí, představují riziko šíření nálezů jak v populacích zvěře, tak v domácích a hospodářských chovech (Tei et al., 2003, European Environmental Agency, 2023).

4.6.8 Prase divoké a jeho role v lesních porostech

Prase divoké (*Sus scrofa*) je v České republice původním druhem. Jeho rozšíření a početnost se v průběhu let, zvláště v posledním století, výrazně zvýšila ([obr. 4.6.20](#)). Někteří autoři předpokládají, že početní odchylky jsou spojeny s klimatickými změnami (Geisser a Reyer, 2005). V současné době způsobuje rostoucí denzita prasete divokého vážnou ekonomickou, ekologickou a sociální hrozbu nejen v České republice, ale v celé Evropě, kde je zaznamenán dramatický nárůst jeho početnosti (Frank, 2008, Kirschning et al., 2008). Prase divoké svou činností významně ovlivňuje přirozená rostlinná společenstva, a především biologickou rozmanitost a regeneraci lesů, v mnoha zemích (Katona et al., 2014) a působí velké škody také na zemědělských plodinách (Goulding et al., 1998).

Prase divoké jako všežravec (potravní oportunist) je schopno využívat různé potravní zdroje (Genov, 1981, Baubet et al., 2004). Úživnost prostředí má proto zásadní vliv na vývoj a rozmnožování jeho populací. Podle Zemana a jeho spolupracovníků (Zeman et al., 2018) byl zjištěn významný rozdíl mezi hmotností selat v podmínkách smrkových lesů (nižší hmotnost) v porovnání s prostředím listnatých doubrav. V kvalitnějším prostředí (v listnatých porostech) s dobrou přirozenou potravní nabídkou (žaludy) mladí jedinci rychleji dosahují prahové hmotnosti pohlavní dospělosti. Důsledkem jsou časnější termíny porodů a rychlejší růst populace. Velký význam má přitom příkrmování, které se děje hlavně v zimním období, ale i odváděcí příkrmování, které má za úkol přilákat populaci prasat na atraktivní potravu (obvykle je to kukuřice) a následně je ulovit. K tomu ale vyšlo nařízení Ministerstva zemědělství České republiky o zákazu příkrmování a krmit prase divoké mimo dobu

nouze, a to kromě odváděcího přikrmování v lesních komplexech (Pondělíček, 2011). Často se celoročně přikrmují i další druhy kopytníků (v oborách), prase má možnost tyto zdroje využívat. Je to hlavní strategie hospodaření se zvěří, což se uskutečňuje v mnoha oblastech v České republice, ale i v dalších evropských zemích (např. Ballari a Barrios-Garcia, 2014). Vyšší tělesná hmotnost selat vede k lepšímu přezimování (Zeman et al., 2018), a tím i k rozmnožování.



Obr. 4.6.20 Vývoj lovu a JKS (jarní kmenové stavy) prasete divokého v ČR.

Dalším významným faktorem, který stimuluje přemnožování prasete divokého, jsou tzv. semenné roky, kdy významně více plodí listnaté dřeviny, a to zvláště buk a dub. Tuto potravní nabídku prase divoké preferuje i před kukuřicí z přikrmování a v době padání žaludů a bukvic se stěhuje do lesních porostů (Mikulka et al., 2018). Myslivecká statistika zaznamenává pravidelné zvýšení populace prasete v období po semenném roce podobně, jako je tomu u drobných savců (obr. 4.6.20). V důsledku globálního oteplování je frekvence semenných let čím dál častější a v posledních letech už každý druhý rok. Čerpání úrody žaludů (i přirozená obnova dubu) tak závisí na hustotě kopytníků na lokalitě. Podle Zemana (Zeman et al., 2016) pouze v letech s velkou úrodou žaludů a s přiměřenými hustotami kopytníků populace nezkonsumuje celou úrodu.

Kromě škod na polních plodinách přemnožená stáda prasete divokého přerývají luční porosty a travníky, a znehodnocují tak jejich využívání (Zeman et al., 2018). Na plochách lesních výsadeb vyrývají stroměčky a často zničí značnou část výsadby. V posledních letech se dostávají i do střetu s vozidly na silnicích a do blízkosti lidských sídlišť. S šířením prasečího moru v Evropě a v současné době místy i u nás je snižování

početnosti populace prasete divokého nezbytné. Závažný problém s přemnoženým prasetem divokým vyřeší jen důsledný management jeho populací. Nahradiť absenci přirozených nepřátel (velkých šelem), kteří by zajistili snižování populací prasete divokého, odstřelem. Nástrojem k omezení jejich populací je především management dostupnosti potravy a lov (Apollonio et al., 2010, Lotský a Turek, 2022).

4.7. ÚLOHA A VÝZNAM VRCHOLOVÝCH PREDÁTORŮ V LESNÍCH EKOSYSTÉMECH

Miroslav Kutal a Martin Duľa

Vrcholoví predátoři evropských lesů jsou vlk obecný, rys ostrovid a medvěd hnědý. Svým působením tedy ovlivňují kořist (býložravce), ale nepřímo také nejnížší trofické úrovně – rostlinnou vegetaci (Terborgh a Estes, 2010). Nejedná se o nové zjištění: teorie, že přírodní prostředí okolo nás je „zelené“ díky tomu, že ho býložravci nestíhají konzumovat, protože jejich početnost je regulována predátory, byla poprvé vědci publikována v roce 1960 (Hairston et al., 1960). Kromě této regulace predátory „shora“ (*top-down*) však může být početnost býložravců ovlivňována také dostupností potravy; v případě, že je těchto rostlinných zdrojů málo nebo jsou pro zvířata v nepříjemné či toxické formě, mohou být samotné rostliny příčinou nižší početnosti druhů ve vyšších úrovních potravní pyramidy, a nepřímo tak ovlivňovat i predátory. Jedná se tedy o regulaci „zdola“ (*bottom-up*), přičemž oba procesy mohou v přírodě probíhat současně (podrobněji [kap. 3.1](#)). Diskuze o obou způsobech regulace je mezi vědci stále živá a za posledních 50 let byly publikovány desítky studií, které se problematikou potravních sítí a trofických kaskád detailně zabývaly. Studium predace a jejích vlivů na další složky ekosystému je velmi obtížné – výzkum musí probíhat na velkých plochách a v dlouhém časovém období –, na základě přibývajících důkazů však mezi vědci postupně převládá názor, že regulace predátory a z ní vyplývající existence trofické kaskády je všudypřítomná v terestrických i vodních ekosystémech a zásadně se podílí na jejich formování (Terborgh a Estes, 2010).

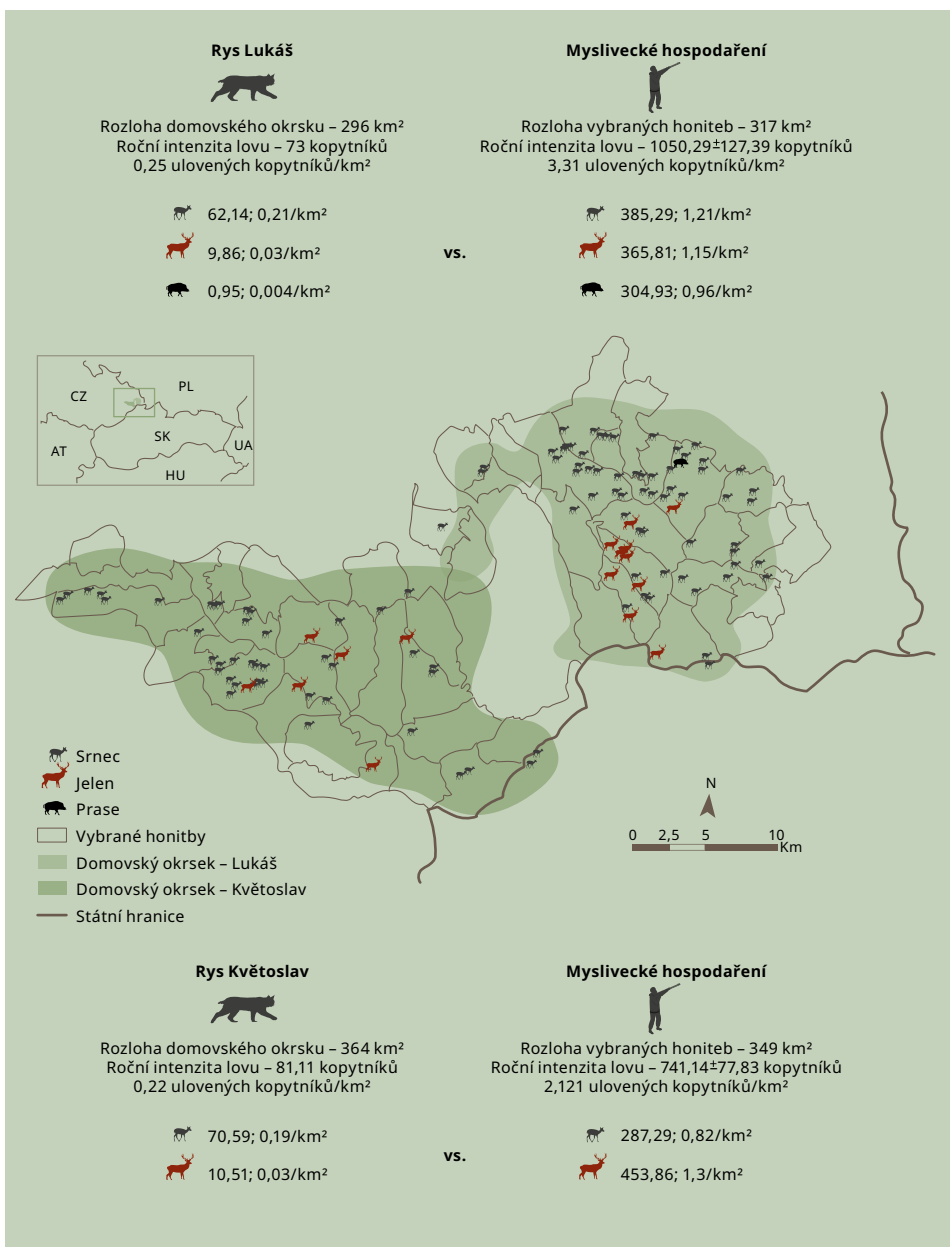
Význam velkých šelem jako takzvaných klíčových druhů lesních ekosystémů byl ilustrován v řadě vědeckých prací především v Severní Americe – zdejší rozsáhlé nenarušené oblasti jsou ideální pro studium vztahů na úrovni celých ekosystémů. Patrně nejpodrobnější výsledky přinesl více než 50 let trvající výzkum na ostrově Isle Royale, který se nachází na Hořejším jezeře na hranicích Spojených států a Kanady. Jak ukázala analýza letokruhů jedle balzámové (*Abies balsamea*) a dlouhodobé sledování početnosti vlků a jejich hlavní (a jediné) kořisti na tomto ostrově – losa amerického (*Alces americanus*) –, jedle nejlépe rostla v období, kdy početnost losů regulovali vlci (McLaren a Peterson, 1994).

Přestože výzkumy z ostrovních populací musíme brát s rezervou, je nesporné, že i na pevnině vlci a ryši jako masožravci zasahují do populací divokých kopytníků, redukují jejich počty, a tím přispívají k rovnováze mezi býložravci a lesní vegetací (Okarma, 1995, Okarma et al., 1997, Mech a Boitani, 2003). Také souhrnná analýza 42 studií z celé Eurasie a Severní Ameriky ukazuje, že schopnost predátorů regulovat býložravce je značná. V oblastech bez trvalého výskytu vlka a medvěda dosahují jelenovití téměř šestkrát vyšší početnosti než v oblastech, kde tyto šelmy žijí (Ripple a Beschta, 2012a).

Mohou tedy šelmy dlouhodobě udržovat početnost své kořisti pod úroveň nosné kapacity prostředí, a zlepšovat tak podmínky pro odrůstání rostlin? Záleží především na klimatických podmínkách. Poznatky z Evropy – hlavně z Bělověžského pralesa v severovýchodním Polsku – ukazují, že predace velkých šelem má největší dopad na populace kopytníků v chladných, méně produktivních letech, kdy je jejich populační hustota nejnižší. Naopak za teplých a produktivních období s nejvyšší početností kopytníků je celkový predanční efekt malý a regulace neprobíhá dostatečně (Jędrzejewski a Jędrzejewska, 2005). Tyto závěry potvrdilo i souhrnné hodnocení 72 oblastí výskytu srnce obecného napříč Evropou. V málo úživných oblastech patřil predanční efekt rysa nebo vlka v kombinaci s tuhými zimami k nejnápadnějším faktorům, které ovlivňovaly početnost srnce, zatímco v úživnějším prostředí byl predanční efekt relativně slabý (Melis et al., 2009). V České republice panují pro srnce velmi příznivé podmínky, jejich početnost je vysoká a velké šelmy hrají v současnosti spíše dílčí úlohu v jejich regulaci a nevyklučují aktivní provozování myslivosti. Přestože výraznější vliv na regulaci může mít rys především v horských honitbách (Heurich et al., 2012), v Beskydech byl tento pozorovaný efekt jen malý ([box 1](#)).

Box 1: SROVNÁNÍ PREDANČNÍHO IMPAKTU RYSA A MYSLIVECKÉHO HOSPODAŘENÍ NA KOPYTNÍKY V CHKO BESKYDY

Martin Duľa (spoluautor této kapitoly) a kolektiv vyhodnotili na základě dat z GPS telemetrie a terénního dohledávání kořistí potravní spektrum a intenzitu lovu dvou rezidentních rysích samců. Oba samci preferovali srnce (85,9 % všech kořistí) a občasně ulovili i jelena, přednostně laně a kolouchy (13,2 %). Průměrně lovili kořist každý $4,5 \pm 3,3$ a $5,0 \pm 3,6$ den; roční intenzita lovu byla odhadnuta na 81 a 73 kopytníků, což představuje 8,59 % ročního odstřelu kopytníků (19,73 % srnce, 2,48 % jelena, 0,32 % prasete) ve vybraných honitbách v rámci domovských okrsků obou sledovaných samců ([obr. 4.7.1](#)).

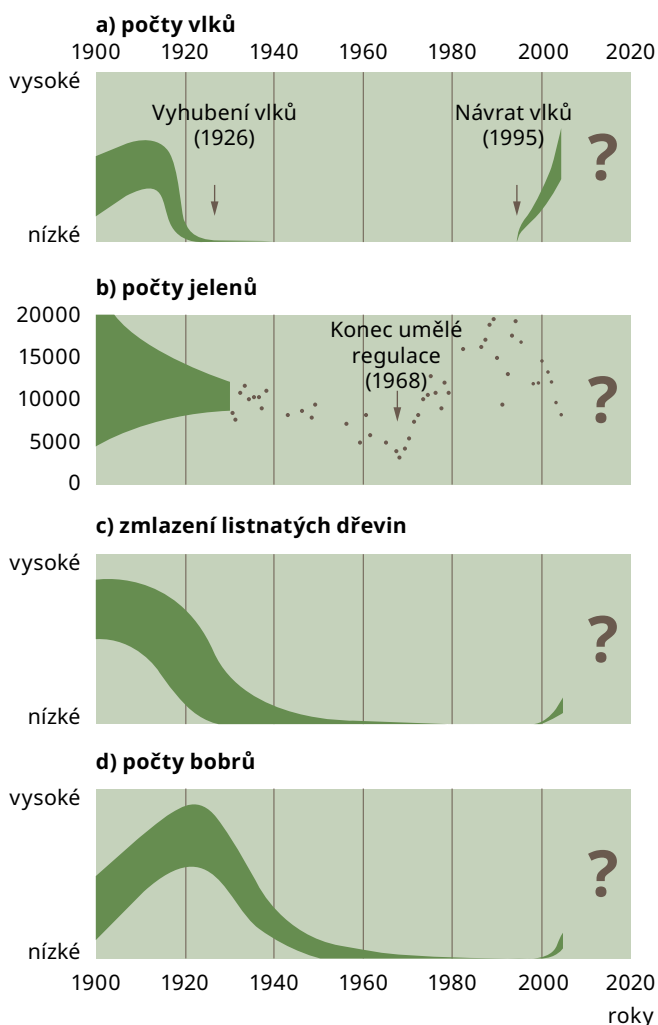


Obr. 4.7.1 Studované území s polohami nalezených kořistí v kombinaci s porovnáním roční intenzity lovu dvou rysích samců a mysliveckého hospodaření ve vybraných honitbách v rámci domovských okrsků rysů. (Upraveno podle: Duľa et al., 2023.)

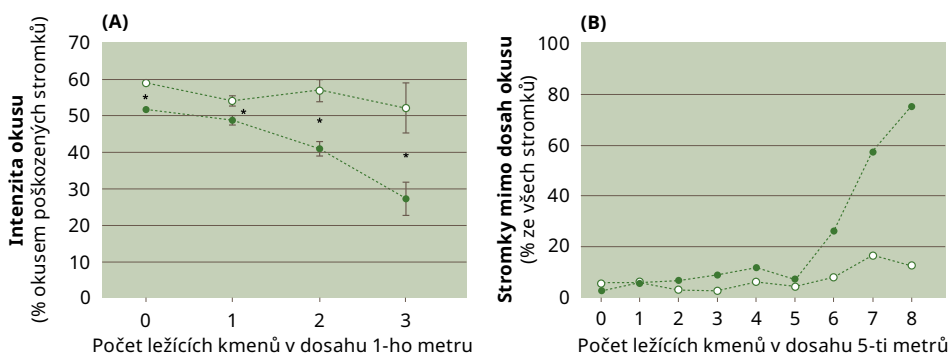
4.7.1 Dynamická krajina nekolidu: od predátorů k rostlinám (*landscape of fear*)

Nižší populační hustota býložravců však není jediným efektem přítomnosti predátorů. Ojedinělá možnost sledovat obnovu ekosystému se naskytla v americkém Yellowstone národním parku, kde byli vlci vyhubeni ve 20. letech 20. století a opětovně reintrodukováni v roce 1995 ([obr. 4.7.2a](#)) (Ripple a Beschta, 2004). V letech následujících po vyhubení vlků jeleni silně spásali údolní nivy řek a obnova listnatých dřevin – vrb a topolů – se zcela zastavila ([obr. 4.7.2c](#)). Ani umělé snižování stavů jelenů lovem ([obr. 4.7.2b](#)) nemělo pro obnovu ekosystémů žádný efekt. Avšak pouhých sedm let po návratu vlků bylo po 70 letech v říčních nivách znovu pozorováno nebývalé zmlazení měkkých listnatých dřevin. Nejvýznamnější přínos návratu vlků spočíval ve změně chování kopytníků: jeleni už si nemohli dovolit trávit dlouhý čas v lokalitách s vysokým rizikem predace, začali se častěji přemísťovat a využívali jiné, méně zranitelné biotopy. S obnovou říčních porostů, klíčových pro diverzitu a funkci celých ekosystémů, se vrátili bobři ([obr. 4.7.2d](#)), kořeny vrb stabilizovaly a zdrsnily říční koryta, čímž se snížila břehová eroze, obnovily se mokřady a zvýšila se početnost vodních bezobratlých (Beschta a Ripple, 2012). Rychle se obnovující vrby vytvořily strukturovanější krajinu a nové biotopy pro ptáky, jejichž početnost i druhová diverzita rovněž vzrostla (Ripple a Beschta, 2012b). Efekt spojený s návratem vlků se tak přes predací risk – obavu kořisti vlků z útoku – kaskádově přenesl na nižší trofické úrovně a ukázal, jak může vrcholový predátor pozitivně ovlivnit ekosystém i jiným způsobem než přímým snižováním početnosti své kořisti (Ripple a Beschta, 2004). Proto v ekologii nazýváme tento jev „trofická kaskáda“ nebo „kaskádový efekt“ (viz též [kap. 3.1](#)).

Lze ale americké zkušenosti přenést do evropských podmínek? Vědci z Bělověžského národního parku zkoumali, jak se liší intenzita okusu dřevin uvnitř a vně jádrové oblasti vlčího teritoria (Kuijper et al., 2013). Zjistili, že všechny zkoumané dřeviny a všechny typy lesa výrazně více trpěly okusem mimo jádrovou oblast vlčího teritoria. Důležitým faktorem bylo také množství mrtvého dřeva. Čím více padlých stromů se v lese nacházelo, tím méně byly dřeviny poškozeny okusem, zatímco mimo vlčí teritorium neměl větší počet padlých kmenů na poškození dřevin významný vliv ([obr. 4.7.3](#)). Vlci svým působením snížili množství jelenů, ale podstatný byl také jejich nepřímý vliv na pohyb jelenů právě kvůli obavě z útoku: zdržovat se v členitějších pralesovitých porostech s množstvím padlých stromů bylo pro jeleny riskantní, protože útek mezi kmeny je v těžkém terénu komplikovanější (Kuijper et al., 2013). Zkušenosti ze Šumavy (kde již desítky let trvale žije rys) ukázaly, že jeleni členité porosty s mrtvým dřevem nadále preferují, využívanost jednotlivých částí se však vzhledem k přístupnosti a množství padlého dřeva liší. Vzniká tak pestrá mozaika ploch v různých stadiích obnovy lesa (Šustr, 2013).



Obr. 4.7.2 Historické trendy v severní části Yellowstonekého národního parku (USA) od roku 1900. Šířka zelených pruhů je odrazem nejistoty, s jakou byla na základě literatury rekonstruována početnost živočichů a rostlin. Snížení početnosti jelenů (b) nebylo v období let 1996–1998 primárně způsobeno predací vlků, ale tuhými zimami. Nárůst početnosti bobrů v letech 1900–1920 souvisel s obnovou populací po silném loveckém tlaku v 19. století. Další souvislosti jsou vysvětleny v doprovodném textu. (Upraveno podle: Ripple a Beschta, 2004.)



Obr 4.7.3 A) Intenzita okusu stromků (10–200 cm výšky) uvnitř (●) a vně (○) jádrové zóny vlčího teritoria ve vztahu k přítomnosti a množství ležících kmenů v dosahu do 1 m. B) Podíl stromků mimo dosah okusu (200–400 cm výšky) z celkového množství stromků ve vztahu k množství na zemi ležících kmenů v dosahu do 5 m uvnitř (●) a vně (○) jádrové zóny vlčího teritoria. Upraveno podle: Kuijpera et al., 2013.)

4.7.2 Uvnitř věkových tříd: mohou vrcholoví predátoři ovlivňovat hospodářské lesy?

Jsou tedy vrcholoví predátoři nejdůležitějším hráčem, který za nás může vyřešit dlouhodobý spor mezi vlastníky lesa, kterým přemnožená zvěř páchá škody na porostech, a myslivci, kteří jejich vysoké stavy nejsou schopni regulovat? Podoba amerických národních parků, ale i Bělověže, nejrozsáhlejšího a nejzachovalejšího evropského nížinného pralesa, je přece jen vzdálená většině hospodářských lesů ve střední Evropě. Rozsáhlá rešerše faktorů ovlivňujících množství škod způsobených kopytníky v hospodářských lesích ukázala, že vedle přímého i nepřímého vlivu velkých predátorů je minimálně stejně důležitá také úloha lesníků (Kuijper, 2011). Podstatná je především velikost plošných obnovních prvků (holosecí, náseků) a druhové složení lesů.

Díky velkoplošnému pasečnému hospodaření vznikají krátkodobě velmi atraktivní místa pro srnce a jeleny – v důsledku silného oslunění nabízí bujná vegetace zvířatům množství potravy (Modrý et al., 2004). V následujícím deceniu, pokud odrůstající stromy nakonec uniknou tlaku býložravců, neumožní snížené množství světla v porostu existenci téměř žádným jiným vyšším rostlinám. Zvířata pak hledají potravu opět především na dalších holosecích, což způsobuje jejich krátkodobou koncentraci na menších plochách a potenciálně také vyšší škody. Významně vyšší míra poškození na umělých výsadbách na holosecích než na přirozeném zmlazení byla zjištěna mimo jiné v Beskydech (Turek et al., 2010). Druhým faktorem je druhová skladba. Přeměna listnatých a smíšených lesů na ekonomicky atraktivní, druhově uniformní a málo strukturované plantáže jehličnanů (takzvaná borealizace) vede

k celkově menší úživnosti biotopů a většímu tlaku kopytníků na atraktivní listnaté dřeviny, které se pak bez umělé ochrany jen stěží obnovují (Kamler et al., 2009).

Naproti tomu v přirozeném střeoevropském lese vzniká mnoho malých mezer, typicky pádem jednoho až tří stromů o průměrné velikosti 90–100 m² (Kenderes et al., 2009), čímž se mozaika lesa v různých stádiích vývoje tvoří na mnohem jemnější škále, než představují holoseče v běžných hospodářských lesích. Vzhledem k faktu, že velikost holosečí pozitivně koreluje s počty kopytníků, kteří je navštěvují, způsobuje více menších porostních mezer rovnoměrnější distribuci zvířat a menší škody na zmlazení (Kuijper et al., 2009). Porosty v přirozených lesích jsou pak prostorově a věkově rozrůzněnější a přednostně se zde obnovují listnaté dřeviny s vyšší nutriční hodnotou pro býložravce. Ty z hospodářských lesů, které vykazují uniformní strukturu, projevující se přítomností velkých homogenních ploch, jsou pak ve výsledku náchylnější ke škodám okusem (Kuijper, 2011).

Lze tedy učinit závěr, že tlak kopytníků na obnovu lesa je v hospodářských lesích silnější než v přirozených lesích, kde větší prostorová struktura a přirozenější druhová skladba na stejné ploše poskytuje stanoviště a potravu většímu počtu srnců a jelenů, aniž dochází k blokování přirozené obnovy dřevin. Řešením škod na lesních porostech není pouze zvýšený odstřel nebo příchod predátorů, ale také způsob lesnického hospodaření. Dánská studie prokázala, že přírodě blízké hospodaření založené na výběrné těžbě skupinek tří stromů (hospodaření s využitím nepasečných postupů zmíněné též v kap. 1.1, 2.2, 2.3, 2.4 a 6.3) umožňuje přirozenou obnovu i při vysokých stavech srnců 15 jedinců/100 ha (Madsen a Hahn, 2008).

Vliv velkých šelem na obnovu lesa v hospodářských lesích střední Evropy tedy nelze přeceňovat, zároveň ho však není možné vždy od všech faktorů prostředí odfiltrout. Dílčí výzkumy ukazují, že i v hospodářských lesích umějí velké šelmy lesníkům pomoci. Například na Slovensku byly zjištěny významné rozdíly v míře poškození lesa mezi různými regiony: zatímco v Nitrianském kraji dosahovalo poškození zmlazení v průměru 75 %, v Prešovském a Košickém kraji jen 7–9 %. Autoři národní inventarizace a monitoringu lesů Slovenské republiky dávají tyto rozdíly do souvislosti právě s predaním účinkem vlků, kteří se trvale vyskytují na východě Slovenska, kdežto v Nitrianském kraji chybí (Findo et al., 2011).

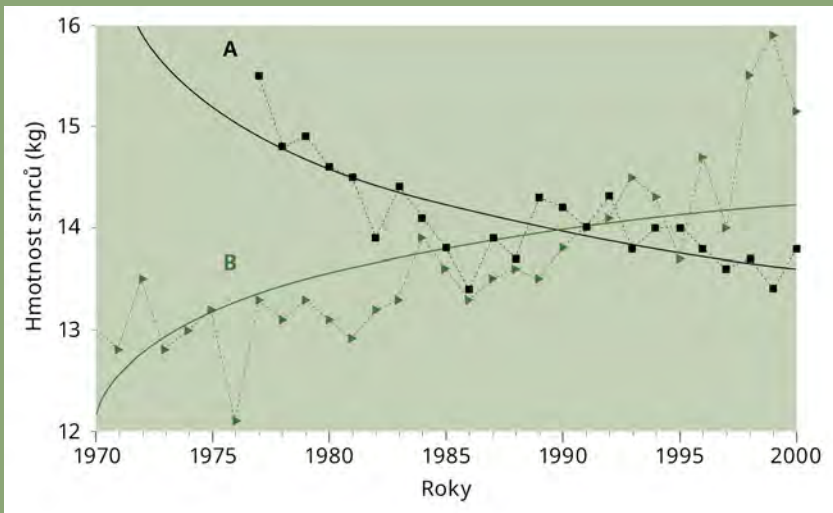
Také ve vyšších polohách Moravskoslezských Beskyd v oblasti trvalého výskytu rysa (a s občasným výskytem vlka) není přirozená obnova listnatých dřevin blokována nadměrným okusem (Homolka a Heroldová, 2003). Rovněž malá míra okusu mladých semenáčků v javornické národní přírodní rezervaci Razula (ve srovnání s 30 dalšími lokalitami v České republice) je přičítána vlivu rysa (Čermák et al., 2011). Možným mechanismem je právě častější změna stanoviště z důvodů snížení rizika predace (Voskár, 1993, Červený, 2006), čímž se snižuje koncentrované vypásání přirozeného zmlazení v jedné lokalitě. Vyloučena není ani kombinace efektu větší prostorové diverzity prostředí ve zkoumaných rezervacích, kdy na zemi ležící kmeny ztěžují útěkové možnosti (Kuijper et al., 2013).

4.7.3 Lov pro trofeje: dopad selekce velkých šelem na kopytníky

Dlouhodobá koexistence predátorů a jejich kořisti určovala vývoj ceněných lovných druhů. Z mysliveckého hlediska mají pro obhospodařování takzvané spárkaté zvěře význam především vlci a rysy. Pro obě šelmy není lov jednoduchou záležitostí – úspěšnost závisí na početnosti kořisti, ročním období a na tom, zda se jedná o území trvale obývané šelmami. Dlouholeté průzkumy ukázaly, že 20–80 % útoků rysa a 10–49 % útoků vlka končí úspěchem (Mech a Boitani, 2003, Hell et al., 2004). Od způsobu, jakým loví vlk (štvání) a rys (číhání a útok ze zálohy) svou kořist, se logicky odvíjí skutečnost, že nejčastější obětí těchto šelem jsou především zvířata slabá, mladá (nebo naopak příliš stará), nemocná nebo hůře smyslově vybavená. Přitom odstranění kondičně podprůměrných jedinců z populace je základním předpokladem úspěšného chovu srnčí zvěře a klíčem k produkci kvalitních trofejí (Koubek a Červený, 2003). Více viz [box 2](#).

Box 2: SELEKCE SLABŠÍCH SRNCŮ RYSEM V POŠUMAVÍ

Petr Koubek a Jaroslav Červený, kteří se dlouhodobě věnují tématu velkých šelem a myslivosti, porovnávali vývoj průměrné hmotnosti vyvržených srnců v Pošumaví (v oblasti se stálým výskytem rysa) a na jižní Moravě (bez trvalého výskytu rysa). Jak je patrné z grafu ([obr. 4.7.4](#)), zatímco v letech 1970–2000 průměrná hmotnost srnce na jižní Moravě trvale klesala, v Pošumaví se trvale zvyšovala (Koubek a Červený, 2003). I když svůj vliv může mít rozdílná potravní nabídka v obou oblastech a také „horský“ a „nížinný“ ekotyp srnce, třicetiletý časový úsek dobře dokumentuje vývoj sledovaných ukazatelů. Navíc došlo i k ochuzení potravní nabídky v podhůří Šumavy v důsledku větší orientace zemědělské výroby na pastvu dobytka, přesto průměrná hmotnost srnce vzrůstala (Koubek a Červený, 2003). Autoři výzkumu tedy předpokládají – kromě spíše teoretické možnosti bezchybného průběžného odstřelu v Pošumaví (a zároveň jeho naprostého selhání na jihu Moravy) –, že zvyšování průměrné hmotnosti srnce je způsobeno instinktivním lovem kondičně špatných jedinců rysem. Z celorepublikového pohledu není přímá souvislost mezi výskytem rysa a vysokou trofejovou kvalitou srnce patrná, ačkoliv podrobná statistická analýza zatím nebyla provedena (Engman, 2005).



Obr. 4.7.4 Vývoj hmotnosti srnců (samci starší dvou let): A (černě) – jižní Morava bez predačního tlaku rysa ostrovida; B (zeleně) – Šumava s predačním tlakem rysa ostrovida. Proloženo mocninovou regresní křivkou. (Upraveno podle: Koubek a Červený, 2003.)

V polských Karpatech by zjištěno, že 82 % laní ulovených v zimě rysem bylo ve velmi špatné tělesné kondici, což byl poměr výrazně odlišný od náhodného vzorku získaného odstřelem (Okarma, 1984). Během téhož období byly analyzovány také zbytky kořisti vlků, kde jedinci ve špatné kondici převažovali jen mírně. Přesnější výsledky z polských Karpat přinesl o 20 let později důkladnějším monitoringem Šmietana (2005), který sledoval vlky strženou kořist celoročně. Zjistil, že podíl kolouchů ve špatné tělesné kondici ulovených vlky byl výrazně vyšší, než jaký byl náhodný vzorek v populaci. Bylo také prokázáno, že mladí jeleni byli především v zimě a na jaře častější kořistí vlků než laně, což korespondovalo s jejich menší tukovou zásobou, a tedy i s horší tělesnou kondicí ve srovnání s laněmi (Šmietana, 2005).

Výrazný podíl (65 %) zraněné nebo jinak zdravotně hendikepované kořisti vlka (především jelenů) byl zjištěn i na Slovensku. V oblastech trvalého výskytu vlků byli navíc jeleni o 10–12 % méně promořeni plicními parazity a z těchto oblastí pocházelo také 80 % tzv. zlatých trofejí jelenů a prasat divokých (Voskár, 1993). Zjištěné poznatky nejsou nijak překvapivé a potvrzují slova zakladatele československého mysliveckého výzkumu prof. Julia Komárka, která citujeme z jeho nejznámější knihy *Lovy v Karpatech*: „Výběr, který vlci mezi vysokou zvěří odpradávná v Karpatech prováděli, byl vždy lepší než náš tak zvaný výběrný odstřel. (...) Výsledky vlků v pěstování

jelenů v Karpatech byly rozhodně lepší, než když se toho ujali myslivci sami a začali puškou provozovat nápravu přírody.“ (Komárek, 1942). Jelikož se kořistí velkých šelem stávají především hůře smyslově vybavená zvířata, jedinci nezkušení a otupělí, jsou srnci a jeleni v oblastech trvalého výskytu velkých šelem neobyčejně zdraví, zdatní a jejich trofeje dosahují mimořádné jakosti.

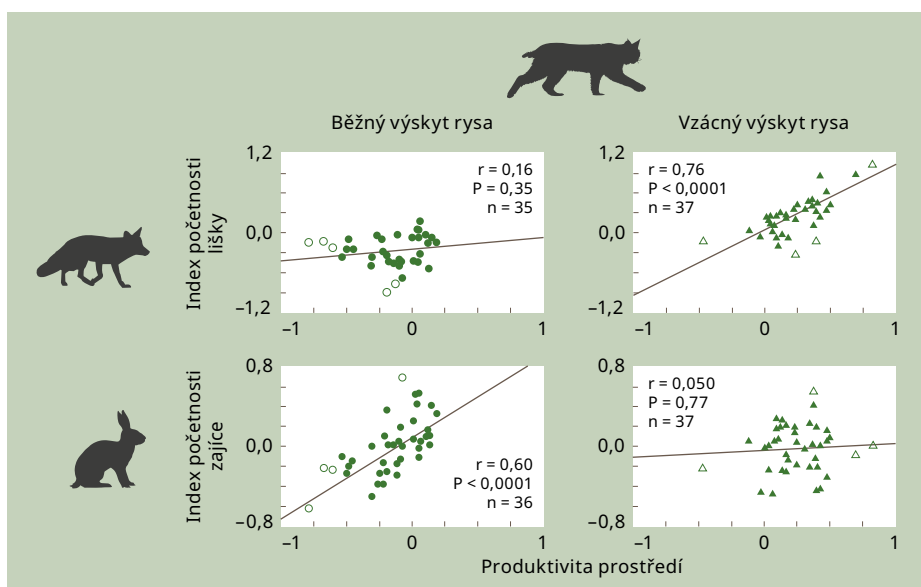
Bylo zjištěno, že vlci i rysi loví významně častěji samice, čímž podle některých autorů napravují poměr pohlaví, který je v mnoha našich honitbách odstřelem posunutý k většímu podílu samic (Bubeník, 1966, Voskár, 1993, Koubek a Červený, 2003, Červený, 2006). Větší počet ulovených samic ale nemusí vždy znamenat jejich aktivní selekci, pokud je poměr pohlaví v populaci již vychýlený. Vzhledem k nízkému sexuálnímu dimorfismu srnce a jeho malé tělesné velikosti ve srovnání s rysem nemůžeme silnou selekci rysa na pohlaví vždy očekávat. Neprokázaly ji ani poměrně detailní telemetrické výzkumy ve Švýcarsku nebo Švédsku (Molinari-Jobin et al., 2004, Andersen et al., 2007).

Poměr pohlaví ulovených srnců odlišný od zastoupení pohlaví v populaci může být dán spíše rozdílnými biotopovými preferencemi a strategiemi jednotlivých věkových tříd samců a samic. Podrobná skandinávská studie odhalila také rozdíly mezi ročními obdobími: v létě byli preferovanou kořistí rysa jednorocní samci, v zimě byla obě pohlaví ve věku jednoho roku naopak lovena méně často, než by odpovídalo jejich zastoupení v populaci (Mejlgaard et al., 2013). Jednorocní samci jsou dospělými zvířaty v létě vytlačeni z preferovaných srncích biotopů do neznámých území s větším predacním riskem. V zimě jsou naopak více ohroženi dospělci, kteří se shlukují na malém prostoru poblíž krmelců, které rys vyhledává, a v případě mladých, neteritoriálních zvířat rozptýlených mimo centra srncí aktivity je pravděpodobnost střetnutí s predátorem menší. Rozdílné strategie jednotlivých věkových tříd se staly také klíčem k pochopení selektivity predace vlků v polských Karpatech. Śmietana (2005) zjistil, že častější kořistí vlků se stávali mladší jeleni samci do pěti let věku, kteří byli vytlačeni mimo preferovaná území s nejkvalitnější potravou a kvůli horší tělesné kondici byli pak i více zranitelní.

4.7.4 Více zajíců kvůli rysům: jak velcí predátoři ovlivňují komunity menších šelem a jejich kořist (mesopredator release)

Studiem dlouhých časových řad ve Švédsku od roku 1828–1910 bylo zjištěno, že stoupající počet malých predátorů (lišek) je zapříčiněn dvěma faktory: (1) změnou využití zemědělské půdy, která vedla ke zvýšení produktivity prostředí včetně nárůstu početnosti kořisti malých šelem (především hlodavců), a (2) potlačení vrcholových predátorů (vlk, rys), kteří mohou početnost malých šelem regulovat predací (Elmhagen a Rushton, 2007). Fakt, že se liška může stát potravou rysa ostrovida, známe i ze Šumavy, kde byla liščí srst nalezena v 5 % vzorků trusu (Červený et al., 2006). Skutečný počet rysem zabitých lišek může být vyšší vzhledem k tomu, že rys

lišku alespoň částečně konzumuje v méně než dvou třetinách případů (Sunde et al., 1999). Důkladnější telemetrická studie ve Švédsku prokázala, že rys se může významně podílet na redukci lišek: 50 % známých případů mortality způsobil rys. Také početnost lišek ve sledovaném regionu poté, co území znovuosídlil rys, během 10 let trvale klesala. Následné analýzy vyhodnotily predaci rysem jako nejpravděpodobnější příčinu tohoto poklesu (Helldin et al., 2006). Rovněž zkušenosti myslivců v Beskydech naznačují, že početnost lišek je menší v oblasti, kde se trvale vyskytuje rys (Sobotka, 2007). Na Slovensku byl zjištěn výrazný predanční efekt vlka na populaci lišek a toulavých psů (Voskár, 1993), podobně řada amerických studií prokázala nárůst početnosti jiných menších šelem – kojotů – v oblastech, kde byli vlci vyhubeni, nebo naopak pokles jejich početnosti, pokud se vlci vrátili (Mech a Boitani, 2003).



Obr. 4.7.5 Index početnosti zajíce se zvyšující se produktivitou prostředí vzrůstal jen v oblasti s trvalým výskytem rysa, kde rysy potlačili lišku. V ostatních oblastech lišky regulovaly početnost zajíce. (Upraveno podle: Elmhagen et al., 2010.)

Jaký vliv má regulace malých šelem na další složky ekosystému? Tyto efekty popsala finská studie, využívající devíti set dvanáctikilometrových transektů, na kterých myslivci každoročně zaznamenávali stopní dráhy procházejících zvířat (Elmhagen et al., 2010). Analýza dat z tohoto výjimečného, 17 let trvajícího monitorovacího programu, který pokrýval téměř celé Finsko, tedy široké spektrum biotopů s různou produktivitou, umožnila vědcům demonstrovat, jak zvyšující se populace rysa způsobila potlačení populace lišek, čímž došlo ke snížení predančního tlaku lišek na zajíce běláky. Počet zajíců se tak v oblastech s trvalým výskytem rysa se zvyšující

se produktivitou prostředí zvyšoval, a to i přesto, že ve Finsku jsou zajíci pro rysy významnou potravou. Populační hustota rysa je však zhruba 40krát menší než hustota lišek, takže potlačení menších predátorů rysem ve výsledku umožnilo zajíci uniknout predaci a dosáhnout vyšších počtů (Elmhagen et al., 2010). V oblastech, kde se rys nevyskytoval vůbec nebo jen vzácně, lišky potlačovaly početnost zajíci (klasická zpětnovazebná regulace kořisti jeho predátorem; [obr. 4.7.5](#)). Nicméně se zdá, že v současné době ani obnova vrcholových predátorů na historické úrovni nezajistí dostatečnou redukci mezopredátorů, kteří profitují z vysoké dostupnosti potravních zdrojů v důsledku antropogenní činnosti (Pasanen-Mortensen et al., 2017). Komplexita interakcí je tak zásadně ovlivněna produktivitou ekosystému a jeho charakterem (zejména *land-use*).

Kromě původních druhů predátorů mohou rysy zabíjet i domácí kočky (Molinari-Jobin et al., 2007) a vlci také domácí psy (Nowak et al., 2005). To má podstatný dopad jak pro ochranu přírody, tak pro myslivost, protože psi přenášejí parazity a nemoci na divoká zvířata, vyrušují je, nebo přímo zabíjejí (Hughes a Macdonald, 2013). Odhaduje se, že ve Spojených státech toulavé kočky ročně zabijí 1,4–3,7 miliardy ptáků a 6,9–20,7 miliardy savců, což je více než úhyn způsobený dopravou (Loss et al., 2013).

4.7.5 Mršiny: druhý život kořisti šelem (biodiverzita spojená s kadávery kořisti šelem)

Vrcholoví predátoři mohou podporovat výskyt druhů, které se přizívají na zbytků jimi stržené kořisti. V Bělověžském národním parku bylo zjištěno, že zbytky kopytníků zabíjených velkými šelmami jsou důležitým potravním zdrojem pro 36 druhů malých a středně velkých savců a ptáků (Selva et al., 2005). Nejčastěji se přizívali krkavci, lišky, káňata, divoká prasata, kuny, sojky, sýkory koňadry nebo orli mořští; ze vzácnějších druhů například také orel skalní nebo křiklavý. V případě absence vrcholových predátorů jsou kadávery přístupné jen sezónně, nejčastěji v zimě. Přítomnost vlka a rysa tak představuje předvídatelný, celoroční přísun živočišných bílkovin. U řady druhů byla navíc zjištěna preference zvířat zabíjených šelmami a zvířata uhynulá byla využívána méně. V kritickém zimním období jsou pak tyto kadávery přirozeným potravním zdrojem pro množství ptáků a savců (Selva et al., 2005). Zbytky potravy stržené vlkem nebo rysem může v našich horách využít také například medvěd (Hell a Slamečka, 1999) nebo orel skalní ([obr. 4.7.6](#)). I když kořist rysa mohou zároveň využívat populace malých šelem, jejichž nárůst může myslivecké hospodaření považovat za nežádoucí, dosavadní studie tento trend nepotvrdily (viz předchozí).



Obr. 4.7.6 Orel skalní na kořisti rysa, Javorníky. (Foto: Hnutí DUHA Šelmy.)

4.7.6 Místo predátorů nemoci? (vliv šelem na regulace nemocí a nálezů)

Bude-li méně predátorů, populace kořisti se sice může zvětšit, objeví se však více nemocí nebo parazitů. To je jádro modelů popisujících vztahy mezi predátory, parazity a rezervoáry infekcí. Eliminací predátora se zvýší počet i podíl nakažených jedinců bez ohledu na to, zda predátor loví nakažené nebo zdravé jedince (Ostfeld a Holt, 2004).

Studie provedená na Slovensku objevila nápadnou souvislost mezi absencí vlků a výskytem klasického moru prasat (KMP): pouhých 7 % případů tohoto závažného onemocnění se objevilo v oblastech s trvalým výskytem vlků. Nositeli nákazy jsou v 95 % selata a lončáci do 1,5 roku věku, kteří jsou nejčastější kořistí vlků. Mimo souvislý areál výskytu vlka nemá prase divoké přirozeného nepřítel a ani asanace případů KMP nezabránila šíření nákazy do přilehlých oblastí. V území trvale obývaném vlky se mor do dalších oblastí nešířil, protože konzumací nakaženého kusu včas zaniklo ohnisko nákazy (Findo, 2002).

V několika oblastech evropské části Ruska bylo zaznamenáno, že v období intenzivního lovu vlků se desetinásobně zvýšil podíl losů uhynulých z důvodu nemoci, přičemž zároveň klesl počet losů. Když byl lov vlků zastaven, zvedl se podíl kořisti zabitých vlky šestkrát, počet losů uhynulých v důsledku nemoci však klesl na minimum (Filonov, 1980). Z uvedených příkladů vyplývá, že funkce velkých šelem v ekosystému není jen selektivní, ale rovněž sanitární. Voskár také považuje vlky vzhledem k vysokému predančnímu tlaku na lišky za hlavní přirozené regulátory vztekliny (Voskár, 1993). Přesah do humánní medicíny je zjevný i u dalších infekcí přenositelných na člověka: statistická analýza ze tří švédských krajů z let 1980–2004 ukázala pozitivní korelaci mezi počtem

lišek a počtem pacientů nakažených klíšťovou encefalitidou (Haemig et al., 2008). Jaká je role lišek v koloběhu nemoci, není zatím zřejmé, avšak nelze vyloučit, že zjištěná korelace může souviset s absencí konkurenčního tlaku mezi rysem a liškou, a to vzhledem k tomu, že rys se ve zkoumaných krajích vyskytuje pouze ojediněle (Haemig et al., 2008). Kdyby zde totiž rys dosahoval běžné populační hustoty, mohl by možný význam lišek při přenosu encefalidity jejich predací snížit, domnívají se autoři studie.

4.7.7 Vlci a bobři: střet ekosystémových inženýrů

Mnoho druhů středně velkých šelem občas uloví bobra, ale pravidelně tak činí pouze vlk, pro něhož může být bobra jedním z nejdůležitějších druhů alternativní kořisti. V řadě zemí, například v Estonsku (Lõhmus, 2001), Lotyšsku (Andersonsone a Ozoliņš, 2004, Žunna et al., 2009) nebo Litvě (Špinkytė-Bačkaitienė a Pételis, 2012), jsou bobři častou složkou potravy vlků. Studie z běloruských mokřadů dokonce zjistila, že bobra je v průběhu celého roku nejvýznamnější kořistí jak pro dospělé, tak pro mláďata (Sidorovich et al., 2017). Jeho existence je tak pro potravu vlků klíčová zvláště v obdobích, kdy dochází k velkým fluktuacím kopytníků. Predační interakce vlků a bobrů jsou však jen málo prozkoumané a nezdá se, že by navzdory významnosti této kořisti pro vlky měly šelmy výraznější vliv na populace bobrů (Gable et al., 2018).

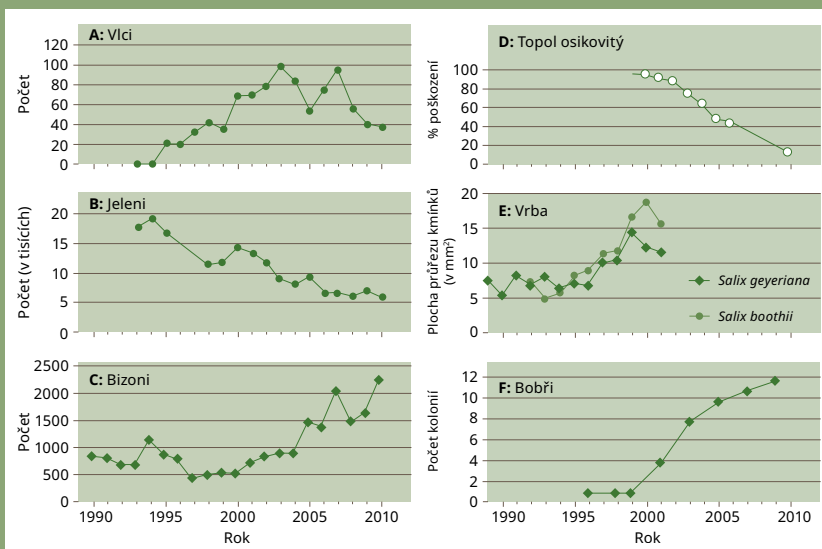
4.7.8 Velké šelmy a biodiverzita

Na každé úrovni biodiverzity – druhové, genetické nebo ekosystémové – existují mechanismy, které ji udržují. Díky dostatečné genetické variabilitě se může druh například snáze adaptovat na změny svého životního prostředí. Také přítomnost predátorů v ekosystému zvyšuje diverzitu společenstva: šelmy mohou například snižovat početnost své kořisti na takovou úroveň, při níž mezi druhy nedochází ke konkurenci (box 3).

Box 3: SOUŽITÍ DÍKY PREDACI

Názorný příklad nepřímého vlivu predace na biodiverzitu popsala skandinávská studie autorů Kullberga a Ekmana (2000). Ukázala, že na ostrovech, kde chybí kulíšek nejmenší, specializovaný predátor drobných pěvců, se vyskytuje pouze jediný druh sýkory – uhelníček. Tam, kde kulíšek přítomen je, se však vyskytují i další dva druhy: sýkora lužní a sýkora parukářka, které jsou schopny lépe unikat sově, ale v její nepřítomnosti jsou vytlačeny kompetičně silnějším uhelníčkem. Kulíška je proto možné ve skandinávském prostředí považovat za důležitý druh predátora, který ovlivňuje biodiverzitu.

Mohou podobně působit i velké šelmy? Patnáct let trvajícím výzkum důsledků návratu vlků do Yellowstonekého národního parku ukázal, že díky zvyšující se populaci vlků se snížily počty jelenců běloocasých, ale vzrostly počty bizonů a také bobrů – z podobné příčiny. Jelenci jsou nejčastější kořistí vlků a poklesem jejich stavů se snížila i mezidruhá kompetice mezi oběma býložravci. Počet bizonů se proto mohl zvýšit. A protože se díky sníženému okusu topolů a vrb v údolních nivách začalo dařit také těmto dřevinám (viz dále), měli více potravy i bobři (obr. 4.7.7) (Ripple a Beschta, 2012b). Jedná se opět o demonstraci přenosu efektů skrze trofickou kaskádu.



Obr. 4.7.7 Vývoj početnosti vlků (A), jelenů (B), bizonů (C) a bobříích kolonií (F), procenta poškození topolů osikovitých (D) a průměrných tloušťek vrb (E) v severní části Yellowstonekého národního parku. Byl zjištěn významný pokles početnosti jelenů, postupné snižování míry poškozování topolů okusem a tloušťek vrbových kmínků. Díky snížené mezidruhové kompetici mezi zubry a jeleny se zvýšil počet zubrů a statnější vrbové porosty umožnily vznik lepších biotopů pro bobry. (Upraveno podle: Ripple a Beschta, 2012a.)

Jak jsme již v této kapitole ukázali, mezidruhové interakce a s tím související ekologické a behaviorální procesy mohou být klíčové pro strukturu ekosystému, a to včetně ekosystémové diverzity (Pyare a Berger, 2003, Linnell et al., 2005). Nakonec

se zaměříme na tu oblast biodiverzity, která přímo souvisí se snižováním početnosti kopytníků – tedy zřejmě jediným efektem, jehož lze dosáhnout i vhodným mysliveckým hospodařením.

Populace volně žijících kopytníků, které se vymkly kontrole a jejichž stavy se pohybují nad únosnou kapacitou prostředí, závažně poškozují vegetační kryt a snižují druhovou diverzitu. Například přemnožení jelenci běloocasí po vyhubení predátorů ve východní části Spojených států omezili přirozené zmlazení původních dřevin a selektivní pastvou výrazně poklesl také podíl původních bylinných druhů (Alverson et al., 1988, Rooney et al., 2004). Počty kopytníků se výrazně zvýšily v celé Evropě (Apollonio et al. 2010). Existuje množství studií, které potvrzují, že nadměrné spásání ničí přirozenou strukturu biotopů a připravuje o domov mnoho druhů pěvců (Gill a Fuller, 2007). Těm zároveň ubývají zdroje potravy, protože klesá počet i diverzita lesních druhů bezobratlých živočichů (Allombert et al., 2005). Současně s tím se mění struktura vegetace a ubývají lesní byliny, včetně chráněných druhů (Míchal, 1992, Stockton et al., 2005). Snižování početnosti bezobratlých živočichů dokumentované v silně spásaných lesích je klíčovým problémem i pro dlouhodobé přežití tetřeva hlušce (*Tetrao urogallus*), jehož kuřata jsou z velké části odkázána na motýlí larvy, mravenčí kukly a listy borůvky (která navíc dosahuje na plochách spásaných jeleny poloviční výšky ve srovnání s oplocenými plochami) (Petříček a Míchal, 2002).

Nejinak je tomu také v České republice: mezi lety 1966–2010 vzrostly počty srnců o 172 %, jelenů o 265 %, prasat divokých dokonce o 2910 % (jejich růst je exponenciální) a počty stoupají i u druhů introdukovaných do naší fauny – daňků (701 %), muflonů (670 %) a jelenů sika (2910 %) (Anděra a Gaisler, 2012). V krajině pak žije daleko více zvířat, než lesy mohou uživit. Aktuální stav dokumentovala studie, kterou ministerstvo zemědělství zadalo Ústavu pro výzkum lesních ekosystémů (IFER) v Jílovém u Prahy (Černý et al., 2016). Ta ukázala, že zvěř poškodila v roce 2015 více než polovinu (59 %) všech mladých stromů a nejvážnější poškození vrcholu okusem se týká 57 % melioračních a zpevňujících dřevin, což je od roku 1995 jednoznačně nejvyšší poškození (např. v roce 1995 bylo poškození okusem vrcholu zjištěno u 14 % jedinců hlavní dřeviny a 15 % smrku nebo jedle). Ohroženy jsou nejen zájmy vlastníků, kteří jsou nuceni vynakládat značné prostředky na ochranu lesa, ale také přírodní rezervace, jež si zachovaly přírodě blízké druhové složení, avšak následkem lokálního přemnožení kopytníků a intenzivního okusu zde neprobíhá přirozená regenerace druhů zastoupených v mateřském porostu. Například v národní přírodní rezervaci Vrapač v Litovelském Pomoraví je okusem poškozeno 71–91 % semenáčků javoru. Během let 2001–2005 zde kleslo množství všech semenáčků vyšších než 30 cm na 8 %, tedy zhruba dvanáctkrát (Čermák a Mrkva, 2006). Nejedná se přitom o ojedinělý případ: vážné poškození okusem bylo v uplynulém desetiletí zjištěno v šesti z osmi zkoumaných národních přírodních rezervací (Čermák a Mrkva, 2003a, 2003b, Kamler et al., 2009), ale také v hospodářských lesích. Výzkum Lesnické a dřevařské fakulty Mendelovy univerzity například ukázal, že okusem v listnatých lesích trpí 90–100 % mladých jasanů, javorů a jilmů (Modrý et al., 2004) (téma je více rozvedeno v [kap. 4.6](#)).

Některé studie prokázaly, že silnější pastevní intenzita určitým druhům rostlin nebo hmyzu prospívá. Zvýšená pastva by například v budoucnu mohla být přínosná

v některých nížinných lesích středního a nízkého typu, jež jsou domovem řady chráněných druhů motýlů. Zde by se mohlo uplatňovat výmladkové hospodaření, které je pro množství vzácných druhů hmyzu existenční podmínkou (Konvička et al., 2004). V horských, na živiny chudých lesích však zvýšená početnost kopytníků a vysoká míra okusu zabraňuje přirozenému zmlazování většiny dřevin, a druhovou rozmanitost tak výrazně snižuje (Kamler et al., 2009) na rozdíl od lužních lesů, kde v důsledku dostatečného přísunu živin nemusí být okus vždy limitujícím faktorem (Barančková et al., 2007).

4.7.9 Mohou predátoři vyhubit svou kořist?

Zatím žádná ze stovek prací, které analyzovaly vztah mezi rysem či jinými velkými šelmami a jejich kořistí, nezjistila úplné vyhubení určitého druhu kořisti. Jedinou výjimkou by mohl být muflon, který se podle současných vědeckých poznatků vyvinul ve Středomoří zpětným zdivočením domácích ovcí prvních neolitických osadníků (Anděra a Horáček, 2005). Tomuto druhu introdukovanému do České republiky v 19. století zřejmě chybí dostatečné útekové instinkty a podle Červeného (2005) rys muflony dokáže téměř úplně eliminovat. Podobný efekt mají na populaci muflonů také vlci.

Současné studie ukazují, že podíl rysa na celkové úmrtnosti srnčí zvěře se v různých oblastech značně liší – pohybuje se mezi 2–62 % (Molinari-Jobin et al., 2003, Heurich et al., 2012). Každý údaj však musí být dán do souvislosti s místními podmínkami a porovnán s ostatními příčinami úmrtnosti: ani 30% podíl rysa na celkové mortalitě nemusí znamenat pokles srnčí populace. Jsou známy případy, kdy rys dokázal populaci srnčí zvěře výrazně zredukovat. Například poté, co se v 80. letech po mnoha desetiletích rys znovu objevil v Pošumaví, lokálně zredukoval stavy o 30–50 % (Koubek & Červený 2003). Běžnější však je, že populace srnčí zvěře klesá spíše z jiných příčin: ve Švýcarské Juře byl nejvýznamnějším faktorem úmrtnosti srnčí zvěře odlov (45–55 % z celkové známé mortality), který se během deseti let téměř ztrojnásobil, a rys byl odpovědný jen za 24–37 % známé mortality srnčí zvěře (Molinari-Jobin et al., 2002). Obdobně mohli myslivci v letech 1986–1997 zvyšovat odlov srnčí zvěře navzdory trvalé přítomnosti rysa i v sousední Francouzské Juře (Stahl et al., 2001). V polské Bělověži byl nejvýznamnějším původcem mortality srnčí zvěře rys, ale i v tomto případě do populace srnce výrazně zasahoval člověk (Jędrzejewski a Jędrzejewska, 2005); v Estonsku významný vliv rysa na populaci srnčí zvěře nebyl prokázán (Löhmus, 2001). U nás v Pošumaví byl v letech 1996–2005 podíl úmrtnosti způsobené rysem u srnčí zvěře 3–18 % (průměrně 10 %), což znamenalo až třetí nejvýznamnější faktor ovlivňující úmrtnost srnce po lovu a střetech s vozidly (Červený, 2006). I zde vysoký podíl odlovu (62 %), ukazuje, že lze bez problémů hospodařit s rysem v jedné honitbě. Podobná je situace v Beskydech, kde se rys trvale vyskytuje již od poloviny 20. století (box 1).

Velké šelmy prokázaly obdivuhodnou přizpůsobivost životu v kulturní evropské krajině. Staly se dokonce příkladem ochránářského přístupu, tzv. modelu koexistence, který je úspěšný na kontinentální úrovni (Chapron et al., 2014). Ten předpokládá, že velké šelmy nelze izolovat do národních parků či jiných přísně chráněných území.

Jednoduše proto, že v Evropě není tolik prostoru, abychom mohli vyhlásit chráněná území o rozloze tisíců čtverečních kilometrů, jak je to běžné v Americe nebo Africe (tzv. model separace, kdy divokou přírodu v rozsáhlých národních parcích oddělují od obydlených oblastí ploty). V Evropě místo toho lidé sdílejí stejnou krajinu s velkými šelmami. To pochopitelně generuje konflikty, především při chovu hospodářských zvířat, nicméně po tisíciletí společného soužití existují úspěšné postupy, jak útoky na dobytek minimalizovat. Tradiční metody, jako je využití pasteveckých psů či noční košárování, lze kombinovat s moderními technologiemi, jako je například využití elektrických ohradníků a vzdálené kontroly jejich stavu přes GSM síť.

Od poloviny 20. století tak většina populací velkých šelem v Evropě rostla nebo byla stabilní (Chapron et al., 2014). Tento trend od nového tisíciletí podtrhují vlci, kteří se například ve střední Evropě včetně České republiky rychle šíří (Nowak a Myslajek, 2014, Reinhardt et al., 2019, Kutal et al., 2017). Nárůst populace vede k častějším střetům s vozidly i zvýšenému riziku pytláctví. Navzdory vzrůstajícím konfliktům v oblastech, kde se vlci usadili nově, však populace vlků stále roste. Poněkud horší vyhlídka má rys, který je ze všech tří šelem nejcitlivější k fragmentaci krajiny, pytláctví a mortalitě na silnicích (Heurich et al., 2018, Duľa et al., 2021). Jedinci z obou populací žijících u nás (Šumava, Karpaty) jen vzácně rekolonizují nové oblasti, jako tomu bylo v případě dálkového rozptylu jedince z Beskyd do Moravského krasu (Gajdárová et al., 2021). Nižší reprodukční potenciál rysa (v průměru 2 mláďata ve vrhu) a jeho obecně nižší disperzní potenciál v porovnání s vlkem způsobuje, že v oblastech, kde byl dříve vyhuben, je jeho výskyt sporadický nebo tam úplně absentuje. Právě proto došlo k obnově některých evropských populací rysa v 70. a 80. letech pomocí reintrodukcí (mj. i na Šumavě) a další reintrodukce proběhly i v minulých letech (ve Slovinsku, v Německu, v Polsku). Přestože se v České republice další reintrodukce rysů neplánují, mohou se tu objevit rysy vypuštění v Německu nebo Polsku (Kutal et al., 2021). Značné schopnosti rozptylu má i medvěd, který se u nás objevuje nepravidelně již od 70. let 20. století. Rozmnožování medvěda na našem území však nebylo prokázáno a frekvence jeho návštěv česko-slovenského pohraničí kolísá, zřejmě v důsledku změn v jádru slovenské populace. Přírodní podmínky v pohořích na česko-slovenském pohraničí jsou srovnatelné s jinými oblastmi na Slovensku s trvalým výskytem medvěda (např. Kysucké Beskydy a Kysucká vrchovina), proto stabilnější výskyt tohoto predátora u nás do budoucna nelze vyloučit, pokud se podaří eliminovat pytláctví, které je zřejmě nejvýznamnější překážkou pro obnovu jeho populace na samém okraji Západních Karpat.

Vzhledem k široké ekologické valenci velkých šelem a širokému spektru biotopů, které využívají, nepředpokládáme, že by globální změny klimatu měly přímý dopad na jejich populace. Mohou být však negativně ovlivněny změnami, které se budou týkat hromadných migrací lidí či rozdílného využívání krajiny v důsledku potřeby přechodu na obnovitelné zdroje energie. Například potenciální přeměna lesů v plantáže rychle rostoucích dřevin s nižší úživností pro divoce žijící kopytníky, povede k očekávanému poklesu populačních hustot predátorů v těchto oblastech. Do budoucna však pro velké šelmy zůstává hlavním limitujícím faktorem pytláctví a mortalita na silnicích.

4.8 Ptáci biomu opadavého temperátního lesa

Ivo Machar

Ptáci jsou charismatická a fascinující součást lesních ekosystémů. Z celkového množství asi 10 000 popsaných ptačích druhů na Zemi jich 77 % využívá lesy jako svůj domovský biotop (Fuller, 1995). V evropských lesích žije 241 druhů ptáků, které považujeme za „lesní specialisty“, tj. druhy, které les preferují jako svůj hnízdní biotop (Mikusinski et al., 2018).

Pro mnohé z nás byli právě ptáci prvními průvodci přírodou, když jsme se učili poznávat úžasný svět lesa. Ornitologie jako zájmová lidská činnost má bohatou historickou tradici, a proto jsou naše znalosti ptačí diverzity na velmi dobré úrovni. Relativně snadné určování druhů lesních ptáků v terénu a dostupnost sofistikovaných moderních metod výzkumu ptačích společenstev v různých typech lesního prostředí dnes předurčuje ptáky k roli bioindikačně důležité taxonomické skupiny v aplikovaných oborech ekologie, mezi něž patří i lesnictví.

Už dlouho víme, že pro rozvoj poznání v ekologii jsou velmi zásadní studie, které probíhají dlouhodobě (v řádu desítek let). Především dlouhodobé výzkumy totiž mohou seriózně zachytit skutečnou podstatu ekologických jevů, z nichž mnohé mají ráz cyklických změn. Typickým příkladem jsou cyklické fluktuace početnosti populací některých drobných savců. Tři roky trvající studie populační dynamiky určitého druhu může zachytit např. výrazný trend početního poklesu populace a výsledky pak mohou být interpretovány chybně – např. jako varující zpráva o alarmujícím mizení studovaného druhu. Dlouhodobé sledování dané populace v průběhu alespoň jednoho desetiletí by však mohlo odhalit fakt, že se jedná o přirozenou populační dynamiku, nikoliv o ochránářsky významný úbytek početnosti dané populace. Bohužel jsou vědecké studie časově zpravidla vázány na příslušné grantové financování výzkumu, které bývá obvykle pouze na několik let. Pro poctivé interpretace studovaných ekologických fenoménů v živé přírodě mají proto dlouhodobě vedené výzkumné programy zcela zásadní význam. V současné době se tedy úsilí excelentních týmů ekologického výzkumu ve světě soustřeďuje na projekty dlouhodobého ekologického monitoringu ekosystémů (příkladem může být celosvětová síť lokalit v programu ILTER – *International Long-Term Ecological Research* – nebo celosvětová síť ForestGEO).

V rámci ekologického výzkumu lesních ptáků probíhá časově nejdéle řada kontinuálního výzkumu ptačího společenstva opadavého temperátního lesa v severní Americe, a to ve slavné lokalitě Hubbard Brook (Holmes & Likens, 2016). Monitoring hnízdního společenstva lesních ptáků opadavého temperátního lesa probíhá v Hubbard Brooku (HB) kontinuálně už od roku 1969 na studijní ploše 10 hektarů v části výzkumného povodí číslo 6 (les je zde ponecháván sukcesnímu vývoji). Každý rok v dubnu a květnu je provedena detailní inventarizace druhového složení ptačího společenstva a počtu hnízdicích párů metodou mapování hnízdních okrsků. Tato

metoda je v terénní ornitologii považována za nejpřesnější kvantitativní metodu výzkumu ptačího společenstva v době hnízdění. Metoda je založena na opakovaném a přesném terénním mapování ptačích samců, kteří obhájí svá hnízdní teritoria (obvykle teritoriálním zpěvem, který je druhově charakteristický),

Většina ptačích druhů, které hnízdí v lesích HB, jsou dálkoví migranti. Tito ptáci v lesích HB stráví každoročně zhruba tři měsíce hnízděním a výchovou mláďat a převážnou část svého života (tedy devět měsíců v každém kalendářním roce) prožijí v tropech Střední Ameriky a Karibiku. Jedním z prvních překvapujících zjištění z monitoringu ptačího společenstva v HB byla identifikace dramatického poklesu početnosti některých těchto druhů dálkových migrantů na přelomu sedmdesátých a osmdesátých let. Naproti tomu některé ptačí druhy v lesích HB překvapivě zvyšují svoji početnost a jiné druhy mají početnost dlouhodobě stabilní. Tyto ptačí druhy, které v lokalitě neubývají ani nepřibývají, patří převážně do gildy ptačích druhů, které jsou v lesích HB přítomny celoročně a na zimu tedy neodlétají na jih (někteří datlové, brhlík).

Dlouhodobé fluktuace v celkové četnosti všech individuí lesních ptáků na studijní desetihektarové ploše značně kolísají. Od zahájení výzkumu v roce 1969 se celková početnost všech ptačích jedinců v lokalitě postupně rok od roku zvyšovala, až bylo v roce 1972 spočítáno maximum (214 ptačích jedinců všech druhů). Poté následoval dlouhodobý pokles početnosti ptáků až do začátku devadesátých let, kdy se celková početnost ptáků začala mírně zvyšovat, aby opětovně spadla až na své dosavadní minimum v roce 2002 (71 ptačích jedinců). Kolem roku 2004 se početnost ptáků ve studované lokalitě mírně zvýšila a stabilizovala (80–110 jedinců na 10 hektarů) a od té doby až dodnes je v lokalitě pozorován trend mírného zvyšování početnosti hnízdících ptáků.

Výzkumníci v HB identifikovali na základě dlouhodobého výzkumu tři nejvýznamnější faktory ovlivňující početnost lesních ptáků: (1) interakce mezi změnami struktury lesa a druhově specifickými preferencemi hnízdního prostředí, (2) časoprostorové změny v charakteristikách lesního ekosystému (dostupnost potravy, počasí, míra predace), které determinují úspěšnost hnízdění ptáků (tedy počty úspěšně vyvedených mláďat z hnízd v daném roce), a (3) tzv. efekt populační hustoty.

První výše zmíněný faktor spočívá v tom, že ptáci velice precizně „čtou“ změny porostní struktury v čase – z hlediska ptáků je mlazina úplně jiným biotopem než vzrostlý les. Stejně tak druhové složení hnízdících ptáků je zcela jiné ve výběrně obhospodařovaném lese a zcela jiné v holosečně obhospodařovaných porostech atd. V lokalitě HB se 47 let probíhající růstové změny struktury lesa odrazily v postupné změně diverzity ptačího společenstva – prakticky vymizely druhy jako tyranovec nejmenší, lesňáček lejskovitý a drozd lesní a početnost jiných druhů, např. lesňáčka proužkobokého, lesňáčka oranžovotemenného, zelenáčka Wilsonova) se naopak výrazně zvýšila.

Početnost některých jiných ptačích druhů v HB zůstává v podstatě stabilní – u populací těchto druhů zřejmě hraje důležitější roli druhý výše zmíněný faktor ovlivňující hnízdní úspěšnost. To, že pro úspěšné hnízdění je určující dostupnost (dostatek) potravy, bylo v HB prokázáno několika pokusy s lesňáčkem modrohřbetým (*Setophaga caerulescens*): Pokusná plocha lesa (asi 10 ha) byla ošetřena leteckým po-

stříkem biologického insekticidu s bakterií *Bacillus thuringiensis*, který razantně zredukoval abundanci housenek listožravých motýlů. Počty vyvedených mláďat v hnízdech lesňáčků zde byly velmi nízké ve srovnání s vysokými počty vyvedených mláďat z kontrolní plochy lesa, která nebyla postříkem ošetřena, a kde tedy byla potrava pro ptáky v podobě housenek velmi bohatá. Jiný experiment s lesňáčky ukázal obdobný výsledek: u některých hnízd lesňáčků byla ptákům nabízena potrava v podobě živých housenek v miskách připevněných na stromě. Početnost mláďat úspěšně vyvedených z hnízd, kde byli ptačí rodiče takto uměle přikrmováni, byla signifikantně vyšší než u hnízd, kde rodiče mláďat neměli k dispozici snadno dostupné kvantum potravy. Sezónní změny v počtech housenek ovšem v lesních ekosystémech ovlivňuje počasí – takže dostupnost potravy pro ptáky v lesích lokality HB ovlivňují takové geograficky nesmírně vzdálené jevy, jako je vývoj oscilace počasí nad centrálním Pacifikem! Predátoři ptačích hnízd, zaměřeni na vejce a ptačí mláďata, v HB zlikvidují každým rokem 17–42 % hnízd lesňáčka modrohřbetého. Nejvýznamnějšími predátory hnízd lesňáčka v HB jsou překvapivě dva druhy místních veverek.

Jako třetí nejvýznamnější faktor ovlivňující úspěšnost hnízdění lesních ptáků byla v HB identifikována hustota hnízdní populace ptáků (vyjádřena jako počet hnízdních teritorií na jednotku plochy lesa). V letech, kdy je populační hustota konkrétního ptačího druhu vysoká, se snižuje individuální hmotnost vyvedených mláďat a jejich míra přežití v daném roce klesá. Zde se uplatňuje fenomén známý z obecné ekologie, a to hustotně závislá regulace populací, která je považována za mechanismus zodpovědný za udržování populace biologického druhu pod hranicí nosné kapacity prostředí.

Výzkumníky v HB zajímalo, jak je početnost lesních ptáků v lesním ekosystému ovlivněna přežíváním dlouhého nepříznivého (zimního) období. Ptačí rezidenti, tedy ty druhy, které na zimu neodlétají do tropů, mají skutečně v zimním lese mimořádně vysokou úmrtnost a ta je patrně hlavní příčinou faktu, že početnost druhů ptáků-rezidentů je v lesním ekosystému dlouhodobě výrazně nižší než početnost ptačích druhů, které na zimu migrují do tropů. Na druhou stranu může ptačí migranty značně ovlivňovat úmrtnost během tahové cesty do zimovišť dlouhé 2 500 kilometrů. Z hlediska strategie přežití ptáků je volba „zůstat přes zimu v lese, nebo migrovat na jih“ v podstatě typický „*trade-off*“ princip, běžně známý v obecné ekologii. S využitím identifikace konkrétních ptačích jedinců pomocí stabilních izotopů uhlíku v peří bylo zjištěno, že ptáci hnízdící v lesích HB zimují v karibské oblasti na Jamajce. Zde každý zimující ptačí druh preferovaně obsazuje „svůj“ typ biotopu (např. lesňáček lejskovitý zimuje v pobřežních mangrovech a lesňáček modrohřbetý využívá horské vlhké lesy). Navíc bylo překvapivě zjištěno, že ptáci (samci i samice) z HB si v tropickém zimovišti ve svých preferovaných biotopech udržují vlastní individuální teritoria, která agresivně brání proti příslušníkům svého druhu. Dalším překvapením bylo, že někteří individuálně kontrolovaní ptačí jedinci si udržují rok co rok zcela stejná teritoria jak v tropickém zimovišti, tak i na hnízdním území v lesích HB (u jednoho lesňáčka to bylo dokumentováno po dobu neuvěřitelných devíti let jeho života). Na zimovišti v tropickém lese ptáci narození v HB stráví mnohem více úsilí a času lovem potravy než na hnízdišti – vedoucí ornitologického týmu z HB Richard T. Holmes k tomu poznamenal: „*These migrants are not ,on vacation' in these winter grounds!*“.

V této souvislosti ještě připomeňme, že i velká část ptačích druhů obývajících české a moravské lesy patří mezi dálkové migranty. Např. běžný druh našich nížinných listnatých lesů lejssek bělokrký (*Ficedula albicollis*) zimuje v savanách střední a jižní Afriky. Není tedy divu, když se v literatuře objevují názory některých autorů, že „naši“ lesní ptáci-migranti jsou vlastně tropické druhy ptáků, které si do Evropy jen „odskočí“ na dobu hnízdění z důvodu mimořádně zajímavé sezónní nabídky potravních zdrojů v evropských lesích, jež jim umožňuje úspěšné hnízdění.

V Evropě je nejdéle studovanou lokalitou lesních ptáků Bělověžský prales na hranicích Polska a Běloruska. Na polské straně má tento souvislý lesní komplex výměru zhruba 1 500 km² a jeho jádro o rozloze 47,5 km² je již od roku 1921 polským národním parkem. Kontinuální výzkum ptáků Bělověžského pralesa probíhající od roku 1975 je spojen se jmény dvou polských ornitologů: Ludwika Tomiałoje a Tomasze Wesołowského. Jádro Bělověžského pralesa je „oknem do minulosti“ nížinných evropských lesů při severním okraji temperátní klimatické zóny – prales byl jako tradiční výhradní lovecký revír litevských knížat a polských králů chráněn před těžbou dřeva a celá dlouhá století nebyl lidmi významně ovlivňován. Naneštěstí v několika posledních letech byla na okrajích pralesa povolena selektivní těžba kůrovcových smrků (smrk se v tomto listnatém pralesu vyskytuje přirozeně jako vtroušená dřevina a některé smrky zde dosahují takřka gigantických rozměrů – s výškou až 52 metrů některé předrůstavé smrky trčí nad úroveň korunového zápoje pralesa a vzdáleně tak připomínají gigantické předrůstavé stromy tropického deštného lesa). Duby letní v Bělověžském pralesu dosahují výšky 40–45 metrů a obvodu v prsní výšce až 741 centimetrů, lípa srdčitá zde dorůstá obvodu kmene až 585 cm.

V Bělověžském pralesu bylo zjištěno hnízdění stěží představitelného počtu 111 druhů ptáků. K hlavním charakteristikám pralesa zajímavým z hlediska ekologických nároků lesních ptáků patří mimořádně velká diverzita dřevinné skladby (26 druhů stromů, 55 druhů keřů), víceetážová struktura porostů na velkých plochách (v řádu stovek hektarů), plošková dynamika samovolné obnovy porostů, velké množství ležících stromů (na kořenech vývrátů často hnízdí např. střízlík) a samozřejmě velké množství stojících mrtvých nebo odumírajících stromů různé velikosti s enormním množstvím dutin různého typu a velikosti. Analýzou počtu dostupných stromových dutin pro hnízdění ptáků zde bylo zjištěno, že v pralesu existuje trojnásobný nadbytek dutin ve srovnání s početností ptáků, kteří v dutinách hnízdí. Gilda ptáků hnízdících v dutinách tvoří 36 % všech ptačích druhů hnízdících v pralesu. Zhruba třetina ptačích druhů z této gildy je schopna aktivního tesání dutin. V živých stromech s tvrdým dřevem jsou schopni aktivně vytesat dutinu např. strakapoud velký, datel černý, ve stromech s měkkým dřevem nebo ve stojících souších aktivně tesají dutiny např. strakapoud prostřední a datlík tříprstý. Mezi ptáky aktivně tesajícími hnízdí dutiny patří překvapivě i sýkora lužní. Dutiny ve stromech jsou z hlediska rizika predace relativně bezpečným hnízdištěm (hnízdí úspěšnost ptáků v dutinách je cca 88% oproti hnízdí úspěšnosti 42% u lesních ptáků stavějících hnízda v korunách stromů, v keřích nebo na zemi). Nicméně aktivní tesání dutin je pro ptáky energeticky velmi náročná investice, a přestože vytesanou dutinou získají bezpečné hnízdiště, mají obvykle málo mláďat (protože energii již využili na tesá-

ní dutiny). Opět zde můžeme vidět názorný příklad obecného ekologického „trade-off“. Pro malé ptáky, kteří dutiny aktivně netesají (např. sýkory, lejskové) a pouze využívají dutiny vytesané datly, mohou být stromové dutiny ekologickými pastmi. To platí zejména o dutinách po strakapoudovi velkém – ten velmi často opakovaně navštěvuje „své“ dutiny v domovském okrsku a při nálezů vajec nebo mláďat sýkor či lejsků hnízdo vyplní. Malé druhy ptáků se proto hnízdním dutinám vytesaným strakapoudem velkým cíleně vyhýbají. Brhlík lesní postupuje jinak – vchod do dutiny po strakapoudovi si zmenší „obežděním“ vstupního otvoru tak, aby se strakapoud dovnitř nedostal. Podobně mohou být ekologickými pastmi i ptačí budky pro sýkory, vyvěšované v dobré víře v pomoc ptákům po lesích. Pro ochranu umělé ptačí budky proti strakapoudovi velkému se proto osvědčilo opatřit okolí vstupního otvoru do budky kvalitním oplechováním.

Velké druhy ptáků se však predace strakapoudem obávat nemusejí, protože před ním dokážou svoji dutinu aktivně ubránit. Pro velké druhy ptáků by navíc dutina vytesaná strakapoudem byla příliš „těsná“. Větší lesní ptáci tedy k hnízdění preferují velké dutiny, které původně vytesal datel černý. V těchto případech můžeme považovat datla černého za klíčový biologický druh v lesním ekosystému, protože na jeho přítomnosti závisí rozmnožování např. holuba doupňáka nebo některých lesních sov.

Nejbohatším typem evropských kulturních lesů z hlediska ptačí diverzity jsou tvrdé luhy nížinných řek. V tvrdém lužním lese, který je obhospodařován, a kde tedy existuje velmi pestrá mozaika různých typů hnízdních biotopů (staré porosty s vysokými stromy, stromy s dutinami, husté mlaziny a tyčkoviny, keřové pláště v okraji porostů, otevřené plošky různých bezlesí, pestré biotopy kolem řeky včetně říčních břehů a fragmentů měkkého luhu), může být zjištěno až 89 druhů hnízdních ptáků. V lužním lese dosahují ptačí společenstva nejen vysoké diverzity, ale i mimořádně vysoké hustoty (density) hnízdních ptáků, a to až neuvěřitelných 150–180 hnízdních teritorií na 10 hektarů. V lužním lese je v ptačím společenstvu obvyklý vysoký podíl „nepěvců“ a gildy ptáků hnízdních v dutinách.

Přestože jiné typy evropských lesů ani zdaleka nedosahují bohatosti ptačího společenstva lesa lužního, přece jen ve středoevropském prostoru existuje jeden typ dřevinných porostů, který je diverzitou a početností ptáků s luhy srovnatelný. Pro někoho možná překvapivě to jsou velké parky – zámecké i městské. Plošně rozsáhlejší parky totiž mají celkovou heterogenitu porostů v podstatě dosti podobnou charakteru lužního lesa. Navíc pokud je v parku kromě mohutných stromových veteránů a keřového patra i vodní prvek, bývá diverzita ptačího společenstva opravdu mimořádná. Krásným příkladem vysoké ptačí diverzity parkových porostů je např. známý Lednický park se solitéry mohutných dubů a se Zámeckým rybníkem s hnízdní kolonií volavek, kvakošů, kormoránů a čápů (rybník s okolním parkem je proto důležitou součástí národní přírodní rezervace Lednické rybníky).

Dynamika ptačích společenstev biomu opadavého temperátního lesa se dá obecně popsat dvěma základními modely:

1. Odezva ptačích druhů na dynamiku vývoje lesa je druhově specifická, a proto dle ekologické niky můžeme rozlišovat zhruba tyto ekologické skupiny

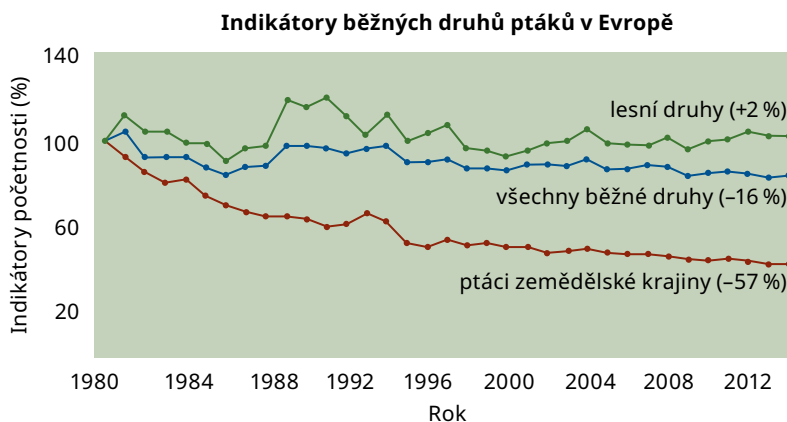
lesních ptáků: *area-sensitive species* jsou druhy, pro které je zásadní velikost plochy lesa a při zmenšení pro ně minimálního prostoru z území vymizí – příkladem může být tetřev obecný; *interior-sensitive species* jsou tzv. interiérové druhy, preferující vnitřní prostředí plošně rozsáhlejších lesů, např. datel černý nebo čáp černý; a *edge-sensitive species* jsou tzv. druhy okrajové, které ve velkých hustotách hnízdí v okraji lesního porostu a vyhýbají se jeho interiéru, příkladem je strnad obecný.

2. Různé skupiny ptačích druhů preferují různé sukcesní fáze lesa (nebo věkové třídy u lesa hospodářského). Tento model vystihuje situaci, kdy se druhové složení hnízdících ptáků v čase mění tak, jak se mění struktura (výška, hustota, dřevinná skladba, světelné podmínky...) lesního porostu.

V literatuře i mezi lesníky se traduje, že hmyzožraví ptáci jsou našimi významnými pomocníky v biologické ochraně lesa před hmyzími škůdci. Bohužel se zčásti jedná o mýtus. Ekologickými výzkumy bylo zjištěno, že existuje tzv. kompenzační efekt – v době gradace početnosti hmyzího škůdce, např. listožravého motýla, je vysoké procento housenek motýlího škůdce parazitováno četnými druhy hmyzích parazitů a parazitoidů. Hmyzožraví ptáci samozřejmě nerozlišují zdravou a parazitovanou housenku škůdce, a tak mohou paradoxně i zbrzdit přirozený kolaps gradace škůdce. Naše znalosti naznačují, že hmyzožraví ptáci mohou mít pozitivní efekt na snížení populační početnosti hmyzích škůdců spíše jen výjimečně, např. v ovocných sadech u graduující populace obaleče jabloňového (Bureš, 2002). Na rozdíl od hmyzožravých ptáků mohou mít významnou pozitivní roli pro zvýšení predatorního tlaku na škůdce v lesním ekosystému sovy a draví ptáci. Zejména na plochách po velkoplošném rozpadu smrkových lesů vytvářejí sovy (a částečně i dravci) významný predatorní tlak na populace drobných savců (norník rudý, myšice). Podpora hnízdění např. sýce rousného a puštíka obecného vyvěšováním speciálních umělých hnízdních budek v lesích má proto značný význam.

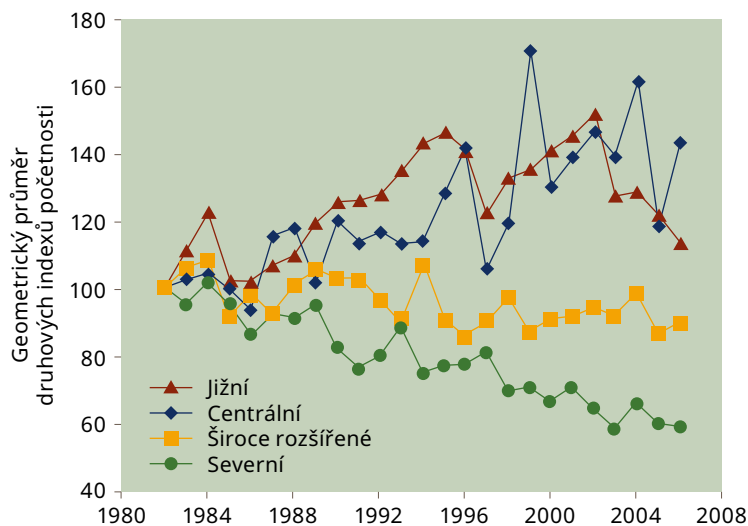
A jak je to s početností lesních ptáků v našich lesích? Změny početnosti ptačí fauny v České republice (ČR) jsou sledovány již od začátku osmdesátých let 20. století, když začal fungovat tzv. Jednotný program sčítání ptáků. Desítky dobrovolných ornitologů sčítají každoročně v jarním období ptáky formou bodových transektů. Jednotlivé sčítací transekty krajinou obsahují dvacet bodů vzdálených od sebe nejméně 300 metrů. Na každém bodu se pět minut sčítají všichni vidění a slyšení ptáci a záznamy se ukládají do databáze, která dnes obsahuje množství dat, umožňující hodnotit dlouhodobé trendy změn početnosti většiny ptačích druhů obývajících ČR. Vyhodnocení publikovaná v prestižních mezinárodních časopisech ukazují dvě zásadní informace: početnost ptačích druhů ekologicky vázaných na bezlesou zemědělskou krajinu dlouhodobě významně klesá. Tento trend je dáván do příčinné souvislosti s dotačním zemědělským systémem Evropské unie (EU), který je ve svých důsledcích pro diverzitu a početnost ptáků zemědělské krajiny destruktivní. Stejně sčítání ptáků jednotnou metodikou jako v ČR probíhá ve většině států EU a ve všech těchto státech je vidět stejně negativní trend úbytku ptáků v zemědělské krajině. Naproti tomu trend početnosti lesních ptáků je pozoruhodně stabilní a v dlouhodobém měřítku posledních 40 let nevykazuje žádné dramatické změny. Tyto údaje, čas-

to hodnocené v různých vědeckých studiích, ukazují vcelku jasně, že populace běžných druhů lesních ptáků se nevyvíjejí nijak nepříznivě (obr. 4.8.1). V zemích střední Evropy údaje z tohoto dlouhodobého monitoringu dokonce prokazují, že početnost lesních druhů ptáků se mírně zvyšuje! Nemůžeme však být zcela optimističtí. Přes vyrovnané dlouhodobé trendy početnosti lesních ptáků v Evropě totiž víme o ochrannářsky významných lokálních nebo regionálních extinkcích některých druhů lesních ptáků (v ČR se to týká např. tetřeva hlušce).



Obr. 4.8.1 Dlouhodobé trendy početnosti ptáků v Evropě. (Upraveno podle: Gregory et al., 2015.)

Život lesních ptáků v současné době značně ovlivňuje globální klimatická změna. Posuny geografických areálů rozšíření ptačích druhů korelují s oteplováním klimatu. Meta-analýzy dosud publikovaných dat naznačují, že průměrný posun geografických areálů biologických druhů vlivem změny klimatu směrem k pólům činí 17 kilometrů za dekádu. Tyto klimaticky podmíněné trendy redistribuce biodiverzity jsou v globálním měřítku dokázány zejména u vegetace. Globální redistribuce biodiverzity je z ekologického hlediska velmi komplexní soubor provázaných procesů, jimž dosud rozumíme velmi málo. Každý biologický druh totiž reaguje na změny klimatu druhově specifickým rozsahem a způsobem. Dosavadní mezidruhové interakce v rámci společenstev a ekosystémů jsou změnou klimatu rušeny a nové ekologické interakce teprve vznikají. Změny v přírodě indukované globální klimatickou změnou nejčastěji zaznamenáváme ve změnách fenologie jednotlivých druhů organismů. U lesních ptáků bylo pozorováno, že tažní ptáci přilétají na svá hnízdiště o několik týdnů dříve a časový termín začátku hnízdění ptáků se posouvá. Profesor Jiří Reif a jeho kolegové (Reif et al., 2009) prokázali dopady globální klimatické změny na početnost a posuny hnízdních areálů ptáků v ČR (jde o početní úbytek chladnomilných horských ptačích druhů a naopak výrazné přibývání početnosti teplomilnějších ptačích druhů v nižších polohách, tedy přibývání druhů v ČR donedávna velmi vzácných a považovaných za ohrožené; obr. 4.8.2).



Obr. 4.8.2 Dopady oteplování klimatu na posuny areálů geografického rozšíření ptáků v České republice. (Upraveno podle: Reif et al., 2009.)

Box 1: PODPORA HNÍZDĚNÍ SÝCE ROUSNÉHO V LESÍCH

V Evropě je sýc rousný dominantně rozšířen v biomu boreálního lesa (ta-
jgy). Přesto se sýc rousný ostrůvkovitě vyskytuje i v lesních oblastech ČR,
kde preferuje souvislejší lesy v nadmořské výšce 700–1000 metrů nad mo-
řem. Ve starší literatuře byly tyto ostrůvkovité výskyty sýců za jižní hrani-
cí areálu pravidelného rozšíření považovány za glaciální relikty. Přestože
sýc rousný preferuje horské lesy, může se se v případě nabídky vhodných
hnízdnicích dutin objevit i ve smrkových monokulturách nižších poloh. Sýc je
známý tím, že má-li k dispozici hnízdnicí budky, velmi rád obsazuje i blízké
okolí kalamitních holin, kde má k dispozici svůj hlavní potravní zdroj – malé
savce (např. početné populace hraboše mokřadního). Početnost této lesní
sovy má v posledních desetiletích v ČR rostoucí trend, v roce 2000 byla od-
hadnuta velikost hnízdnicí populace sýce u nás na 1 500 – 2 000 hnízdnicích
párů. Sýc rousný jakožto poměrně malá sova může být uloven puštíkem,
výrem nebo i jestřábem. Významným predátorem mláďat sýce rousného je
kuna lesní. Z tohoto důvodu musejí být umělé hnízdnicí budky pro podporu
hnízdění sýce rousného opatřeny zvláštním oplechováním kolem vletové-
ho otvoru, které kunám prakticky znemožňuje přístup do budky.

Ve Finsku bylo zjištěno, že početnost hnízdní populace sýců zřejmě kolísá ve tří až čtyřletých cyklech s určitým fázovým zpožděním sledujícím cykly početnosti hlodavců rodu *Microtus* a *Clethrionomys*, tvořících dominantní složku potravy sýců. Nicméně existence těchto predančních cyklů nebyla stoprocentně prokázána. Jedná se o obecný problém v ekologii predančních interakcí – predátor i kořist jsou totiž vždy součástí velmi složitých potravních sítí v ekosystému, takže v přírodě v podstatě neexistuje pouze izolovaná interakce predátor–kořist. Populace kořisti samozřejmě neovlivňuje jen predátor („top down“ efekt), ale i dostupnost zdrojů („bottom-up“ efekt), nemoci a spousta dalších jiných faktorů ve vzájemném propletenci ekologických vztahů. Totéž platí i o mezidruhových vztazích predátora. Navíc je známo, že v době nízké populační početnosti malých savců se v potravě sýce rousného objevují malí ptáci (kteří mohou tvořit v potravních zásobárnách sýců až 40% podíl a podle rozborů vývržků až 15 % celkové potravy). Není tedy překvapivé, že zcela jednoznačně dokázaných predančních cyklů (kdy početnost predátora vskutku kopíruje s určitým zpožděním početnost určitého druhu lovené kořisti) je v seriálních ekologických studiích velmi málo. Nicméně je jisté, že agregace predátorů v konkrétních lokalitách, např. u sýce rousného v důsledku vyvěšování hnízdních budek, vede k výrazně zvýšenému predančnímu tlaku na preferované druhy kořisti. V případě sýce rousného jde o silný predanční tlak na populace drobných lesních savců v okolí hnízdní dutiny (na ploše lesa velké maximálně 3 km²). Vyvěšením hnízdních budek lze místní populaci sýců rousných početně posílit (bylo zaznamenáno, že hnízdní páry obsadí i budky vzdálené od sebe 100 metrů). Navíc drobní savci, kteří jsou preferovanou potravou sýců, představují na lesních holinách významné škůdce při obnově lesních porostů. Proto jsou aktivity ornitologů pro ochranu místních populací sýců formou vyvěšování a údržby speciálních hnízdních budek v řadě regionů silně podporovány lesníky (např. v Jizerských horách, v Jeseníkách a jinde).

4.9 INTERAKCE MEZI DŘEVINAMI TEMPERÁTNÍHO LESA A JEJICH PROMĚNY PODÉL GRADIENTŮ PODMÍNEK

Michal Bošela

Udržení, resp. budování, multifunkčních lesů odolných vůči negativním vlivům globální změny klimatu je klíčovou výzvou pro lesnictví a lesnickou politiku. Budování takových lesních ekosystémů však vyžaduje poznání jak ekologických nároků jednotlivých složek, tak vzájemných mezidruhových a vnitrodruhových interakcí.

Klimatická změna přímo a nepřímo ovlivňuje lesní ekosystémy a ty na ni různou měrou reagují a snaží se adaptovat. Jedním z nejčastěji zdůrazňovaných způsobů adaptace dřevin a snižování rizika rozpadu je budování druhově bohatých lesů. Druhově smíšené lesy se považují za takové, které poskytují vyšší úroveň plnění ekosystémových služeb.

Jednotlivé organismy, například stromy v lese, jsou v důsledku své genetické výbavy ovlivňovány prostředím, v němž žijí. Nicméně jednotlivé organismy (např. stromy) žijí a fungují v širším společenství (např. v lese) a tudíž mezi nimi probíhají interakce.

Stromy, které rostou na stejném stanovišti, navzájem sdílejí prostor a využívají tytéž zdroje (vodu, živiny), podléhají tedy vzájemné kompetici. Změny ve struktuře a druhovém složení lesa jsou výsledkem neustálé potřeby jednotlivých stromů zabírat větší prostor a přirozené mortality stromů či rozsáhlejších disturbancí.

4.9.1 Vliv diverzity a kompetice stromů na alometrické vztahy v lesních ekosystémech

Ke kvantifikování funkcí lesního ekosystému je často třeba znát **alometrii stromů** a její proměnlivost vlivem environmentálních faktorů a vnitrodruhových a mezidruhových vztahů. Alometrické vztahy se často používají k odhadu složitě měřitelných stromových charakteristik, jako jsou například výška stromu, korunová projekce, plocha listů, objem stromu nebo biomasa (nadzemní, podzemní, celková). Tyto charakteristiky jsou poměrně obtížně měřitelné. Příčinami jsou zejména nízká přesnost měření, vysoké náklady, těžká dostupnost měření apod. Alternativu k těmto měřením nám poskytuje odhad pomocí měření snadno měřitelných veličin (nižší cena a vyšší rychlost), jako je například tloušťka stromu ve výšce 1,3 metru nad zemí. Alometrické vztahy se také často používají ke škálování z nižší úrovně (např. strom) na vyšší (např. porost) až na úroveň země či regionu.

Nejčastěji se alometrické vztahy vyjadřují pomocí matematického vztahu:

$$Y = aX^{b(y,x)}$$

Kde a a b jsou regresní koeficienty. Pokud by tato rovnice vyjadřovala vztah mezi tloušťkou (X) a výškou (Y) stromu, tak pokud tloušťka stoupne o 1 %, výška stromu se změní o b %. Pokud b nabývá hodnot menších než 1, jde o **negativní alometrii (strom roste do výšky relativně pomaleji než do tloušťky)**, pokud větších než 1, jedná se o **pozitivní alometrii (strom roste do výšky relativně rychleji než do tloušťky)**. Příklad, kdy b je rovné 1, nazýváme **izometrií**.

Exponent b tedy vyjadřuje, jak moc se změní Y , když se X změní o jednu jednotku. Různí autoři se pokoušeli vysvětlit tento vztah například mechanickým omezením, kterým strom předchází deformaci kmene pod svojí váhou, nebo hydraulickými či biofyzikálními omezeními. Koeficient b však není invariantní a mění se jednak podle druhu dřeviny (dřeviny s vysokými nároky na světlo versus stín snášející dřeviny, dřeviny s různou hustotou dřeva, jehličnaté versus listnaté), jednak také podle kompetičních vztahů v lese a klimatických podmínek.

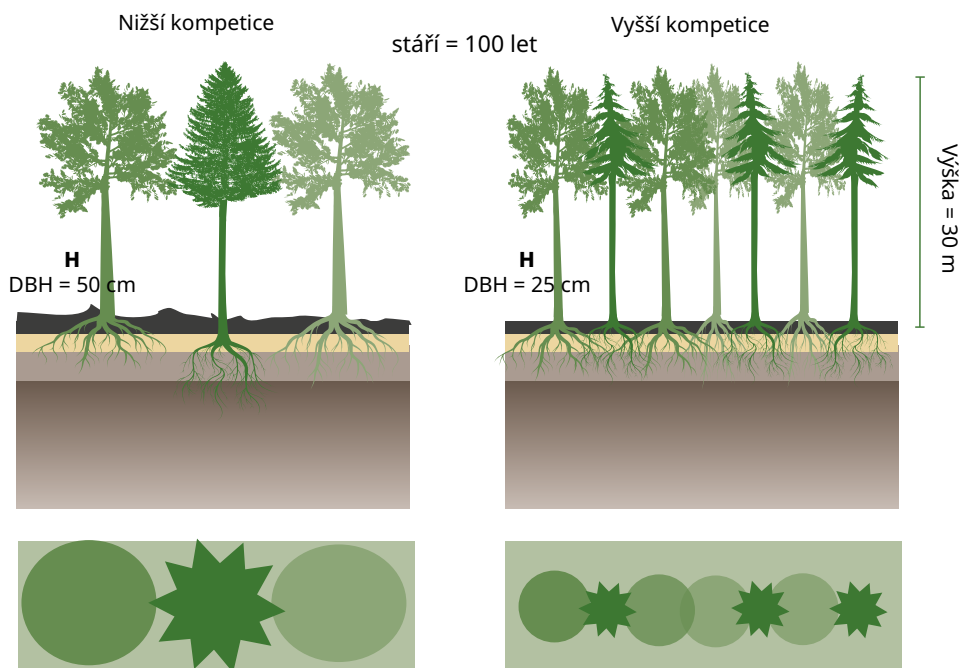
Box 1: ALOMETRIE

Alometrie stromu (*tree allometry*) popisuje nerovnoměrný růst některých částí stromu vyvolaný nerovnoměrným rozdělením látek, které strom přijal mezi své jednotlivé orgány a jejich části. Alometrie měří vztah mezi velikostí určité komponenty stromu a celého stromu (např. objem nebo biomasa koruny k objemu nebo biomase stromu). Vyjadřuje tedy změnu proporcí organismu během růstu.

Asymptotický vztah je takový vztah, kdy závislá proměnná (např. výška stromu) narůstá se zvětšováním se nezávislé proměnné (např. tloušťky stromu) nejdříve rychleji a tato rychlost změny později klesá a hodnota závislé proměnné (výšky) se stále pomaleji přibližuje k maximální hodnotě.

Základním alometrickým vztahem, který se často používá v produkčním a ekologickém výzkumu a také při tvorbě různých modelů růstu lesa uplatňovaných jak ve vědě, tak i v lesnické praxi, je vztah mezi tloušťkou stromu a jeho výškou. Tloušťka stromu je lehce měřitelná charakteristika a nejčastěji se zjišťuje ve výšce 1,3 metru (nazýváme ji také **tloušťka v prsní výšce** – *breast-height diameter*, DBH). Měření výšky stromu je náročnější, méně přesné a vyžaduje použití dražších přístrojů. V případě jejího měření v letním období a v zapojeném porostu je měření výšek někdy téměř nemožné (resp. možné, ale s velmi nízkou přesností). V praxi se proto výška měří pouze u menšího počtu jedinců, u kterých umíme zajistit vyšší přesnost měření. Tloušťka

DBH se pak změří na větším počtu stromů a alometrický vztah mezi tloušťkou a výškou vyjádřený matematickou rovnicí se použije k odhadu výšky stromů, u nichž výška nebyla měřena. Výška stromu se zvyšuje se zvyšující se tloušťkou kmene a tvar vztahu je nejčastěji **asymptotický**. Maximální výška stromů v konkrétním porostu je dána zejména faktory prostředí (úrodnost půdy a klimatické podmínky). Hustota lesa, a tedy i pěstební zásahy, má jen minimální vliv na maximální výšku stromů na konkrétním typu stanoviště, i když některé výzkumy naznačují, že do určité (ale nepatrné) míry se výška mění i vlivem změn v hustotě. Hustota lesa a jeho vertikální struktura (kompetiční vztahy) však významně ovlivňují vztah mezi tloušťkou a výškou jednotlivých stromů v porostu (alometrický vztah). Strom, který roste v hustém zápoji ve stejnověkém porostu, bude mít výšku danou především kvalitou stanoviště, ale tloušťka, a tedy tloušťkový přírůstek, bude menší než u stromů rostoucích v porostu na stejném stanovišti, avšak s menší hustotou (obr. 4.9.1). Takové stromy jsou přestíhlné, těžišťe mají posunuty po kmeni výše, a jsou tak náchylnější na disturbance způsobené například větrem (důležité je připomenout, že predikce klimatické změny počítají právě s nárůstem extrémních projevů počasí, mezi něž patří i silný vítr).



Obr. 4.9.1 Schematické znázornění vlivu kompetice na alometrické vztahy v lesním porostu. Zobrazeny jsou dva porosty ve stejném věku a se stejnou výškou stromů (danou stanovištními podmínkami) při různé hustotě. V porostu s vyšší hustotou mají stromy menší růstový prostor a dosahují menších radiálních přírůstků. (Upraveno podle: orig. autor.)

Alometrické vztahy jednotlivých stromů v lese neovlivňuje jen celková hustota stromů v lese a zastoupení jednotlivých dřevin, ale také pozice stromu ve vertikálním prostoru, tzv. **sociologické postavení** stromu v lese ([box 2](#)).

Box 2: SOCIOLOGICKÉ POSTAVENÍ STROMU

Sociologické postavení stromu v porostu je postavení stromu ve vertikálním prostoru porostu, které si strom během svého dosavadního života získal v kompetici o světlo a životní prostor. Stromy se v praxi zařazují do stromových tříd, přičemž existují různé klasifikace, které vznikaly podle potřeby výzkumu či praxe. V ekologickém výzkumu se stromy často řadí do těchto tříd: dominantní (nadúrovňové, *dominant*), úrovňové (*co-dominant*), vrůstavé (*intermediate*) a potlačené (podúrovňové, *suppressed, overtopped*).

Etáž je výraz, který se v lesnictví používá pro pojmenování vertikálních vrstev zejména porostů, které jsou obhospodařovány pomocí podrostitního hospodaření. Při tomto typu hospodaření se během posledních výchovných zásahů připravují podmínky pro přirozené zmlazení mateřských dřevin, a tak vzniká samostatná etáž obnovy pod clonou mateřského porostu. V současnosti se etáž používá i pro pojmenování vrstev trvale víceetážových porostů. Netýká se to však výběrných lesů, kde se etáže v praxi nerozlišují, protože vertikální prostor je téměř dokonale vyplněn stromy a etáže nelze rozeznat.

V případě stromů z nižších sociologických postavení v nestejnověkém porostu bude jejich růst do výšky ovlivněn (zpomalen) nedostatkem světla a v některých případech i kompeticí o živiny v půdě jak se stromy z vyšších sociologických postavení v porostu (s úrovňovými a dominantními stromy), tak i se stromy ze stejné vertikální vrstvy. Růst takového stromu pak bude záviset na druhu dřeviny (jejích nárocích na světlo) a na celkové hustotě stromů ve vyšších vrstvách. Stromy, které dobře snášejí stín, mohou dlouhodobě existovat pod clonou jiné dřeviny (např. jedle bělokorá – *Abies alba*). Takové stromy budou mít přírůstek mnohem menší než stromy dominantní (obr. [4.9.2](#), [4.9.3](#) a [4.9.4](#)), avšak množství disperzního světla umožňuje stromům růst poměrně dlouhou dobu i v takových podmínkách. Pokud jsou stromy v nižších sociologických postaveních jehličnaté a v horní vrstvě jsou naopak listnaté, jehličnaté stromy dokážou využít vhodných světelných i vlhkostních podmínek na jaře před olistěním a na podzim po odlistění listnatých stromů.

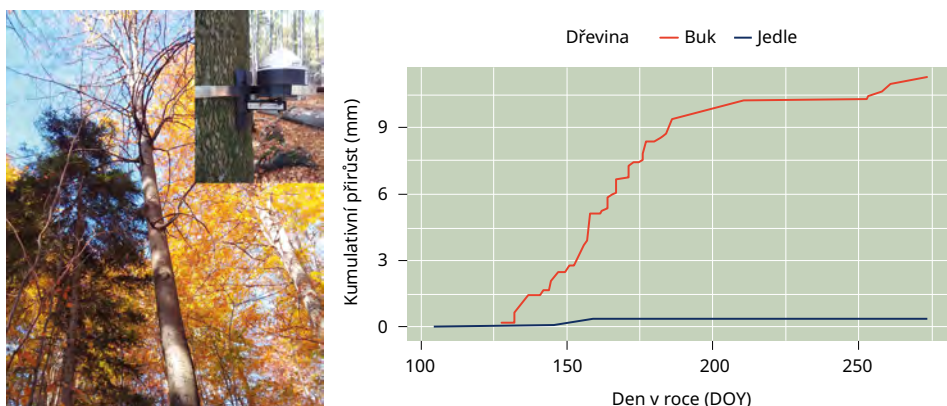
Podobně jako tloušťka stromu i délka koruny či její projekce a celková velikost (objem) úzce korelují s intenzitou kompetice v porostu – s hustotou porostu ([obr. 4.9.1](#)). Těsnost těchto korelací do určité míry závisí také na druhu dřeviny. Zvyšující

se kompetice obecně zmenšuje velikost koruny stromů. Stav koruny odráží nejen aktuální stav kompetice v porostu (aktuální hustotu), ale je výsledkem dlouhodobého competičního tlaku a jeho změn v čase a prostoru. Výzkumy ukázaly, že zatímco korunová projekce se vlivem sílící kompetice zmenšuje, délka živé koruny se naopak zvětšuje. Zatímco vztah kompetice a korunové projekce je jednoznačnější, vliv kompetice na délku živé koruny není tak jednoznačný. Vliv kompetice opět závisí na širším kontextu – zda jde o les stejnověký nebo různověký, smíšený nebo stejnorodý, o jaké dřeviny konkrétně jde a jak dlouho trvají určité competiční podmínky. Například smrk si může v hustším, ale smíšeném lese udržet delší živou korunu v případě koexistence s listnatými opadavými dřevinami (např. bukem), které v období před nástupem a po opadu asimilačních orgánů umožňují vyšší dostupnost disperzního světla v porostu. V husté smrkové monokultuře však dochází k intenzivnímu odumírání spodních větví, a tedy k samočištění spodní části kmenů, což vede ke zmenšení délky živé koruny. Jedle ve srovnání se smrkem však lépe toleruje zastínění, což se následně projevuje také v rozdílných alometrických vztazích. Stromy, které rostou v podmínkách bez kompetice, tzv. solitérní stromy (obr. 4.9.5), mají objem koruny (i specifické listové plochy) mnohem větší než stromy rostoucí v zápoji. Také tvar kmene těchto stromů je výrazně jiný, neboť poměr jejich výšky a tloušťky (tzv. **štíhlostní koeficient**) je menší než u stromů v porostu, těžiště stromu je posunuto po kmene níže, což zajišťuje vyšší stabilitu vůči vyvrácení větrem.

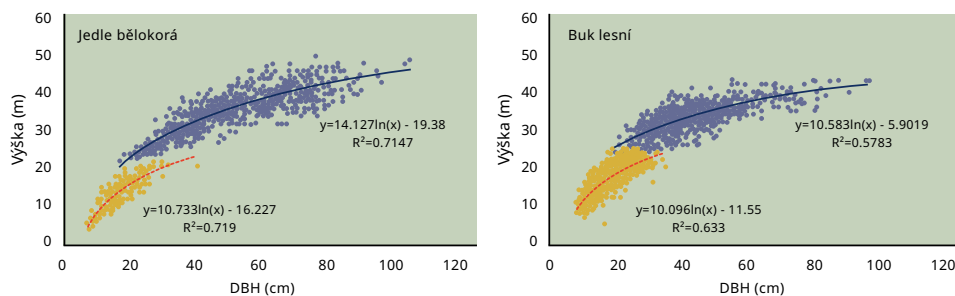


Obr. 4.9.2 Příklad dvouetážové struktury lesa, kdy se v horní etáži nachází smrk a buk a spodní etáž je tvořena převážně bukem (vlevo). Buková spodní etáž podléhá jak kompetici o světlo vlivem clonění horní etáží, tak kompetici mezi stromy spodní etáže. Stromy horní etáže však postupně odumírají, a tím vytvářejí podmínky pro růst stromů spodní etáže. Jedná se o častý příklad přirozené přeměny nepůvodních smrkových monokultur na přirozené bukové a smíšené lesy. Vpravo je příklad **etážového lesa**, kde je horní etáž

tvořena bukem a ve spodní části je dominantní jedle bělokorá. Taková bohatá spodní etáž jedle však není moc častá, protože jedle ze zmlazení je oblíbenou potravou vysoké a srnčí zvěře. (Foto: M. Bošela.)



Obr. 4.9.3 Příklad ročního kumulativního přírůstu na obvodu stromu jedle, která je v nižším sociologickém postavení a je v přímé kompetici s dominantním bukem. Jedle bělokorá velmi dobře snáší stín, a proto dokáže existovat a růst poměrně dlouho (i několik desetiletí) pod clonou porostu a čekat na vhodné podmínky, které jí umožní dostat se do úrovně vrstvy porostu. Měření probíhalo pomocí kontinuálních senzorů (dendrometrů) v roce 2022 v Badínském pralese (střední Slovensko). (Upraveno podle: orig. autor; foto M. Bošela.)



Obr. 4.9.4 Alometrický vztah tloušťky a výšky stromů jedle (vlevo) a buku (vpravo) podle jejich sociologického postavení v porostu (dominantní stromy – modrá barva a plná čára; potlačené stromy – oranžová barva a přerušovaná čára) ve smíšených jedlovo-smrko-bukových lesích ve střední Evropě. Regresní rovnice v grafech je linearizovaná forma alometrické rovnice uvedené v úvodu kapitoly. (Upraveno podle: orig. autor.)



Obr. 4.9.5 Příklad solitérního stromu modřínu opadavého (*Larix decidua*; vlevo) a smrku ztepilého (*Picea abies*; vpravo) rostoucích bez vlivu kompetice okolních stromů. Výška stromu je definována zejména kvalitou podloží a půdy, avšak růst bez kompetice jiných stromů umožňuje vytvořit větší objemový přírůstek na kmeni a velkou korunu (včetně biomasy jehličí). (Foto: M. Bošela.)

4.9.2 Proměnlivost vnitrodruhové a mezidruhové kompetice ve vztahu k environmentálním faktorům

Vztahy mezi stromy se mění podle vývojové fáze porostu, hustoty porostu a jejich změn v čase či podle druhového složení dřevin. Tyto faktory a jejich různé kombinace jsou přitom ovlivňovány environmentálními faktory, jako jsou klimatické podmínky, přirozené maloplošné či velkoplošné disturbance (např. přirozená mortalita stromů, větrné smrště a kůrovcové kalamity), a činností člověka prostřednictvím různého hospodaření v lese. Klimatické podmínky a s tím související složení (dřevin) lesních ekosystémů se mění podél **geografických a environmentálních gradientů**. V případě střední Evropy tyto změny probíhají zejména podél gradientu nadmořské výšky (obr. [4.9.6](#) a [4.9.7](#)).



Obr. 4.9.6 Schematické znázornění změny složení druhů dřevin a potenciálního růstu stromů na gradientu nadmořské výšky a hlavní faktory, které tuto změnu způsobují v podmínkách střední Evropy. (Upraveno podle: orig. autor.)



Obr. 4.9.7 Příklad vysokohorského smrkového lesa (vlevo), který je limitován nízkými průměrnými ročními teplotami. Stromy smrku zde rostou ve volném zápoji nebo jednotlivě, což jim pravděpodobně umožňuje lépe zvládat limitující klimatické podmínky (menší stres vlivem menšího kompetičního tlaku). Výška stromů je nižší než v nižších nadmořských výškách a stromy jsou v důsledku nižší kompetice zavětveny téměř až po zem. Řídký dubový les (vpravo) v nadmořské výšce 350 m na svahu s jižní expozicí, mělkou a kamenitou půdou, kde nepříznivé klimatické a půdní podmínky zvyhodňují dub cerový (*Quercus cerris*), a to zejména v kompetici o vodu. Růst stromů je zde limitován především nedostatkem srážek a častými vlnami veder v letním období. (Foto: M. Bošela.)

Na horní hranici výškového gradientu (horní hranici lesa) je limitujícím faktorem teplota. **Vegetační doba** ve vysokých nadmořských výškách je kratší, průměrná teplota

během vegetační doby je nižší, což navzdory dostatku atmosférických srážek omezuje růst a tím i produkci stromů a lesního ekosystému. Zároveň takové podmínky vyhovují pouze některým dřevinám, a proto je druhová diverzita ve vyšších nadmořských výškách zpravidla nižší. Stromy v takových podmínkách rostou v menším zápoji, resp. nevytvářejí korunový zápoj, což redukuje či vylučuje vzájemnou kompetici, ale i potenciální **facilitaci** (viz [box 3](#)) mezi stromy při získávání zdrojů z půdy nebo získávání energie slunečního záření. Navíc jsou ve vyšších nadmořských výškách ekosystémy často druhově chudší, a proto je zde i mezidruhová facilitace redukována, případně zcela absentuje. Stromy v takových nadmořských výškách tak reagují na změny klimatických podmínek citlivěji než stromy v nižších polohách (v optimálních podmínkách pro růst). Ve vyšších polohách se často vyskytuje mělká, méně úživná půda s vyšší aciditou (vyšší srážky znamenají vyšší potenciální vyplavení živin, nižší průměrné teploty naopak tlumí biologickou aktivitu půdy včetně procesů jako biologická fixace dusíku či biogenně urychlované zvětrávání matečné horniny), což rovněž přispívá k nižší potenciální produkci dřevin.

Box 3: FACILITACE

V této knize budeme pojem facilitace nejčastěji používat pro typ ekologické interakce, kdy přítomnost jednoho druhu do určité míry zvyšuje růst, přežití nebo reprodukci (neboli souhrnně fitness) jiného, sousedního druhu, nejčastěji skrze modifikaci podmínek prostředí. Tento prospěch může být vzájemný, či pouze jednostranný. Facilitaci zde tedy chápeme jako volnější pozitivní interakci mezi dvěma jedinci různých druhů (konkrétně pro tuto publikaci dvou různých druhů dřevin). Pojem facilitace se však poslední dobou začíná v ekologii používat jako nástavbový termín pro všechny typy interakcí, při kterých má alespoň jeden ze zúčastněných druhů z interakce prospěch, jedná se tedy o mutualismus (symbiózu) +/-; komenzalismus +/0 a antagonismus +/-.

Na spodní straně gradientu nadmořské výšky jsou naopak limitujícím faktorem srážky a dostupnost vody v půdě. Kompetice mezi stromy proto souvisí zejména se získáváním dostupné vláhy a živin z půdy. I v tomto případě však stromy často rostou v řídkém zápoji, čímž se kompetice mezi nimi minimalizuje, případně vylučuje. V těchto polohách jsou stromy citlivé zejména na nedostatek dostupné vody v půdě, což je primárním faktorem limitujícím **produkcí lesa**.

Ve zbylé části gradientu nadmořské výšky, kde není klima limitujícím faktorem, rostou stromy v normálně (plně) zapojených strukturách. V takových lesích probíhá kompetice mezi stromy o světlo a také o živiny v půdě, k níž se ovšem přidávají i další přímé a nepřímé interakce. Kompetice přitom závisí na různých faktorech, jako je dřevinné složení, kvalita (úrodnost) půdy, expozice svahu (způsobující např. **vegetační inverzi**) či jeho sklon (ovlivňující hloubku a kvalitu půdy). Složení dřevin je

ovlivňováno různou kombinací environmentálních podmínek i různým obhospodařováním lesa. Různé hospodaření v lese přitom vede nejen k modifikaci druhového složení, ale také ke změně vertikální a horizontální struktury lesa. Člověk pěstuje podle potřeby stejnorodé a stejnověké lesy pro maximalizaci produkce dřeva (např. smrkové monokultury) nebo smíšené a různověké lesy (např. výběrné lesy) za účelem zlepšení jejich ekologické stability (kontinuálního plnění většího spektra funkcí lesa). V dalších částech kapitoly se soustředíme právě na tuto část gradientu nadmořské výšky, kde produkce lesa dosahuje nejvyšších hodnot a kde dochází mezi stromy k nejintenzivnějším interakcím (pozitivním i negativním).

Box 4

Geografické a environmentální gradienty souvisejí se změnami staništních charakteristik a můžeme je popsat pomocí změn v nadmořské výšce, zeměpisné šířce či změn v půdních charakteristikách, jako je půdní reakce, úrodnost půdy a vlhkost půdy, nebo i pomocí změn souvisejících s historií využívání země. Člověk v současné době svou činností ovlivňuje mnohé environmentální gradienty, například atmosférickou depozicí acidifikujících částic je silně ovlivněn chemismus řady lesních půd.

Vegetační doba je perioda v roce, po kterou jsou klimatické podmínky příznivé pro růst rostlin.

Produkce lesa je množství hmoty (objem dřeva, biomasy) nahromaděné za určitý čas (např. za 100 let) na jednotce plochy (nejčastěji na 1 hektaru) včetně jedinců odumřelých přirozenou mortalitou nebo odebraných člověkem při hospodaření (výchovnými zásazích).

Vegetační inverze je inverze vegetačních zón, způsobená změnou klimatických a půdních podmínek na gradientu nadmořské výšky nebo při různé expozici svahu. Například v údolí na bázi svahu, kde je půda hlubší (díky nánosu půdních částic z vyšších poloh svahu) a vlhčí (díky nižším průměrným teplotám a menšímu výparu půdní vody – evaporaci) bude les tvořen bukem lesním, zatímco na hřebenu svahu se bude vyskytovat dub. Podobně na severní expozici poroste buk lesní, zatímco na jižní straně ve stejné nadmořské výšce bude porost tvořen duby.

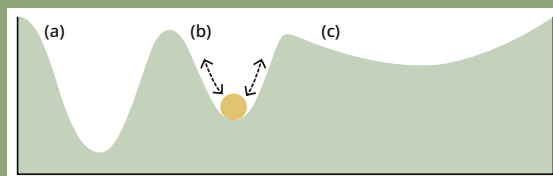
Výběrný les je les, v němž se stromy k těžbě vybírají jednotlivě nebo v malých skupinách, ale nikdy ne na větších plochách, což zajišťuje trvalé pokrytí plochy stromy. Rozlišujeme výběrný les *sensu stricto*, kde výběr probíhá opravdu po jednotlivých stromech, nebo les s vysokou mírou uplatnění nepasečných principů, kde již může výběr probíhat ve skupinkách či hloučcích do rozlohy 0,1 ha, v odůvodněných případech i na větší ploše, k takovému hospodářskému modelu by patřil Dauerwald.

Klimatická změna přináší zvýšení frekvence a trvání extrémních projevů počasí (např. vln veder a sucha). Například rok 2018 je znám výskytem extrémního sucha, které bylo v dlouhodobé historii střední Evropy bezprecedentní. Toto sucho zároveň ukázalo, že mnohé evropské druhy, významné pro společnost jak ekologicky, tak ekonomicky, jsou na takové projevy počasí velmi citlivé, což se projevuje předčasným žloutnutím a opadem listů a zpomalením či zastavením fotosyntézy, mortalitou stromů a podobně. Vědecké studie v posledních letech zaměřují pozornost na biologickou rozmanitost, a tedy i druhové smíšení dřevin s cílem zvýšení **rezistence a rezilience** dřevin a lesních ekosystémů.

Box 5: REZILIENCE A REZISTENCE

Rezilienci můžeme obecně chápat jako schopnost jedince, druhu nebo systému překonávat stres a přitom být nadále schopen fungovat. Pokud jde o lesy, můžeme rozlišovat rezilienci jedince (např. stromu), druhu či celého ekosystému.

Rezilience lesa (lesního ekosystému) může mít řadu definic, obecně ji však můžeme chápat jako schopnost lesa absorbovat disturbance a reorganizovat se vlivem změn s cílem zachování plnění podobných funkcí (Scheffer, 2009). Chápání pojmu „rezilience lesa“ se obvykle vysvětluje pomocí metafory *ball-and-cup* (Seidl et al., 2016, Reyer et al., 2015, Lamothe et al., 2019). Žlutý míč na obrázku představuje současný stav lesního ekosystému. Pokud se míč vždy vrátí na dno, můžeme říci, že systém je rezilientní, v opačném případě mu rezilience chybí, resp. je velmi nízká. Vrcholy představují hraniční stavy, jejichž překročením se systém dostává do jiného stavu a přestává plnit původní funkci.



Rezistence je schopnost jedince či ekosystému odolat negativnímu působení například extrémního počasí. Jedinec s vysokou rezistencí na extrémní počasí nereaguje nebo reaguje jen nepatrně (žlutý míč na obrázku zůstává na dně nebo se jeho poloha dočasně mění jen nepatrně). Jedinec s nízkou rezistencí reaguje na extrémní počasí velmi citlivě. V případě, že má takový jedinec vysokou schopnost regenerace (*recovery*), pak je i jeho rezilience poměrně vysoká. U jedinců, kteří mají nízkou schopnost regenerace, dochází při dlouhodobějším působení extrémů počasí k mortalitě. V kontextu ekologické stability ekosystémů jsou pojmy dále rozvedeny v [kap. 6.1](#).

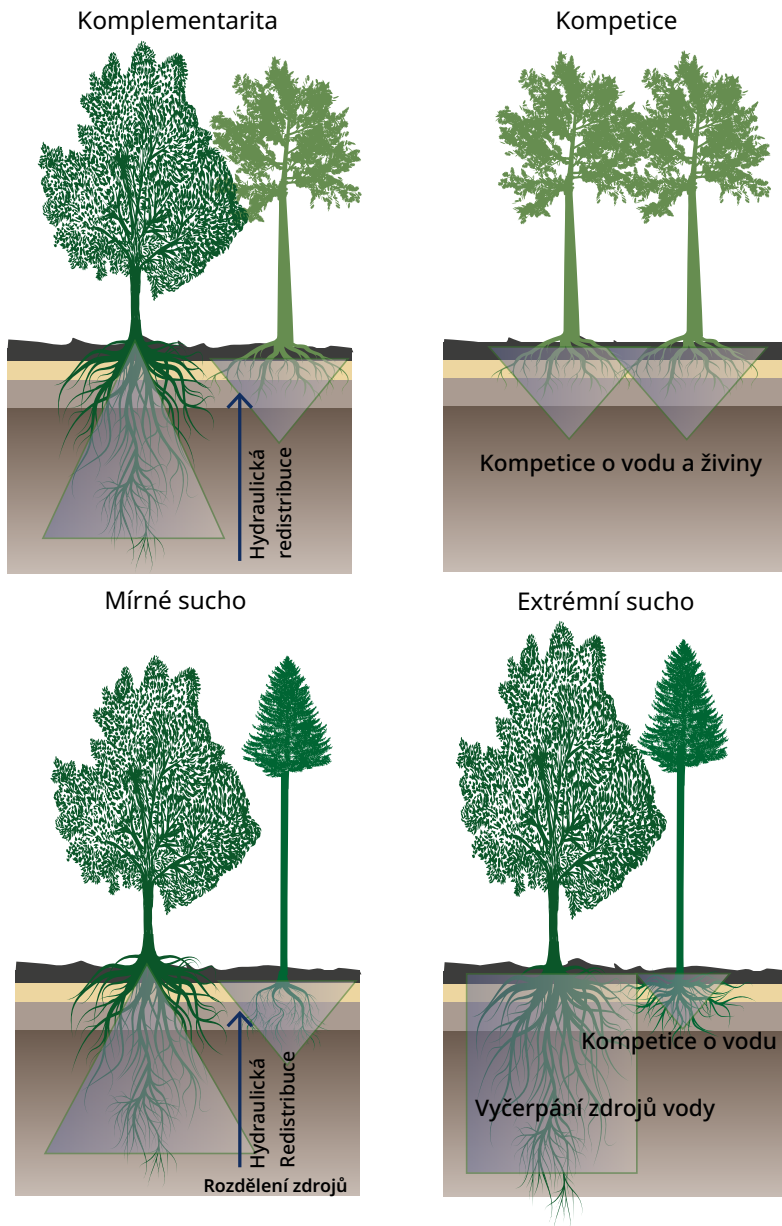
Smíšení dřevin, které mají komplementární využívání zdrojů (rozdílné niky), může významně zvýšit rezistenci a rezilienci lesa vůči suchu. Několik studií opakovaně potvrdilo, že druhově smíšené lesy dosahují lepšího růstu (produkce) než monokultury týchž dřevin, a to dokonce již při mírném stresu způsobeném suchem. Jedním z hlavních důvodů lepšího růstu a nižšího stresu ze sucha je právě **komplementarita**, resp. rozdílné nároky různých druhů dřevin tvořících tentýž les (porost) na dostupné zdroje (vodu v půdě, živiny, světlo apod.; [obr. 4.9.8](#)). Efekty facilitace a komplementarity jsou od sebe často obtížně odlišitelné, a proto jsou v následujícím textu probírány pospolu.

U více hlavních druhů, které tvoří lesy střední Evropy (neplatí to však u všech) roste komplementarita s nárůstem intenzity sucha a teploty (např. Mina et al., 2017), avšak jen do určité míry. Vlivem mírného stresu vyvolaného vodním deficitem vede smíšení druhů ke zvýšené druhové rezistenci vůči suchu. U některých druhů může tento pozitivní účinek přetrvat dokonce i při středním či silném stresu ze sucha. Komplementarita může být nadzemní a podzemní (kořenová). Při **podzemní komplementaritě** si druhy s rozdílným kořenovým systémem rozdělují zdroje dostupné vody v půdě mnohem efektivněji než stromy téhož druhu nebo rozdílné druhy s podobnou kořenovou soustavou. Například buk lesní (*Fagus sylvatica*) je schopen svými kořeny dosáhnout hlubších zdrojů dostupné vody než sousední jehličnaté stromy (zejména smrk), a snížit tak kořenovou kompetici ve vyšších vrstvách půdy. Hydraulickou redistribucí hlubšími kořeny může buk navíc zlepšit dostupnost vody pro dřeviny s mělkým kořenovým systémem ([obr. 4.9.8](#)), což vede k **facilitačnímu účinku** druhového smíšení. Taková schopnost hydraulického zdvihu dostupné vody z hlubších vrstev půdy se potvrdila zejména u dubů (*Quercus sp.*), ale také u jedle bělokore (*Abies alba*) nebo borovice černé (*Pinus nigra*).

V nadzemní části lesního ekosystému si stromy konkurují o dostupné světlo. Stromy s kontrastní architekturou korun, stratifikací korunového prostoru nebo tolerancí ke stínu dosahují zvýšené efektivity při využívání světla (**light-use efficiency**) a fotochemicky aktivní radiace. Například smíšení buku lesního a smrku ztepilého (nebo jedle bělokore) zvyšuje intercepci světla dovnitř porostu a také efektivnost při využívání dostupné vody v půdě právě v důsledku snížené vnitrodruhové kompetice ([obr. 4.9.9](#)). Proto je poměrně časté, že smíšené porosty tohoto typu dosahují vyšší produktivity než stejnorodé porosty tvořené těmito druhy. Zejména smíšení listnatých a jehličnatých dřevin se ukazuje být výhodné z pohledu rezistence transpirace stromů vůči suchu. Zvýšená produkce takových smíšených lesů následně vede také ke zvýšené sekvestraci uhlíku z atmosféry, a tak lépe přispívá ke zmírňování dopadů klimatické změny.

Toto vše ovšem platí při mírném stresu ze sucha. Při zvyšujícím se stresu se interakce mezi druhy může změnit z indiferentní či pozitivní (facilitace) na negativní (kompetice), a to z důvodu zvyšujícího se překrývání nik druhů tvořících lesní porost v souladu se *stress gradient hypothesis* (rozvedeno v [kap. 6.1](#)). Například při smíšení buku a smrku je buk kompetičně silnější v hlubší kořenové zóně, čímž vytváří tlak na smrk, aby zvýšil tvorbu jemných kořenů v horní vrstvě půdy, a tím ještě zvyšuje náchylnost smrku k suchu při delším nedostatku srážek v jarním a letním období. Smrk je také znám poměrně vysokou transpirací a tedy nadměrným odčerpáváním

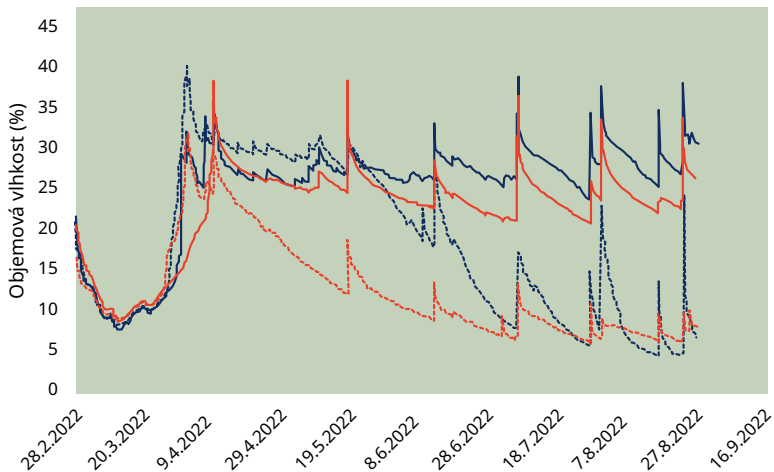
dostupné vody z povrchových vrstev půdy, v porovnání s jinými dřevinami v podobných environmentálních podmínkách.



Obr. 4.9.8 Schematické znázornění kompetice a komplementarity vlivem stresu ze sucha. (Upraveno podle: Haberstroh a Werner, 2022.)



Obr. 4.9.9 Smíšený jedlo-smrko-bukový les. Příklad smíšeného lesa s dominantním bukem lesním a s přimíchanou jedlí bělokorou a smrkem obecným. Jedle bělokorá dokáže v posledních zimních (únor a březen) a prvních jarních měsících (duben) využít vyšší dostupnosti světla (ale i zdroje vláhy ze zimy), a nastartovat tak růst, protože buk v daném roce ještě nevytvořil nové asimilační orgány. Takové porosty dosahují vyšší produkce ve srovnání se stejnorodými porosty tvořenými těmito dřevinami. (Foto: M. Bošela.)



Obr. 4.9.10 Průběh objemové vlhkosti půdy ve smrkové monokultuře a v sousedním smíšeném lese (stejně podloží, expozice, půdní typ, nadmořská výška) v sousedství Dobročského

pralesa (Západní Karpaty, nadmořská výška 900 m, půda – modální kambizem na granodioritovém podloží) v roce 2022 (historicky jedno z nejsušších a nejteplejších let). Při experimentálním zamezení růstu kořenů stromů (metodou „trenching“, která slouží jako kontrola k odlišení heterotrofní respirace půdy od celkové respirace) je průběh vlhkosti během roku (vegetační doby) vyrovnán s menšími oscilacemi (plné čáry). Vlhkost půdy ve smrkovém lese začala výrazně klesat už v dubnu a v letních měsících dosahovala hodnoty pod 10 % (červená přerušovaná čára). Smíšený les s dominantní dřevinou bukem s přimíchaným javorem, jasanem a jedlí si udržel vlhkost nahromaděnou během zimních měsíců mnohem déle, klesat začala až přibližně v polovině června (modrá přerušovaná čára). Tento příklad ilustruje poměrně špatné hospodaření smrkových monokultur s dostupnou vodou, což ohrožuje jejich rezistenci a celkovou rezilienci (čímž jsou následně náchylnější k působení biotických škůdců, jako je např. kůrovec – lýkožrout smrkový). Při dlouhotrvajícím nedostatku srážek se však půda přirozeně vysouší i ve smíšeném lese. Smrk zároveň zareagoval na tento nedostatek dostupné vlhkosti v půdě výrazným poklesem radiálního růstu (během roku nevytvořil téměř žádný přírůstek), zatímco u buku a jedle byla tato reakce mnohem mírnější až téměř zanedbatelná. (Upraveno podle: orig. autor.)



Obr. 4.9.11 Příklad průběhu objemové vlhkosti půdy ve smrkové monokultuře (červené čáry v grafu na [obr. 4.9.10](#); fotografie vlevo) a smíšeném lese (modré čáry v grafu na [obr. 4.9.10](#); fotografie uprostřed) v roce 2022. Plné čáry ukazují průběh vlhkosti půdy na plochách, kde byl růst kořenů zastaven pomocí metody „trenching“ (fotografie vpravo: plocha o rozměrech 2 × 1 m, po jejímž obvodu se učinily v roce 2021 zákopy do hloubky 50 cm a vložila se textilie pro zamezení přerůstání kořenů). Legenda: mix – smíšený les, sm – smrkový les, trench – uvnitř trenching plochy, out – mimo trenching plochy. (Foto. M. Bošela.)

Facilitace není univerzálním mechanismem ve vztahu ke zvýšení odolnosti porostů vůči suchu. Výsledky rozsáhlé rešerše (Grossiord, 2020) ukazují, že k facilitaci i komplementaritě může dojít v různých typech porostů a v různých biomech. Například v biomu temperátního lesa lze připomenout již zmíněný příklad směsi dubu s bukem. Mimo možné facilitace související s hydraulickým zdvihem je zde

i různá strategie hospodaření s vodou, která se projevuje různým vývojem vodního potenciálu listů obou dřevin během poledne. Zatímco buk si udržuje relativně stabilní potenciál i při změnách půdních podmínek, potenciál dubu více kopíruje změny vlhkosti v půdním profilu. To poukazuje na rozdíly v regulaci příjmu vody během sucha u obou dřevin. V řídkých jalovcovo-borových porostech mediteránu se rovněž uplatňuje komplementarita: borovice (v tomto případě *Pinus edulis*) závisí především na povrchových zdrojích vlhkosti, kdežto jalovec je schopný čerpat z hlubších vrstev půdního profilu. Oba druhy se rovněž liší mykorrhizní asociací (jalovec hostí arbuskulární mykorrhizy, kdežto borovice jsou ektomykorrhizní), což se opět projevuje v různých strategiích příjmu a využití vody a živin. Známa je i rozdílná strategie regulace stomatální vodivosti u obou druhů, z čehož vyplývá jejich funkční komplementarita. Příklady funkční komplementarity nalezneme i v boreálních lesích. Smíšené lesy břízy (*Betula pendula*), borovice (*Pinus sylvestris*) a smrku (*Picea abies*) vykazují funkční komplementaritu v mnoha aspektech. Fenologické rozdíly mezi dřevinami vedou k tomu, že smrk a borovice ve vegetační sezóně nastartují fyziologické procesy mnohem dříve. Smrk má povrchový kořenový systém, bříza a borovice pronikají do větších hloubek (Grossiord, 2020). Otázkou zůstává, jak se tyto příklady funkční komplementarity projeví v posílení odolnosti směsí v obdobích extrémního sucha.

Některé studie v lesích střední Evropy totiž ukázaly, že během extrémně suchého a horkého roku 2003 vykazovaly smíšené porosty buku a smrku nižší primární produktivitu než stejnorodé porosty tvořené těmito dřevinami, a to právě kvůli zvýšenému stresu smrku a jeho snížené produktivitě v kompetici. Tyto příklady naznačují, že některé druhy dřevin ve smíšení dokonce trpí při zvyšující se intenzitě stresu (extrémní sucho) ze sucha (jehličnaté dřeviny, zejména smrk), zatímco jiné druhy (zejména listnaté dřeviny jako buk či lípa) ze smíšení profitují více, než kdyby tvořily stejnorodý porost. Zmíněná rešerše (Grossiord, 2020), která zkoumá otázku, zda vyšší diverzita porostů zvyšuje jejich odolnost vůči suchu, přináší pro temperátní lesy a terénní studie následující souhrn: v 8 studiích bylo potvrzeno zvýšení odolnosti porostů vůči suchu s rostoucí druhovou bohatostí jejich dřevinného patra, u 3 studií byl zjištěn nulový efekt, u 2 studií efekt negativní a 9 studií přineslo smíšené výsledky, totiž to, že efekt může být negativní, pozitivní, či nulový v závislosti na podmínkách a charakteru porostů. Z toho vyplývá, že komplementarita a facilitace u smíšených porostů představují významný adaptační mechanismus vůči působení sucha. Jen není z hlediska rezistence a rezilience vitality dřevin vůči suchu mechanismem univerzálním, záleží na konkrétních kombinacích druhů, míře smíšenosti, míře stresu a dalších environmentálních podmínkách. Svou roli v uvedených výsledcích jistě hrála i různá metodika šetření. Z tohoto důvodu vyvstává nezbytnost provádění pokračujícího intenzivního, ale lépe koordinovaného výzkumu a prohlubování zkušeností praktických lesníků s pěstováním smíšených porostů.

Intenzita komplementarity smíšení stoupá také zároveň se stoupající hustotou porostu a se změnou vývojového stadia, avšak tento vztah neplatí pro všechny typy smíšení (kombinace druhů v porostu; Mina et al., 2018). Například v případě smíšení smrku a jedle (obr. 4.9.12) komplementarita stoupá s hustotou porostu u obou dřevin po určitou mez. V rámci tohoto intervalu pozorujeme v tomto případě zvyšující se efektivnost využívání dostupného světla. Naopak ve stejnorodém

lese se zvyšuje kompetice a snižuje efektivnost využívání zdrojů. Komplementarita některých dřevin ve smíšených lesích střední Evropy se zvyšuje rovněž se zvyšováním průměrné roční teploty, avšak efekt teploty se bude lišit (může být pozitivní nebo negativní) podle toho, kde se daný smíšený les nachází (teplejší a sušší versus chladnější a vlhčí podmínky). Například buk může prosperovat ze smíšení s borovicí v příznivých klimatických podmínkách. U smrku bylo zase pozorováno zvýšení komplementarity ve smíšení s jedlí při mírnějších teplotách. Podobně i **bonita stanoviště** ovlivňuje efekt smíšení, přičemž při lepší bonitě se efekt smíšení zvyšuje (toto bylo pozorováno například při smíšení smrku a jedle).



Obr. 4.9.12 Příklad mladého stejnověkého lesa tvořeného jedlí a smrkem. Smíšení těchto dvou dřevin může být komplementární, avšak příliš vysoká hustota takto vychovávaného lesa vede k vysoké mezistromové kompetici a tím k nižšímu tloušťkovému přírůstku a tvorbě poměrně krátkých a malých korun. Takový les pak může být náchylnější k disturbance např. větrem a následně biotickými škůdci. Při uplatňování facilitačních mechanismů v hospodářských lesích je proto nutné pracovat při výchově porostu i se strukturálním a věkovým hlediskem. (Foto. M. Bošela.)

Jak již bylo zmíněno, efekt druhové diverzity na růst stromů v lesích do značné míry závisí na ekologické strategii konkrétní dřeviny a na intenzitě kompetice mezi stromy. Například u druhů s **akviziční strategií** má vyšší druhová diverzita při vysoké kompetici stromů (vysoké hustotě lesa) spíše negativní efekt a při nízké kompetici zase pozitivní efekt ([obr. 4.9.13](#)). U druhů s **konzervativní strategií** je efekt druhové diverzity opačný.

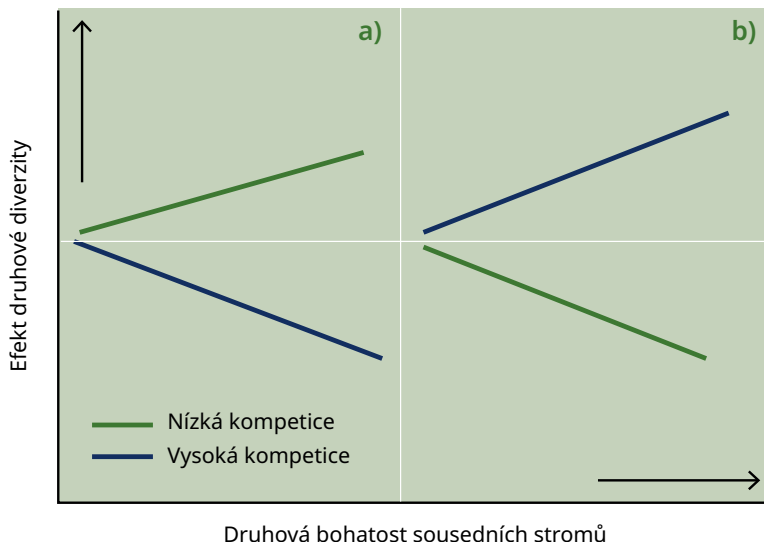
Kompetiční vztahy v lese do velké míry ovlivňují funkční vlastnosti druhů dřevin. **Fenotypové vlastnosti** se považují za fundamentální hybné síly lesního společenství a tím i druhové rozmanitosti. Například vlastnosti jako hustota dřeva a **specifická plocha asimilačních orgánů** (*specific leaf area – SLA*) vystihují vztahy (*trade-offs*) mezi náklady na tvorbu a dlouhověkostí nebo pevností dřeva a listových pletiv. To, jak se tyto vztahy projevují v kompetičních vztazích, je však stále málo přezkoumáno. Hypotézou přitom je, že intenzita kompetice klesá s narůstající odlišností fenotypových vlastností dřevin. Tyto vazby funkčních vlastností a kompetice o zdroje jsou však mnohem komplikovanější, neboť určité hodnoty konkrétní funkční vlastnosti mohou vést ke zvýhod-

nění jedince v kompetici bez ohledu na rozdílnost funkčních vlastností mezi dřevinami. Kunstler a kol. (2015) například zjistili, že maximální růst měl negativní vztah s hustotou dřeva stromů ve všech biomech Země a pozitivní se specifickou listovou plochou ve většině biomů (obr. 4.9.14). Nízká hustota dřeva se pojí s nízkou schopností druhu tolerovat kompetici, a tedy s nízkým potenciálem konkurence v boji o zdroje. S nízkou kompetiční schopností se zase pojí vysoká specifická listová plocha.

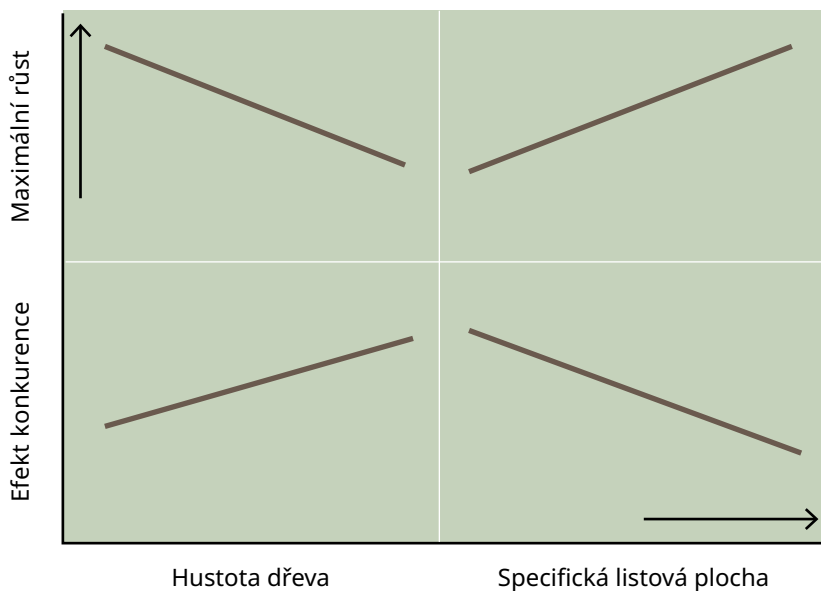
Box 6: STRATEGIE DŘEVIN

Druhy s **akviziční strategií** mají lepší konkurenční schopnost při čerpání zdrojů. Tyto druhy jsou charakteristické větší listovou plochou. Jsou to zejména pionýrské druhy náročné na světlo a obsah dusíku v půdě, jako například bříza (*Betula sp.*), vrba jíva (*Salix caprea*), topol osika (*Populus tremula*) a jiné. Jsou to dřeviny, které jako první obsazují plochy vzniklé po disturbancích, plochy degradované lidskou činností apod.

Druhy s **konzervativní strategií** jsou méně citlivé na kompetici než druhy se strategií rychlého získávání zdrojů (akviziční strategové). Zejména listnaté druhy jsou charakteristické vyšší hustotou dřeva. Jsou to klimaxové druhy (*late successional*) s vysokou hustotou dřeva.



Obr. 4.9.13 Schematicky znázorněný efekt druhové diverzity sousedních stromů s a) akviziční strategií a b) konzervativní strategií na růst zkoumaného stromu. (Upraveno podle: Fichtner et al., 2017.)



Obr. 4.9.14 Schematické znázornění proměnlivosti potenciálního růstu a kompetičního efektu podle hustoty dřeva a specifické listové plochy. (Upraveno podle: Kunstler et al., 2015.)

Stres ze sucha může vyvolat odumírání stromů v lese, avšak efekt sucha bude záviset na intenzitě stresu. Intenzita stresu úzce souvisí jak s vlastnostmi jednotlivých stromů a dřevin, tak se sociologickým postavením stromu v lese. Pokud jde o vliv sociologického postavení na stres ze sucha, studie se ve svých výsledcích různí. Některé studie zjistily pozitivní vliv clony dominantních stromů na reakce stromů z nižších pater na suchu. Tento pozitivní vliv vysvětlují tak, že clona dominantních stromů vytváří specifické mikroklima a zmírňuje tak extrémní počasí. Dominantní stromy jsou v přímém styku s makroklimatem, a proto jsou považovány za citlivější na extrémní počasí. Další studie naopak naznačují zvýšený dopad sucha na stromy z nižších vertikálních vrstev porostu. To lze vysvětlit vyšším kompetičním tlakem a tím i zvětšením stresu v případě nepříznivých klimatických podmínek. To, zda efekt dominantních stromů na stromy z nižších sociologických vrstev bude pozitivní nebo negativní bude záviset na několika faktorech, jako jsou druhové složení (stejnorodé nebo smíšené) a postavení jednotlivých dřevin ve vertikálním prostoru porostu, celková hustota lesa, hustota dominantních stromů, konkrétní podmínky stanoviště (půdní a klimatické) a jiné. Obecně však lze říci, že v případě mírného sucha bude relativní přírůstek stromů v nižších sociologických vrstvách lesa větší než u stromů dominantních. Dominantní stromy jsou více exponovány například vlivem vlny horka a rychleji reagují zavíráním průduchů a zpomalením transpiračního proudu než stromy zastíněné v nižších vrstvách lesa.

4.9.3 Vliv výchovných zásahů na rezilienci stromů a lesa

V době změny klimatu však výchovné zásahy mohou mít jak pozitivní, tak i negativní účinky na rezilienci zbývajících stromů a porostů vůči extrémním projevům počasí. Kompetice o vodu v půdě může zvýšit stres suchem způsobený nedostatkem dostupné vody, a zvýšit tak zranitelnost jak jedinců, tak celého lesního ekosystému. Delší trvání intenzivního sucha může významně ovlivnit fyziologické procesy ve stromech, které vedou k nenávratným změnám v hydraulickém systému xylému, ke ztrátě hydraulické konduktivity a k vyčerpání uskladněných sacharidů.

Box 7: VÝCHOVA LESNÍCH POROSTŮ

Hlavní úkoly **výchovy lesních porostů** zahrnují úpravu druhového složení dřevin, úpravu prostorového uspořádání stromů, zlepšení kvality porostu, zvýšení odolnosti porostu proti biotickým a abiotickým faktorům, zkrácení produkční doby, zlepšení kvality stromů a produkce cenných sortimentů dřeva a jiné činnosti. Výchovné zásahy se liší podle toho, které dřeviny tvoří porost a v jaké růstové fázi se porost nachází. Rozlišujeme tak výchovu **nárostů** a **kultury, mlazin** (plecí seč, prořezávka, čistka), **tyčkovin** a **tyčovín** (probírky), zlepšení přírůstových schopností stromů a porostů před začátkem **obnovy lesa** (uvolňovací probírky).

Některé výzkumy ukázaly, že stromy v hustších lesích jsou více negativně ovlivňovány suchem a mají nižší rezistenci a rezilienci než stromy v řídkém zápoji. Výzkum autorů Bottero et al. (2017) zjistil poměrně konzistentní negativní vztah mezi indexem rezistence a reziliencí a hustotou populace lesa napříč klimaticky odlišnými podmínkami v Severní Americe. To by tedy naznačovalo, že intenzivní výchovou mladých lesních porostů s cílem snížení hustoty a vnitrodruhové kompetice by se mohly zmírňovat dopady klimatických extrémů. Způsob výchovy se však liší podle různých výchozích podmínek, například druhu dřeviny či jejich směsi nebo bonity stanoviště, což může vést k rozdílným klimatickým reakcím stromů. Například výzkum realizovaný v dlouhodobých probírkových pokusech v bukových a smíšených lesích ve střední Evropě (Bošela et al., 2021) ukázal, že úroňové a nadúroňové (dominantní) stromy buku reagují na klimatické charakteristiky a extrémy počasí přibližně stejně bez ohledu na výchovu porostů probírkami (obr. 4.9.15). V tomto výzkumu byly dlouhodobě uplatňovány úroňové probírky s cílem uvolnění kompetice vybraných cílových (budoucích mýtních) stromů. Probírky zaměřené na pomoc vybraným stromům nepřímo vytvářejí diverzifikovanou vertikální strukturu (a tedy přírodě bližší), což může příznivě působit na rezilienci stromů (rozdíl oproti výchově porostů ve studii Bottero et al.,

2017). Tento výzkum také naznačil, že rezistence stromů vůči extrémům počasí více závisí na **bonitě stanoviště** než na uplatňovaném výchovném zásahu. Z uvedených poznatků vyplývá, že způsob výchovy (nejen otázka, zda vychovávat, nebo ne) hraje důležitou roli v adaptaci na změnu klimatu. Výsledky různých studií nás vedou k závěrům, že vhodně provedené pěstební zásahy mají spíše pozitivní (nebo žádný) vliv na dlouhodobé klimatické reakce i na překonávání extrémů počasí. Mohou za tím být dva mechanismy, a to: a) snižováním hustoty se snižuje kompetice o dostupnou vodu či živiny v půdě a/nebo b) vytvořením diverzifikovanější horizontální a vertikální struktury porostu pomocí zásahů se zmírňují dopady extrémního počasí. Navíc při jemných a citlivých pěstebních zásazích zejména do úrovně porostu se klimatická citlivost stromů významně nemění.

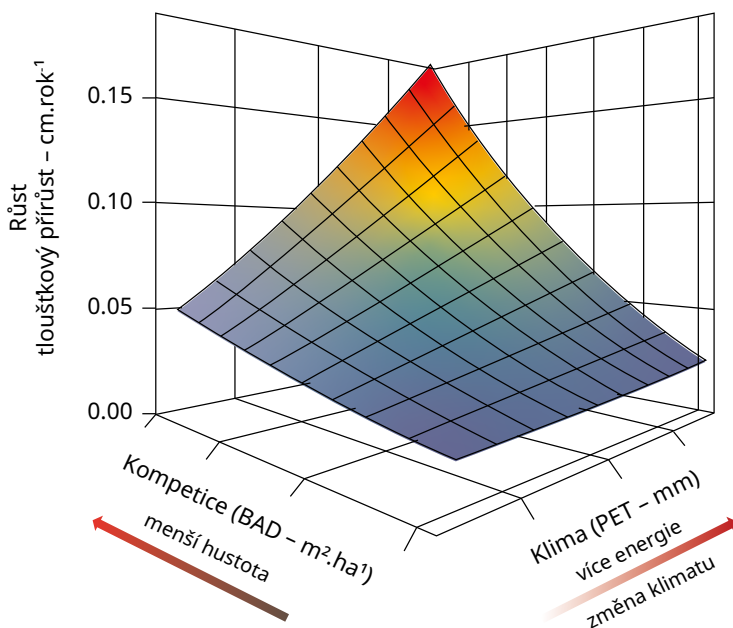


Obr. 4.9.15 Příklad uplatnění úrovně volné probírky zaměřené na podporu (snížení kompetice) vybraných cílových stromů v bukovém lese na Slovensku (vpravo) v porovnání s částí porostu ponechanou na samovývoj (vlevo). (Foto: I. Štefančík.)

Zajímavý poznatek přinesla také jedna studie zaměřená na smíšený les v národním parku Mount Rainier National Park, složený z dřevin *Abies amabilis* (jedle líbezná), *Tsuga heterophylla* (tsuga západoamerická), *Pseudotsuga menziesii* (douglaska tisolistá) a *Thuja plicata* (zerav obrovský). V této studii se ukázalo, že stromy rostoucí v porostu s menší hustotou reagují na oteplení (měřeno potenciální evapotranspirací) silnějším zvýšením přírůstu (přírůst stoupá rychleji se zvyšující se potenciální evapotranspirací, pokud je hustota stromů – zápoj – menší, a tedy i kompetice menší) než stromy v hustším zápoji (obr. 4.9.16). Autoři si to vysvětlují tak, že vyšší konkurence v hustém zápoji stromům neumožňuje využít dostupných zdrojů nebo snižuje schopnost je využít a zvýšit přírůstek v době lepších klimatických podmínek. Tato studie však, na rozdíl od výše zmíněných, byla zaměřena na pozitivní účinek zvýšení množství dostupné vody v půdě a nerozebírá vliv klimatických extrémů na růst dřevin.

Lze tedy do určité míry zobecnit, že když jsou klimatické podmínky příznivé (vyšší teploty a zároveň dostatečné srážky rovnoměrně rozložené během vegetační sezóny), porost s nižší hustotou dokáže těchto podmínek lépe využít k růstu než v případě poros-

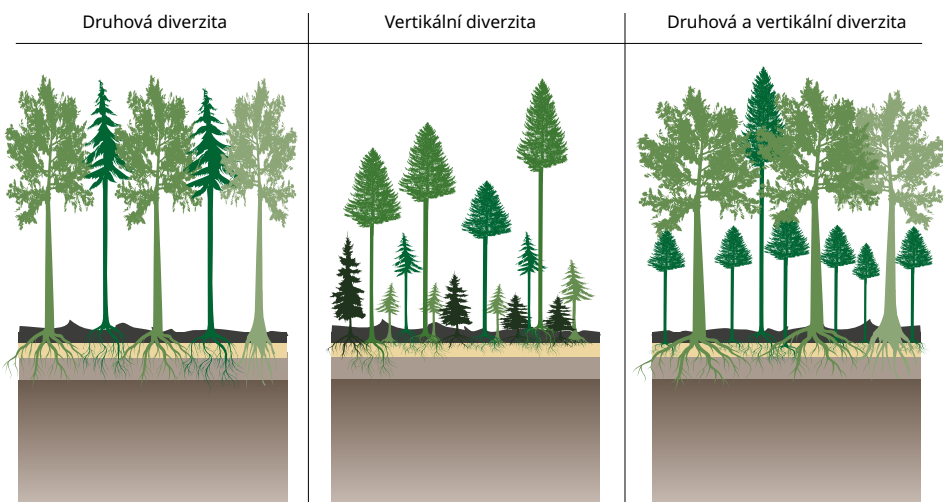
tu s vyšší hustotou, kde je zároveň i vyšší kompetice. V případě špatného počasí (sucha a vln veder) vede vysoká hustota stromů v lese k intenzivnějšímu boji stromů o dostupnou vodu v půdě. Tehdy má vyšší hustota lesa spíše negativní dopady na růst stromů.



Obr. 4.9.16 Efekt kompetice mezi stromy a potenciální evapotranspirace (PET) na tloušťkový přírůst stromů v lesích Mount Rainier National Park tvořených dřevinami *Abies amabilis*, *Tsuga heterophylla*, *Pseudotsuga menziesii* a *Thuja plicata*. BAD = Bazální plocha kmenů dominantních stromů vs. plocha stanoviště - m².ha⁻¹. (Upraveno podle: Ford et al., 2017.)

Box 8: BONITA STANOVIŠTĚ

Bonita stanoviště je v lesnictví chápána jako schopnost stanoviště (půdy) vyprodukovat určité množství dřeva (biomasy) za produkční období porostu (obmýtní dobu). Jelikož zjištění celkové produkce biomasy za celé období života porostu není možné (pouze v případě detailních měření stromového inventáře na ploše porostu od jeho obnovy, resp. založení), používá se v lesnictví jako dobrý indikátor horní výška určitého počtu nejvyšších stromů konkrétního druhu dřeviny v porostu ve standardním věku (nejčastěji 100 let). Pro zjištění horní výšky dřeviny v porostu ve standardním věku se často používají modely růstu lesa.



Obr. 4.9.17 Schematické znázornění druhové a vertikální diverzity lesa a jejich kombinace. (Upraveno podle: orig. autor.)

4.9.4 Růst a produkce stejnorodých a smíšených lesů střední Evropy

Smíšení dvou a více dřevin často vede ke zvýšené produktivitě oproti stejnorodým lesům (overyielding) ([box 9](#)).

Box 9: OVERYIELDING

Overyielding se zjišťuje porovnáním produkce smíšeného lesa a sumou produkce jednotlivých druhů ve stejnorodých porostech vážené zastoupením dřeviny ve smíšeném lese. Pokud k porovnání použijeme například přírůstek na kruhové ploše porostu (BAI), pak *overyielding* vypočítáme následovně:

$$OY = \frac{BAI_{smíšený}}{(BAI_{dř1} \times zast_{dř1} + BAI_{dř2} \times zast_{dř2})}$$

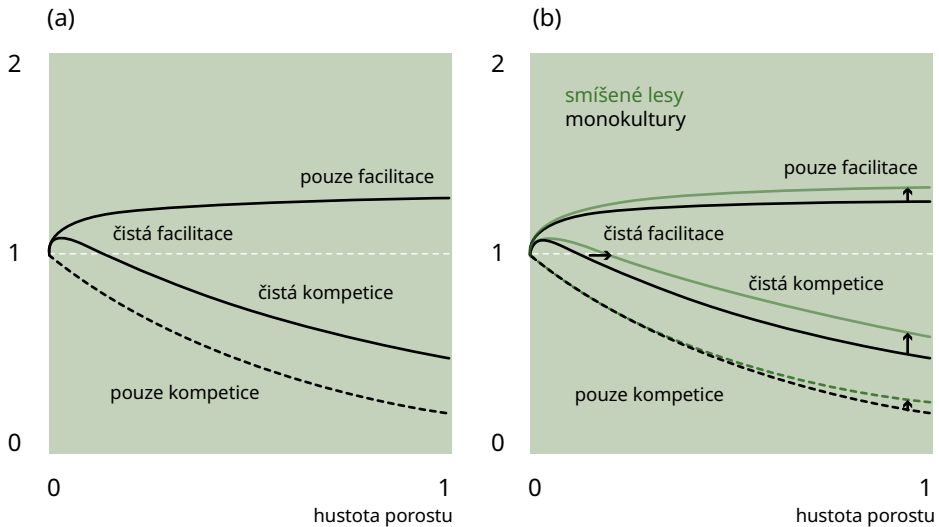
Kde $BAI_{dř}$ je kruhová plocha dřeviny ve stejnorodém porostu, $zast$ je relativní zastoupení dřeviny ve smíšeném porostu.

Nejnovější poznatky ukazují, že smíšené lesy v porovnání se stejnorodými lesy tvořenými týmiž dřevinami mohou dosáhnout vyšší produktivity. Například smíšení dřevin buk lesní – borovice lesní, dub zimní – borovice lesní a smrk obyčejný – borovice lesní může dosáhnout vyšší produkce v průměru o 6 % (nejvíce 10 % při smíšení buku a borovice a nejméně při smíšení smrku a borovice). Zatímco buk v uvedených smíšeních výrazně prosperuje, borovice svou produktivitu nezvyšuje, což znamená, že na celkové zvýšené produkci se podílí zejména buk. Zvýšení produktivity do velké míry souvisí s dřevinami, které směs tvoří. Dřeviny s kontrastnějšími nároky na zdroje si konkurují méně, a mohou proto dosáhnout vyšší produkce než směs jiných dřevin. Celkové zvýšení produktivity oproti stejnorodému lesu do určité míry závisí i na konkrétním zastoupení jednotlivých dřevin (tedy nejen na konkrétních druzích, ale i na jejich poměru). Například buk je kompetičně silná dřevina na mezotrofních a srážkově dobře zásobených stanovištích a jeho kompetiční dosah v horizontálním prostoru porostu je větší než je dosah jedle a smrku. Radiální přírůstek buku je však ve srovnání s jedlí a smrkem při stejné tloušťce menší. Radiální přírůstek těchto dřevin kulminuje při tloušťce DBH mezi 40 cm (buk) a 70 cm (jedle). Stromy navíc při vyšší úrovni kompetice nebo vyšší zátěži vlivem negativních environmentálních podmínek pravděpodobně šetří energií, kterou pak později investují do růstu v případě, že tlak povolí (výchovou či přirozenou mortalitou) (Bošela et al., 2014).

Klimatické podmínky a jejich změny ovlivňují růst jednotlivých stromů a dřevin a tím i dynamiku struktury smíšených lesů. Například struktura smíšených lesů tvořených bukem, jedlí a smrkem (poměrně častá směs ve střední Evropě a velmi častá v Karpatských lesích) se mění působením klimatické změny, a to prostřednictvím různého vlivu oteplování a výskytu sucha na jednotlivé druhy. Přitom efekt klimatické změny se bude lišit podle stanoviště a klimatických podmínek, v nichž tyto směsi rostou (půdní typ, expozice, nadmožská výška). Vyšší teploty jsou příznivější pro růst jedle a méně pro buk, avšak pro smrk mají negativní dopady. U varianty s chladnějším klimatem podíl jedle klesá a zastoupení smrku se zvyšuje, zatímco u teplejšího klimatu je tomu naopak. Celkově mělo teplejší klima na růst takového smíšeného lesa zatím pozitivní efekt, a to proto, že pozitivní reakce jedle převýšila negativní změny v růstu buku a smrku. To je příklad vlivu funkční komplementarity na stabilizaci produkce u bohatších směsí, který je probíráán i v kapitole o stabilitě lesních ekosystémů ([kap. 6.1](#)). Změna klimatu tak působí změnu struktury lesa, a tím mění i vztahy mezi jedinci v něm.

Výzkum ve smrkových, bukových a jedlových stejnorodých a smíšených lesích ve střední Evropě ukázal, že předpoklad maximálního růstu stromu bez vlivu kompetice sousedních stromů (solitérní podmínky) a následné redukce růstu vlivem zvýšené hustoty porostu je příliš zjednodušený. Růst stromu může ve skutečnosti být i lepší než v solitérních podmínkách v případě mezidruhové facilitace při střední hustotě porostu ([obr. 4.9.18](#)). Stromy mohou dosahovat jak lepšího tak i horšího přírůstku podle toho, zda jde o facilitaci nebo kompetici. Přitom tyto dva procesy fungují společně a je obtížné je od sebe odlišit. Výsledný přírůstek stromu je tak výsledkem interakce mezi těmito dvěma procesy. Za určitých podmínek (např. klimatických) může přítomnost jiných druhů zlepšit facilitaci a zároveň snížit kompetici

mezi stromy v lese. Například stromy ve stejnorodé bučině budou mít menší tloušťkový přírůstek než solitérní stromy buku. Naopak stromy smrku přimíšené v bukovém lese mohou mít dokonce lepší přírůstek než solitérní stromy smrku právě díky facilitaci (např. hydraulické redistribuci dostupné vody v půdě kořeny buku do vyšších vrstev půdního profilu) (obr. 4.9.18b).

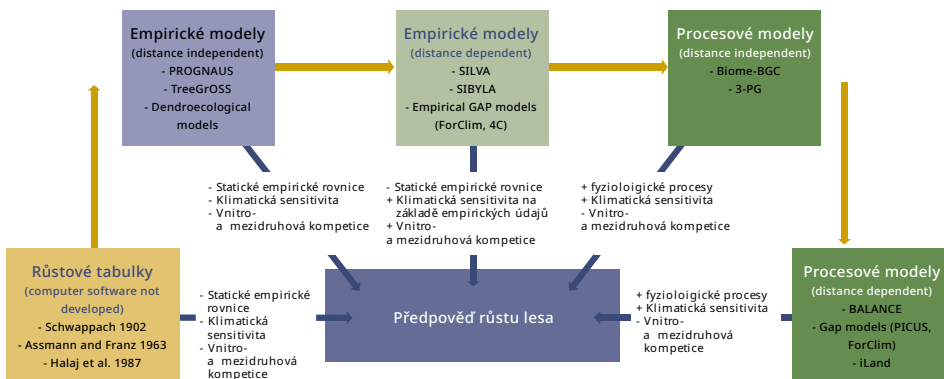


Obr. 4.9.18 Schematické znázornění modifikace potenciálního růstu stromů vlivem facilitace a kompetice v monokulturách (a) a dodatečný efekt ve smíšených lesích (b). (Upraveno podle: Pretzsch, 2019, 2022.)

4.9.5 Uplatnění poznatků o kompetičních vztazích v modelování lesa

Modely růstu lesa se používají k předpovídání vývoje stromů, porostů a lesních ekosystémů v blízké nebo vzdálené budoucnosti podle různých scénářů. Věda o modelování lesa se vyvinula od jednoduchých empirických modelů výnosů, tzv. **růstových tabulek** (RT, angl. *yield models* nebo *yield tables*), založených buď na jednorázových inventarizacích, nebo na opakovaných empirických měřeních a regresních rovnicích, ke složitějším **empirickým modelům** (EM) až po **mechanistické (procesní) modely** (PM), které popisují fyziologické mechanismy a procesy k předpovídání růstu lesa. Složitější empirické simulátory růstu (ES) a hybridní (semiempirické) modely (SES), které kombinují empirické regresní rovnice s fyziologickými procesy, jsou pro simulaci budoucího vývoje lesa vhodnější než jednoduché RT a EM, neboť často přímo zahrnují citlivost růstu lesa na klima. Rozsah dostupných mode-

lů růstu lesa zahrnuje modely celé krajiny nebo biomu, modely porostů, modely dynamiky rozdělení tloušťkových četností a modely jednotlivých stromů (Burkhardt a Tomé, 2012). Růstové modely lze klasifikovat také podle jejich schopnosti zohlednit vnitrodruhovou a mezidruhovou kompetici (facilitaci) a podle citlivosti simulovaného růstu stromů/porostů na proměnlivost klimatu (obr. 4.9.19). Předpokládá se, že ekofyziologické modely na úrovni stromu (jednotlivý strom nebo mezera/plocha) jsou nejvhodnější pro simulace vývoje lesa, protože kombinují kauzální účinky změny klimatu a kompetice o zdroje, jako jsou voda, živiny a světlo.



Obr. 4.9.19 Rozdělení modelů růstu lesa podle komplexnosti. (Upraveno podle: Bošela et al., 2022.)

Růstové tabulky (*yield tables*) vycházejí z modelů růstu lesa, které spoléhají zejména na klasický předpoklad neměnnosti podmínek konkrétního stanoviště, a proto nejsou schopny předpovídat růst lesa v měnících se podmínkách prostředí. Predikují charakteristiky porostu, jako je střední/horní výška a střední tloušťka porostu, zásoba porostu (*growing stock*), hustota porostu atd., a nezohledňují mezidruhovou a mezidruhovou kompetici.

U **empirických růstových modelů** (simulátorů růstu) se v porovnání s růstovými tabulkami rozsah podmínek pro aplikaci značně rozšířil. Jejich aplikace se již neomezují jen na stejnorodé a stejnověké lesy. Jsou schopny modelovat růst lesních porostů různých druhů, stáří, horizontálních, vertikálních a prostorových struktur. Jejich schopnost zohlednit tyto charakteristiky lesa závisí na prostorových detailech modelování (populaci, třídě/kohortě nebo jednotlivci) a na tom, jak model zohledňuje prostorové změny v podmínkách prostředí v důsledku konkurence mezi stromy o zdroje. Na základě kompetice o zdroje rozeznáváme modely nezávislé na vzdálenosti (*distance independent*) a modely závislé na vzdálenosti (*distance dependent*). Problémem těchto modelů je, že vztahy, které uvažují, jsou založeny na empirických údajích a regresních rovnicích, které do značné míry závisejí na kvalitě údajů použitých pro modelování. Tyto vztahy se navíc mohou vlivem klimatické změny v době měnit, k čemuž tyto modely nepřihlížejí.

Ve srovnání s předchozími modely simulují **procesní modely** fyziologické procesy v celé rostlině (fotosyntézu, dýchání, alokaci, mortalitu, transpiraci, translokaci a příjem živin) a jejich interakce s procesy v atmosféře a půdě. Modely spojují uhlíkové toky rostlin s environmentálními faktory, klimatickými proměnnými a/nebo biogeochemickými procesy. To umožňuje PM simulovat reakce lesů na měnící se podmínky prostředí (např. budoucí klimatické změny).

Citlivost modelů na vnitrodruhovou a mezidruhovou kompetici mohou zohledňovat pouze stromové modely a nejlépe ty, které jsou závislé na vzdálenosti stromů od sebe v porostu. Procesní modely přitom mají potenciál překonat nedostatky empirických simulátorů modelováním interakcí druhů mechanistickým způsobem. PM se liší tím, které procesy se považují za ovlivněné efektem míšení druhů, tzn. záření, voda, fenologie, živiny a struktura. Jen několik PM však bere v úvahu interakce druhů ve většině těchto procesů s cílem realističtěji simulovat růst smíšených lesů. V tomto případě je také náročné lépe pochopit, jak druhové složení porostu ovlivňuje alokaci uhlíku v rámci stromu a mezi stromy patřícími k různým druhům a sociálním pozicím, přičemž pochopení tohoto vlivu by dramaticky zlepšilo predikční schopnost PM.

4.10 ZDROJE VNITRODRUHOVÉ VARIABILITY A JEJICH VÝZNAM U LESNÍCH ORGANISMŮ

Radek Michalko

Vnitrodruhová variabilita znamená, že existují rozdíly mezi jedinci stejného druhu. Jedinci v rámci jedné populace či mezi populacemi se od sebe mohou lišit například velikostí těla, zbarvením, tolerancí k podmínkám prostředí, potravními preferencemi či chováním. Vnitrodruhovou variabilitu lze rozdělit na **genotypovou** a **fenotypovou**. Genotypová variabilita je podmíněna čistě geneticky, zatímco fenotypová je veškerá pozorovatelná variabilita, která je podmíněna jak geneticky, tak i negeneticky. Negenetická variabilita jedinců může být způsobena například **epigenetickou dědičností** nebo **fenotypovou plasticitou**, přičemž epigenetická dědičnost do jisté míry určuje fenotypovou plasticitu. Udržování vnitrodruhové variability je velice důležité nejen z hlediska zachování populace či druhu, ale i z hlediska fungování celých ekosystémů, a vnitrodruhovou variabilitu lze tedy chápat jako další složku biodiverzity. V této kapitole bude poskytnut pouze základní výčet mechanismů, které generují a udržují vnitrodruhovou variabilitu (kap. [4.10.1–4.10.3](#)), příklady složek vnitrodruhové variability a to, jak tyto jednotlivé složky mohou ovlivňovat ekologickou dynamiku (kap. [4.10.4](#)). Z textu by měl být pochopitelný význam vnitrodruhové variability a nutnost ji chránit a mělo by z něj vyplývat uvědomění, že vnitrodruhová variabilita může ovlivnit výsledek ochrannářských programů a managementových zásahů.

4.10.1 Mechanismy ovlivňující genotypovou variabilitu

Existují různé mechanismy, které mohou genetickou variabilitu populace buď zvyšovat či udržovat (mutace, rekombinace, apogamie a disruptivní selekce), snižovat (genetický drift, efekt hrdla lahve, příbuzenské páření), nebo obojí v závislosti na časoprostorové škále, kterou bereme v potaz (tok genů, stabilizující a směřovaná selekce).

Mutace jsou základní zdroj genotypové variability

Mutace jsou změny v genetickém kódu a jsou zásadním hybatelem evoluce a primárním zdrojem genetické variability. Přestože je naprostá většina mutací, která se projeví ve fenotypu jedince, škodlivá či neutrální, ve vzácných případech mohou být mutace pro organismus výhodné a nově vzniklá alela (tj. varianta genu) může mít pro své následné nositele adaptivní význam. Klasickým příkladem adaptivní mutace je vznik rezistence vůči insekticidům u hmyzích škůdců. Existují různé

formy mutací, pro jejichž popis zde není prostor. Problematika mutací z pohledu vnitrodruhové variability a významu pro evoluci je zevrubněji probírána v jakémkoliv učebnici evoluční biologie.

Pohlavní rozmnožování udržuje individuální variabilitu rekombinací genetického materiálu

Pohlavní rozmnožování udržuje vnitrodruhovou variabilitu díky rekombinaci genetické informace. Rekombinaci genetického materiálu zajišťují tři mechanismy: (1) náhodná segregace homologických chromozomů, (2) *crossing-over* a (3) rekombinace chromozomů při oplození. Při meiotickém dělení dochází k náhodnému rozdělení homologních chromozomů, a v každé gametě je tak náhodná směs původních otcovských a mateřských chromozomů. Pravděpodobnost, že dvě gamety budou nést stejné složení chromozomů, pak klesá s počtem homologních chromozomů. Při párování homologních chromozomů se jejich odpovídající si části nesoucí určité geny často překříží a vymění. Výsledkem tohoto *crossing-overu* jsou dva rekombinované chromozomy, kdy každý z nich nese směs genetické informace původních rodičovských jedinců. K poslední rekombinaci genetické informace při pohlavním rozmnožování dochází při splynutí gamet, kdy se ve vzniklé zygote náhodně nakombinují rodičovské chromozomy.

Díky rekombinaci při pohlavním rozmnožování vzniká unikátní kombinace alel různých genů v dceřiném organismu. Jednotlivé geny a jejich alely mohou mít jak aditivní, tak i neaditivní účinky na fenotyp dceřiného jedince, který je tak ve výsledku odlišný od obou rodičovských a sesterských jedinců. Aditivní účinky na expresi genů se projevují přibližně tak, jak by se dalo předpokládat na základě Mendelových zákonů genetiky. Naopak neaditivní exprese genů do fenotypu vzniká interakcí genů na různých úrovních. Některé geny ovlivňují expresi jiných genů (tj. **epistáze**) a mohou účinek některých genů například inhibovat či naopak posilovat v závislosti na alele. Alela A například může v přítomnosti alely B zvyšovat hladinu určitého hormonu, ale v přítomnosti alely b hladinu hormonu naopak snižuje. Celá řada fenotypových vlastností organismu naopak může být důsledek působení jednoho genu (tj. **pleiotropie**). Například určitý gen může podmiňovat hladinu hormonu, který ovlivňuje pohyblivost larev octomilek při hledání potravy a zároveň jejich schopnost učit se olfaktoricky rozeznat potravu.

Partenogeneze do určité míry zajišťuje vnitrodruhovou variabilitu díky částečné rekombinaci

Partenogeneze je jev, kdy dochází k vývoji jedince z neoplozeného vajíčka. Díky tomu, že k vývoji dochází z pohlavní buňky, která vznikla meiózou a při níž došlo k rekombinaci chromozomů a *crossing-overu*, je dceřiný jedinec geneticky odlišný od mateřského. Nicméně potomci partenogenetického jedince vznikající opět partenogeneticky jsou již geneticky identičtí s mateřským jedincem, jelikož mateřský jedinec je haploidní a jeho gamety vznikají mitoticky. Partenogeneze je známa u celé řady skupin hmyzu (např. mšic, pakudlanek, včel), ale i některých obratlovců (některých hadů a ještěřů).

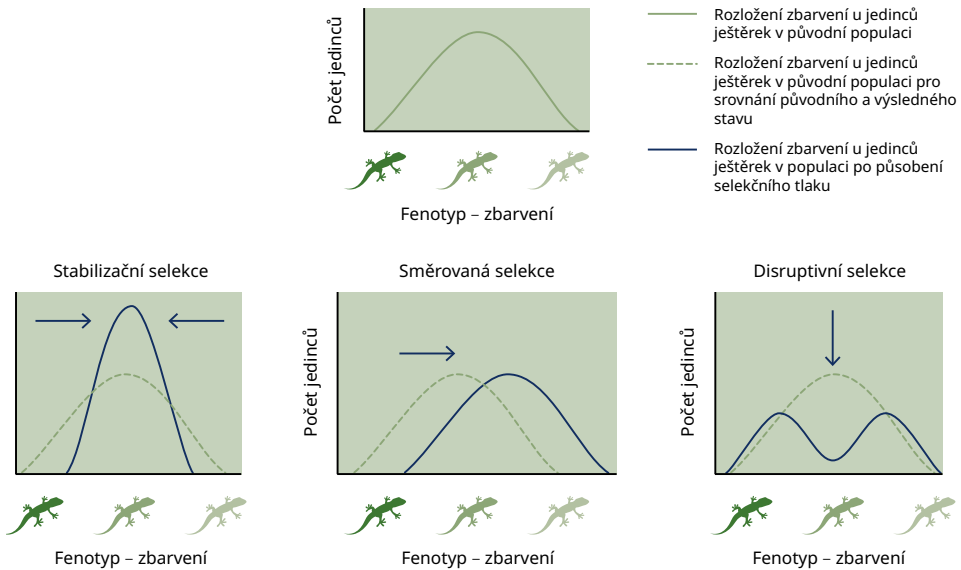
Různé typy selekce mají různý vliv na genetickou variabilitu v závislosti na časoprostorovém kontextu

Selekce nebo také přírodní výběr znamená, že jedinci v populaci mají odlišnou biologickou zdatnost (*fitness*) v závislosti na tom, jak jsou alely, které nesou, výhodné pro dané prostředí. Následně dochází k nenáhodnému a nerovnoměrnému předávání alel do genofondu dalších populací a ke zvyšování frekvence alel, jež zvyšují *fitness* v daném prostředí, a naopak dochází k eliminaci škodlivých alel. Různé typy selekce lze klasifikovat podle směru působení (**stabilizační, směrovaná, disruptivní**), podle toho, zda je **frekvenčně závislá** či **nezávislá**, podle toho, jak dochází k eliminaci jedinců (**tvrdá a měkká selekce**), a podle toho, jestli působí pouze na znaky zajišťující reprodukci (**pohlavní výběr**) nebo na ostatní komponenty *fitness* jako přežívání (**přírozený výběr**).

Z hlediska směru působení může selekce zvýhodňovat průměrnou hodnotu znaku a naopak eliminovat extrémní hodnoty znaku. Takovéto selekci říkáme **stabilizační** (obr. 4.10.1). Stabilní prostředí obvykle vyžaduje určitou optimální hodnotu znaku a výsledkem stabilizační selekce pak je, že většina jedinců v populaci má optimální hodnotu znaku pro dané prostředí a s jen malou variabilitou okolo. Stabilizační selekce často následuje po silné směrované či disruptivní selekci. Přírodní výběr může upřednostňovat extrémní hodnoty znaku na jednom konci kontinua. Pak hovoříme o tzv. **směrované selekci**. Klasický příklad umělé, člověkem vytvořené směrované selekce je trofejní lov. Je dobře zdokumentováno, že odlov jedinců losů a jelenovitých s velkým parožím vedl ke zmenšení paroží v jejich populaci. Selekcce může upřednostňovat obě extrémní hodnoty znaku a eliminovat průměr, pak se jedná o **disruptivní selekci**. Disruptivní selekce se často uplatňuje při ekologické speciaci, kdy se část populace začne orientovat na jiné zdroje (např. kořist, hostitele) a následně dochází k vytvoření reprodukční bariéry. Například u specializovaného druhu myrmekofágního pavouka mravčíka iberského (*Zodarion styliferum*), vyskytujícího se na Pyrenejském poloostrově, se vytvořily dva biotypy, které se vyskytují mozaikovitě sympatricky. Jeden biotyp se vyskytuje převážně v habitatech s křovinatou vegetací a specializuje na mravence rodu *Camponotus*. Druhý biotyp se vyskytuje v otevřených habitatech s travnatou vegetací a specializuje se na lov mravence rodu *Messor*. Zároveň u těchto dvou biotypů došlo k částečné prekopulační a postkopulační reprodukční bariéře. Jedinci se totiž ochotněji páří s jedinci stejného biotypu a zároveň samice produkují více potomstva, pokud se páří se samci ze stejného biotypu.

Intenzita selekce může záviset na frekvenci alel v genofondu a takové říkáme **frekvenčně závislá selekce**. Frekvenčně závislá selekce pak může být negativně nebo pozitivně frekvenčně závislá. Negativně frekvenčně závislá selekce vzniká, když je upřednostňován vzácný fenotyp, který postupně zvyšuje svou frekvenci do té doby, než se stane dominantním a selekce následně začne působit proti němu. Z toho vyplývá, že se jedná o dynamický systém, kdy se v průběhu času střídají frekvence jednotlivých alel. Příkladem negativní selekce je, když se predátor specializuje na hojnější fenotyp kořisti (např. na formu ochranného zbarvení) a jedinci se vzácným fenotypem jsou tak relativně v bezpečí a mají nižší úroveň mortality a vyšší míru reprodukce. Naopak pokud je selekcí upřednostňována běžná alela, pak se jedná o pozitivně frekvenčně závislou selekci, kdy dochází k pozitivní zpětné vazbě

a frekvence běžné alely v genofondu postupně stoupá, zatímco frekvence vzácné alely klesá, a tím dochází k jakémusi okrajování vnitrodruhové variability. Pozitivně frekvenční selekce může nastat, pokud samice upřednostňují nenápadně zbarvené samce v prostředí s velkým počtem predátorů, jelikož výrazně zbarvení samci trpí zvýšenou mortalitou, protože jsou pro predátora nápadní. Pozitivní frekvenčně závislá selekce pak snižuje vnitrodruhovou variabilitu.



Obr. 4.10.1. Různé typy selekce z hlediska směru působení selekčního tlaku (modré šipky) na frekvenci zbarvení ještěrek v hypotetické populaci. (Upraveno podle: orig. autor.)

Dále lze selekci rozdělit podle toho, jak eliminuje jedince z populace. Tzv. **tvrdá selekce** vždy eliminuje jedince, kteří nedosahují určitých hodnot daného znaku, například všechny dospělé jedince menší než 30 centimetrů. Díky tomu, že selekce přestane působit, jakmile jsou z populace eliminováni jedinci, kteří nedosahují daných hodnot znaku, se populace může vymanit ze selekčního tlaku. Tvrdá selekce se tak projevuje převážně v měnících se podmínkách prostředí. Naopak při **měkké selekci** je z populace eliminováno vždy určité procento jedinců, např. 10 % nejmenších jedinců. Díky tomu, že je z populace eliminováno vždy určité procento jedinců, nedokáže se z měkké selekce vymanit. Měkká selekce je tak velmi silnou evoluční silou a probíhá v podmínkách kompetice o zdroje.

Na jedince v populaci působí různé selekční tlaky, které mají často protichůdné účinky. Tak vznikají určitá *trade-offs* (čili „něco za něco“), která jsou základním vysvětlením pro trvalou koexistenci odlišných genotypů a potažmo fenotypů v populaci (viz také [kap. 4.5](#)). Zvířata například musejí řešit, jak sehnat potravu, ale zároveň nebyť chycena predátorem. Odvážnější jedinci v populaci se věnují spíše krmení

a neztrácejí čas kontrolou, zda se někde v okolí neskrývá predátor. Naopak plaší jedinci zkracují celkovou dobu krmení proto, že se kontrole okolí věnují. Odvážnější jedinci tak mají selektivní výhodu v prostředí nebo v době s malým počtem nepřátel, jelikož získají více potravních zdrojů, a tím vyprodukují více potomků nebo kvalitnější potomky. Naopak v prostředí či v době plné nepřátel budou tyto jedinci trpět zvýšenou mortalitou, a nedokážou tak předat své geny do další generace. Časoprostorová heterogenita prostředí a protichůdné selekční tlaky tak mohou umožnit koexistenci těchto dvou behaviorálních typů v populaci a zvyšovat vnitrodruhovou variabilitu.

Genový tok

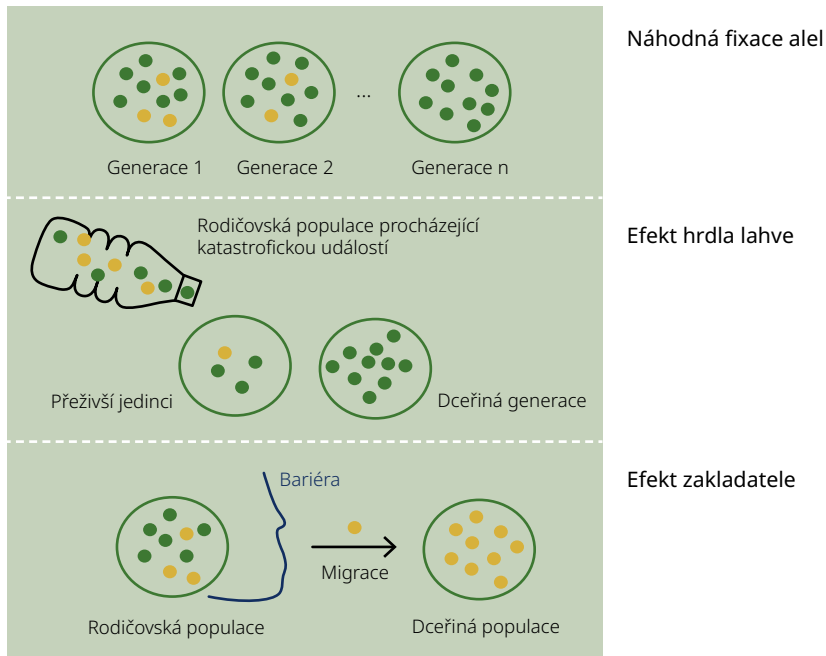
Genový tok znamená, že dochází k výměně genů mezi populacemi díky pohybu jedinců mezi populacemi. Genový tok zvyšuje lokální genetickou variabilitu, často však smazává rozdíly mezi populacemi a snižuje globální genetickou variabilitu. Nicméně závisí na intenzitě výměny genů mezi populacemi a na tom, jestli jsou alely, které imigrující jedinci přinášejí, pro danou populaci škodlivé, neutrální, nebo výhodné. Silný genový tok může přinášet alely, které jsou sice ve zdrojové oblasti neutrální nebo adaptivní, ale mohou být škodlivé pro lokální příjmovou populaci. Silný genový tok může rovněž zředit lokální genofond, a bránit tak vytvoření lokálních adaptací. Adaptivní alely, které vznikly v dané populaci mutací, jsou totiž zpočátku vzácné, a tedy náchylné k vymizení vlivem náhodných jevů. Na druhou stranu genový tok, který je „tak akorát“, může přinášet genetickou variabilitu do lokální populace, a tedy nutný základ genetické variability, na kterém může selekce stavět. Může tak dojít k vytvoření lokálních adaptací. Naopak velmi slabý nebo neexistující genový tok ze zdrojových populací (například vlivem vytvoření migračních bariér – v současnosti je významným faktorem fragmentace krajiny dopravní sítě a plochami intenzivního zemědělství), může v malé lokální populaci vést ke snížení genetické variability vlivem náhodných jevů, inbreedingu a následné fixaci nevýhodných alel a v konečném důsledku k extinkci lokální populace.

Genetický drift

Genetický drift je jev, kdy dochází k náhodné změně frekvencí alel v genofondu populace. Pravděpodobnost, že se alela dostane do další generace, v podstatě závisí na její současné frekvenci v populaci. Genetický drift tak vede ke zmenšování genetické variability a k postupné fixaci určité alely (tj. její frekvence v populaci je 100%; [obr. 4.10.2](#)). Genetický drift může mít velký vliv v malých izolovaných populacích (méně než 1 000 jedinců), nicméně stačí, aby se jednou za generaci rozmnožil jedinec z jiné populace, a efekt genetického driftu na snižování genetické variability se značně zpomalí. Genetický drift tak má tendenci odstraňovat vzácné alely.

Za náhodnou změnu ve frekvenci alel se považuje i efekt hrdla lahve a efekt zakladatele. **Efekt hrdla lahve** znamená, že populace prošla drastickým zmenšením z důvodu působení biotických či abiotických činitelů. Biotickými činiteli mohou být patogeny, predátoři, či lov člověkem. Mezi abiotické činitele mohou patřit různé přírodní katastrofy. Výsledkem zmenšení populace je i značná ztráta genetické diversity ([obr. 4.10.2](#)). **Efekt zakladatele** naopak znamená, že nová populace je založená

několika málo, často příbuznými, jedinci, a genetická diverzita je tudíž od začátku malá. Výsledná populace se tak může lišit od mateřské čistě náhodou ([obr. 4.10.2](#)). Efekt zakladatele se uplatňuje převážně v nově vzniklých územích (např. na ostrovech) nebo v rámci invazních druhů, jež jsou zavlečeny na nová území člověkem.



Obr. 4.10.2 Tři mechanismy genetického driftu. Rozdílná barva puntíků značí odlišný genotyp. (Zdroj: orig. autor.)

4.10.2 Epigenetická dědičnost

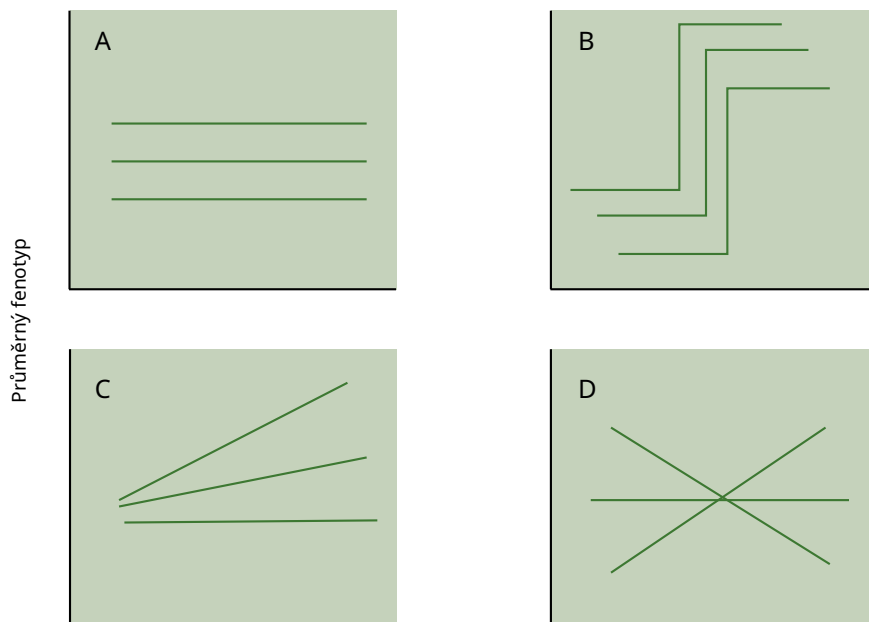
Epigenetické mechanismy jsou molekulární procesy, které ovlivňují expresi genů, aniž však mění sekvenci DNA. Jedná se například o metylaci DNA, modifikaci histonů a informační RNA. Epigenetické mechanismy často interagují s vnějšími podmínkami prostředí v různých fázích životního cyklu živočichů a mnohdy jsou odpovědné za fenotypovou plasticitu, o které bude řeč později ([kap. 4.10.3](#)). Epigenetická dědičnost může v zásadě probíhat dvěma způsoby: buď přímo po zárodečné linii, nebo nepřímo. Dědičnost po zárodečné linii je umožněna díky tomu, že kontinuita DNA je vázána na kontinuitu buněk, a tedy informace obsažená v buňce mimo DNA může být při dělení předána do další generace buněk. Například některé geny jsou označeny metylací již v pohlavních buňkách rodičů a následně se v zygotě exprimují podle toho, jak jsou označeny. Toto označení se u rodičů liší a některé geny

jsou exprimovány výhradně z chromozomů pocházejících od otcovského a jiné od mateřského organismu. Epigenetické vlastnosti, které vyvolal určitý vnější stimul, mohou být děděny i po několik generací, kdy daný stimul již nepůsobí. Nepřímá epigenetická dědičnost vzniká při interakci potomka a rodiče nebo potomků, ale neděje se přes pohlavní buňky. Například rodič svým chováním při péči o potomstvo nebo přenosem látek ze svého těla do těla potomků (např. přes placentu u savců) může simulovat prostředí, v němž se sám nachází (např. stresové prostředí). Tím indukuje metylaci určitých úseků DNA potomků, která vyvolá chování podobné jako u rodiče. Součástí epigenetické dědičnosti v širším slova smyslu je i předávání zkušeností a určitých vzorců chování potomkům rodiči či sociálním prostředím. Příkladem pak může být ptačí zpěv, kdy vznikají různé dialekty mezi populacemi, nebo technika lovu u dravců. Díky dědičnosti tak epigenetické znaky mohou podléhat evoluci.

4.10.3 Fenotypová plasticita

Fenotypová plasticita je schopnost genotypu produkovat více fenotypů (morfologii, fyziologii, chování) jako odpověď na vnější podmínky. Adaptivní fenotypová plasticita pomáhá jedinci se přizpůsobit měnícím se podmínkám v průběhu jeho života (např. změně teplot, odlišnému složení potravní nabídky). Míra, jakou je fenotyp ovlivněn podmínkami prostředí, se nazývá **norma reakce** (obr. 4.10.3). Je to v podstatě kontinuum změn znaků od relativně **geneticky kanalizovaných** (tj. poměrně stálých a neměnných vlivem environmentálních podmínek) až po silně proměnlivé, přičemž znak může vykazovat kontinuální nebo diskrétní hodnoty. **Polyfenismus** znamená, že se znaky mění na diskrétní škále, protože určitý genotyp produkuje stejný fenotyp podél gradientu prostředí až do určité hraniční hodnoty, jejíž překročení vyvolá změnu ve fenotypu. Příkladem polyfenismu může být změna letní a zimní srsti u hranostaje, okřídlená a neokřídlená forma partenogeneticky množících se mšic vlivem fotoperiody a teploty či kasty eusociálního hmyzu. Příkladem kontinuální změny fenotypu je nárůst míry konzumace kořisti ektotermními predátory se zvyšující se teplotou, jelikož se zvyšuje úroveň jejich metabolismu.

Fenotypová plasticita znaku je řízena geneticky a je dědičná. Jednotlivé genotypy se tak mohou lišit ve své odpovědi vůči změně environmentálních podmínek, a to jak v intenzitě, tak směru odpovědi (obr. 4.10.3). Například výše uvedená míra konzumace kořisti se může zvyšovat rychleji u větších jedinců než u menších jedinců, jelikož větší tělo potřebuje přijmout více energie. Změna relativního pořadí fenotypů od jednotlivých genotypů nebo jejich fitness (obr. 4.10.3) může být vyvolána i maladaptivní plasticitou. Klasickým příkladem maladaptivní behaviorální plasticity jsou evoluční pasti spojené s nejrůznější lidskou činností. Evoluční past znamená, že živočichové preferenčně využívají zdroje, které jsou spojené s nejnižší fitness. Některé druhy vodního hmyzu například preferenčně kladou vajíčka na lesknoucí se plochy, jako jsou velké prosklené budovy, solární panely či asfaltové cesty. Tyto struktury totiž mohou polarizovat odražené světlo silněji než vodní hladina. Nakladená vajíčka se pak samozřejmě nevylíhnou.



Obr. 4.10.3 Různé teoretické scénáře reakčních norem tří genotypů na měnící se podmínky prostředí. (A) Genotyp není ovlivněn podmínkami prostředí, a znak je tak kanalizován, tj. fenotypová plasticita je nulová. (B) Existuje fenotypová plasticita, kdy je změna ve fenotypu vyvolána až po překročení určité hraniční hodnoty (např. polyfenismus). Zároveň každý genotyp reaguje na změnu prostředí stejně. (C) Znak se mění kontinuálně, nicméně každý genotyp reaguje odlišně, tj. existuje interakce mezi prostředím a genotypem, i když relativní pořadí hodnot znaku se mezi genotypy nemění. Prostředí tak indukuje předvídatelnou změnu fenotypu a genotypy se od sebe liší konzistentně. (D) Dochází ke změně fenotypu a zároveň existuje interakce mezi prostředím a genotypem. Nicméně relativní pořadí genotypů se mění, a prostředí tak indukuje nepředvídatelnou změnu ve fenotypu v závislosti na genotypu. (Upraveno podle: Ghalambor et al., 2010.)

Fenotypovou plasticitu lze rozdělit rovněž podle toho, jestli je změna trvalá nebo reverzibilní a jak dlouho změna trvá. Ireverzibilní fenotypové změny se obvykle dějí v průběhu vývoje jedince. Například samci koprofágních druhů brouků nosorožníků mají velký roh, pokud mají ve stadiu larvy dostatek potravy, zatímco žádný roh při nedostatku potravy. Plastická změna znaků, která je reverzibilní, ale vyžaduje určitý čas, se nazývá **fenotypová flexibilita**. Znaky, které určitý jedinec dokáže změnit v podstatě okamžitě, se označují jako **versatilní**. Toto lze ilustrovat na síťových pavoucích, kteří modifikují vlastnosti své sítě tak, aby maximalizovali úspěšnost lovu kořisti, která je právě dostupná. Pro malou kořist staví síť, kde jsou vlákna lapací spirály velmi těsně u sebe, aby jimi malá kořist nedokázala prolétnout. Naopak pro větší

kořist staví pavouci větší sítě a vlákna lapací spirály jsou dále od sebe. Než pavouk zaregistruje, jaká kořist se v okolí vyskytuje, a než tomu přizpůsobí architekturu své sítě, zabere to určitý čas. Naopak pokud je kořist do sítě pavouka již chycena, podle jejího typu zvolí pavouk taktiku podmanění tak, aby vynaložil co nejméně energie a zároveň nebyl zraněn. V případě malé neškodné kořisti pavouk kořist jednoduše uchopí do kusadel a odnese. V případě, že je kořist větší a mohla by snadno uniknout ze sítě, pavouk přitlačí kořist proti síti a vpraví do ní jed, aby ji rychle znehybnil. Poté kořist ze sítě vyprostí a odnese ke konzumaci do skrýše. V případě nebezpečné kořisti, která by pavouka mohla zranit, ji pavouk nejdříve zabalí do pavučinového „rubáše“, aby jí znemožnil jakýkoliv protiútok, a až poté do ní vpraví jed.

Fenotypová plasticita je poměrně nákladná, nicméně jedinec nemá možnost, jak ji aktivně ovlivnit, jelikož je výsledkem selekce. Jednak se musejí udržovat mechanismy, které fenotypovou plasticitu řídí, a jednak senzory, které změny prostředí monitorují. Energie a živiny vynaložené na udržování fenotypové plasticity by tak mohly být alokovány například do rozmnožování. Stejně tak informace z prostředí, které jedinec získává, nemusejí být přesné, a následná změna ve fenotypu se tak může minout účinkem, či může být dokonce fatální. Z toho vyplývá, že fenotypová plasticita je poměrně nevýhodná ve stálém prostředí, ale výhodná v proměnlivém. Nákladnost fenotypové plasticity společně s dalšími omezeními způsobují, že míra fenotypové plasticity není nekonečná a existují určité limity.

Z hlediska evoluce může fenotypová plasticita na jednu stranu představovat zdroj či katalyzátor přirozené selekce, jelikož vytváří rozdíly mezi jedinci. Na druhou stranu může fenotypová plasticita bránit selekci, protože umožňuje jedincům se v průběhu života přizpůsobit měnícím se podmínkám, čímž zabraňuje eliminaci jedinců z populace. Fenotypová plasticita má tudíž velký význam při adaptaci živočichů na globální změnu a může se zásadně podílet na určení toho, který druh z globální změny těží nebo strádá. Je zřejmé, že specializované druhy s malou fenotypovou plasticitou a zároveň malou genetickou variabilitou, které mají optimální fitness mimo směr probíhající změny, jsou nejvíce ohrožené globální změnou, protože se rychle probíhající změně nedokážou přizpůsobit plasticky ani evolučně. U druhů s vysokou fenotypovou plasticitou je situace poněkud složitější. Adaptivní fenotypová plasticita může zajistit, že určitý druh bude z globální změny dokonce těžit. Ne všechny plastické změny jsou však adaptivní. Neadaptivní fenotypová plasticita může na jednu stranu urychlit extinkci, ale na druhou stranu může za předpokladu dostatečné genetické variability nastartovat rapidní adaptační proces, jelikož zesílí selekci, která bude vybírat genotypy s optimální průměrnou hodnotou fenotypu nebo s reakční normou. Přestože je role fenotypové plasticity v dopadu globální změny na populace neoddiskutovatelná, doposud bylo provedeno poměrně málo empirických studií u živočichů, které by umožnily zobecnění výsledků vlivu interakce globální změny a fenotypové plasticity na pravděpodobnost přežití živočišných druhů.

4.10.4 Složky vnitrodruhové variability a jejich význam v ekologické dynamice

Ontogenetická variabilita

Každý organismus se během života mění a mladí jedinci nejsou stejní jako dospělci. Tyto změny v průběhu životního cyklu jedince jsou navzájem provázané a mohou být morfologické (např. tvar a velikost těla), fyziologické (např. nutriční požadavky, detoxikační schopnost), behaviorální (např. zdokonalování se v získávání potravy) a ekologické (např. habitatové a potravní preference, spektrum přirozených nepřátel). Celková ontogenetická variabilita je kombinací genové kanalizace, kdy se určité znaky projeví v určité fázi životního cyklu vždy (např. produkce pohlavních buněk), a fenotypové plasticity, kdy se některé znaky projevují na základě vnějších podmínek (např. zmiňovaný proces učení).

Asi nejvýraznější a nejběžnější **morfologické** změny jsou tělesný růst a s tím spojená přestavba tělesného plánu, které se týkají každého živočicha. U některých druhů mohou juvenilní jedinci vzdáleně připomínat zmenšené dospělé (např. u pavouků, hemimetabolního hmyzu, savců), zatímco u jiných druhů dochází k přestavbě celého tělesného plánu (např. u holometabolního hmyzu, obojživelníků). Velmi složité ontogenetické cykly pak často mají parazité ze skupiny ploštěnců, kteří v průběhu života vystřídají několik hostitelů a několikrát změni svou celkovou tělesnou stavbu.

Ekologická odlišnost jednotlivých vývojových stadií může spočívat jak v nárocích na zdroje či v toleranci k podmínkám prostředí, tak v ekologických funkcích, které různá ontogenetická stadia zastávají. U mnoha druhů se v průběhu ontogeneze mění habitatové preference, a mohou tak pro svůj vývoj vyžadovat heterogenní prostředí nebo habitatovou mozaiku namísto jednoho typu habitatu. Např. juvenilové a dospělci pavouka slíďáka hajního (*Pardosa lugubris*) preferují odlišné habitaty. Mladí juvenilové mají raději otevřeně lesní paseky a mýtiny, zatímco dospělci preferují zastíněnější místa na okrajích lesů. To je dáno tím, že slunnější habitaty jsou teplejší a umožňují rychlejší vývoj. Zároveň to minimalizuje setkávání odlišně velkých jedinců a kanibalismus. Juvenilní jedinci vážek se vyvíjejí ve vodním prostředí, zatímco dospělci žijí v suchozemských ekosystémech v blízkosti vod. Některé druhy mění biotop v průběhu ontogeneze z důvodu přečkání období s nepříznivými podmínkami, což je v mírném podnebném pásu nejčastěji zima. Různé druhy bezobratlých živočichů například migrují z koruny stromů do hrabanky či půdy kvůli přežívání. Ze stejného důvodu se celá řada bezobratlých stěhuje z nelesních biotopů, často jednoletých agroekosystémů, do lesa.

V průběhu ontogeneze se mohou měnit potravní preference, což může být důsledkem odlišných nutričních nároků, změny velikosti těla, změny habitatu a další. V některých případech může být změna tak markantní, že jedinci obsadí jinou pozici v trofickém řetězci či začnou využívat odlišný energeticko-nutriční kanál. Například larvy některých druhů pestřenek jsou predátory mšic, zatímco dospělci jsou důležití opylovači. Larvy blanokřídlých parazitoidů se živí tkáněmi svého hostitele, zatímco dospělci se mnohdy živí pouze nektarem. Slíďákovití pavouci žijí v opadan-

ce a na nízké vegetaci a malí juvenilní jedinci loví převážně chvostoskoky patřící do dekompozičního potravního řetězce, zatímco dospělci loví zejména herbivorní hmyz patřící do herbivorního potravního řetězce.

V průběhu ontogeneze se mění i spektrum nepřátel, kteří daný druh využívají jako zdroj potravy. Obecně platí, že malí jedinci jsou náchylnější k predaci. Malá housenka je kořistí pro mnoho bezobratlých predátorů, nicméně jak roste, malí predátoři už ji nedokážou ulovit a housenka se vymaní z jejich predačního tlaku. Naopak větší housenky se stanou atraktivními pro větší predátory, jako jsou ptáci, netopýři nebo hmyzožravci.

Jednotlivé věkové třídy nebo vývojová a velikostní stadia se liší mírou mortality a plodnosti a mírou šíření v prostoru, a tedy imigrací a emigrací. Všechny tyto složky zásadně ovlivňují populační růst a věková struktura populace (tj. demografie) má zásadní vliv na populační dynamiku. Rozdílný příspěvek jednotlivých populačních struktur k populačnímu růstu se však může měnit v prostoru a čase v závislosti na vnějších biotických a abiotických podmínkách prostředí. To, že různé věkové třídy přispívají k populačnímu růstu různě, lze využít pro zvolení vhodného managementu, který by se zaměřil na určité věkové/vývojové třídy, aby jeho účinek byl co nejefektivnější. Případně zvolit specifický typ managementu pro každou věkovou třídu. V případě záchranných programů ohrožených druhů by se měl management zaměřovat převážně na takovou populační strukturu, jejíž podpora by vedla ke zrychlení populačního růstu. Naopak v případě boje proti lesním škůdcům by se měl management zaměřovat na věkovou třídu, kdy zásah proti ní by vedl ke znatelnému zpomalení, či dokonce k poklesu populace. Tento zásah může spočívat ve vypouštění specializovaných parazitoidů či v aplikaci určitých pesticidů. Udržitelný lov by se měl soustředit na struktury populací, jejichž odlov by minimálně zasahoval do populační dynamiky. Z toho důvodu je odlov zvěře omezen na určitá období.

Ontogenetická variabilita zajišťuje vnitrodruhové rozdělování nik podél os zdrojů a nepřátel. Díky vnitrodruhové ontogenetické variabilitě se snižuje intraspecifická kompetice a naopak se zvyšuje stabilita populace. Díky ontogenetické variabilitě se rovněž snižuje intenzita negativních **mezidruhových interakcí**. Příkladem může být intraguildová predace, která v sobě zahrnuje prvek exploatační kompetice o určitý zdroj (např. o potravu či prostor) a prvek interakce predátor–kořist, kdy vrcholový predátor loví menšího predátora. V případě, že by si všichni jedinci v populaci byli v rámci pohledu interspecifických interakcí rovni, je prostor pro koexistenci obou predátorů podél gradientu dostupnosti zdrojů poměrně malý. Výsledkem intraguildové predace, kdy malý predátor by byl efektivnější v získávání zdrojů než velký predátor, by bylo vyloučení vrcholového predátora z prostředí s malou dostupností zdrojů díky exploatační kompetici. Naopak menší predátor by byl vyloučen ze společenstva při vysoké dostupnosti zdrojů tím, jak by na něj velký predátor vyvíjel silný predační tlak. V případě, že uvnitř populací predátorů dochází ke kanibalismu a větší jedinci loví menší jedince, projeví se silnější seberegulace obou populací predátorů a prostor pro koexistenci se značně rozšíří. Ontogenetická variabilita hraje roli také v dynamice mnoha dalších typů biotických interakcí a je důležitá pro stabilitu a v udržování vysoké diverzity multitrofických společenstev a potravních sítí.

Ontogenetická variabilita hraje roli rovněž při koloběhu látek a energií v ekosystému a zároveň může propojovat různé ekosystémy. Tak například při přeměně juvenilních jedinců v dospělce přechází vodní hmyz z vodního do terestrického prostředí. Vodní hmyz tak představuje důležitý alochtonní zdroj energie, látek a živin, který výrazně ovlivňuje složení rostlinných a živočišných společenstev, a dokonce i produktivitu lesních ekosystémů (viz také [kap. 3.1](#)).

Díky tomu, že různá vývojová stadia mohou preferovat jiné habitaty nebo různé habitaty mohou umožňovat intraspecifické rozdělování nik, platí z hlediska ochrannářského a jiného managementu to, co bylo zmíněno v kapitole o potravních sítích a metasítích ([kap. 3.1](#)).

Pohlavní dimorfismus

Většina živočišných druhů se alespoň někdy rozmnožuje pohlavně. U živočichů existuje mnoho způsobů determinace pohlaví. Může být determinováno geneticky (např. chromozomální haplodiploidní určení pohlaví u sociálního hmyzu nebo heterozygotní určení pohlaví u savců a ptáků) nebo může být určeno environmentálně (např. vlivem teploty u některých plazů). U celoživotně gonochoristických (tj. jednopohlavních) a sekvencionálně gonochoristických (tj. s možností změny pohlaví v průběhu života) živočichů bývají více či méně patrné rozdíly ve fenotypu jedinců různých pohlaví. Každý si patrně vybaví parohy jelenů nebo často výrazně zbarvené samce ptáků a naopak nenápadně zbarvené samice. U hmyzu jako červci (Coccoidea) či řásnokřídli (Strepsiptera) je rozdíl mezi samci a samicemi natolik markantní, že by člověk na první pohled neřekl, že se jedná o stejnou skupinu živočichů. Samice jsou morfologicky značně pozměněné a žijí přisedle na hostitelské rostlině nebo živočichovi, kde sají a produkují potomstvo. Naopak samci jsou pohybliví a mají křídla, aby mohli samice vyhledat. Kromě toho samci a samice mohou zastupovat i odlišné ekologické funkce. U řady bezobratlých predátorů mohou mít samci a samice odlišné potravní preference z důvodu různých nutričních a energetických nároků, které vyplývají z často odlišných životních strategií.

Obecně platí, že samice produkují limitovaný počet makrogamet (vajíček), zatímco samci produkují nekonečné množství mikrogamet (spermií). Už tento rozdíl předurčuje, že samci a samice investují rozdílné náklady do rozmnožování a sledují odlišné cíle. Samice, které do rozmnožování obvykle investují více než samci, jsou většinou selektivnější než samci a vybírají si tedy optimálního samce. Naopak samci svou reprodukční úspěšnost zvyšují spářením se s co největším počtem samic. Pohlavní výběr tak selektuje znaky, které zvyšují reprodukční úspěch. Při vnitropohlavním výběru dochází k selekci znaků, které zvyšují úspěch v kompetici o partnera s jedinci stejného pohlaví a díky nimž se snaží zamezit přístupu a oplodnění partnera/partnerů. Naopak při mezipohlavním výběru dochází k evoluci znaků, které zvyšují atraktivitu pro druhé pohlaví (kvalita / komplementarita genů, zdroje a status, investice do potomků). Pohlavní výběr je poměrně složitý fenomén, jehož směr a intenzita závisí například na podobě oplození (vnější, vnitřní), přítomnosti rodičovské péče, rodičovském systému (monogamie, polygamie) a na mnoha dalších ekologických faktorech. Podrobnější informace lze najít v jakékoliv učebnici behaviorální ekologie či evoluční biologie.

Z aplikovaného hlediska si je potřeba uvědomit, že existuje pohlavní výběr a preference samic se může lišit v závislosti na vnějších faktorech. Například samice si vybírají samce často na základě sekundárních pohlavních znaků (např. zbarvení, parohů). V prostředí, kde je málo přirozených nepřátel, mohou samice preferovat výrazně zbarvené samce, jelikož výrazné zbarvení značí dominanci a potenciál k získávání zdrojů, a tedy vysoký reprodukční potenciál jeho synů. Jelikož výrazné zbarvení upoutává pozornost predátorů, může být toto zbarvení značně nevýhodné pro přežití synů v prostředí s velkým množstvím predátorů. Synové takového otce budou mít nižší reprodukční úspěch způsobený vysokou úmrtností, a spáření s takovým samcem by tedy bylo pro samici nevýhodné.

Z aplikovaného hlediska je potřeba si rovněž uvědomit, že v populaci může existovat pozitivní i negativní asortativní páření. Pozitivní asortativní páření znamená, že jedinci preferují partnera, který je jim v určitém znaku podobný. Pozitivní asortativní páření se liší od inbreedingu tím, že se nejedná o celý fenotyp příbuzných jedinců, ale jen o určitý znak nepříbuzných jedinců. Naopak negativní asortativní páření znamená, že se jedinci v populaci preferenčně páří s partnerem, který jim není podobný. Příkladem může být páření vlků v Yellowstonském národním parku, kde vlci s šedou srstí preferují pářit se s vlky s černou srstí. U myší bylo zase prokázáno negativní asortativní páření vzhledem k MHC genům, které podmiňují imunitu. Větší polymorfismus v MHC genech pak zajišťuje obranyschopnost proti patogenům.

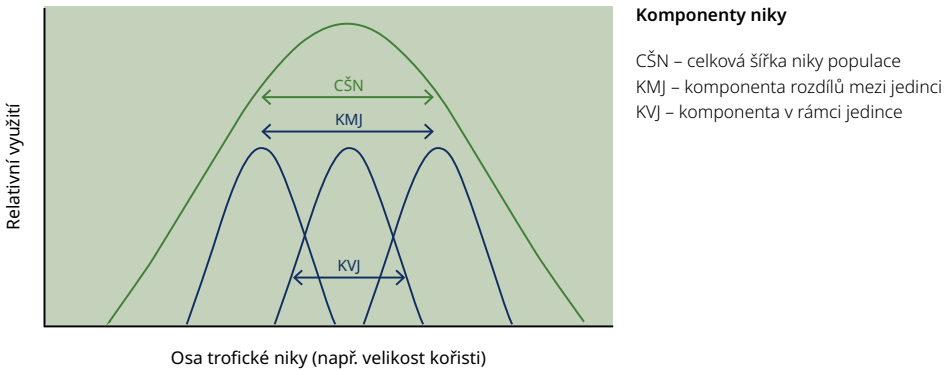
Pohlavní výběr je potřeba brát v potaz například při ochraně ohrožených druhů. Při reintrodukcii určitých druhů nebo v záchranných programech může dojít k navýšení počtu jedinců, kteří jsou v lokálních podmínkách neatraktivní nebo nereceptivní. To může vést ke zpomalení populačního růstu, a tedy k výraznému snížení efektivity ochrannářského managementu.

Interindividuální variabilita

Mezi jedinci stejného druhu jsou často rozdíly v chování, morfologii a fyziologii, které nejsou podmíněny pohlavím ani věkem. Tyto rozdíly mohou být způsobeny odlišnou genetickou výbavou, epigeneticky či fenotypovou plasticitou. U jedinců z odlišných populací mohou být rozdíly způsobeny lokálními adaptacemi na odlišné selekční tlaky nebo čistě náhodou vlivem ekologického driftu. Mezipopulačním rozdílům byla věnována podstatná pozornost v předchozích podkapitolách a v této části tedy bude věnována pozornost čistě vnitropopulačním rozdílům mezi jedinci. Existuje celá řada znaků s nejrůznějšími funkcemi, jimiž se jedinci liší. Pro zjednodušení si však vliv interindividuální variability ilustrujeme na příkladu individuální specializace k potravním zdrojům, jelikož ta může mít zásadní vliv na dynamiku potravních sítí a fungování ekosystémů. Individuální specializace se samozřejmě může týkat i jiných než potravních zdrojů, například prostoru.

Řada druhů živočichů se může jevit jako generalističtí konzumenti, kteří se živí širokým spektrem potravy. Jednotliví jedinci v rámci populace však mohou být značně specializovaní a mohou využívat jen určitý typ potravy. Populace živočichů tak mohou být složeny z různé směsi generalistických a specializovaných jedinců. Tento jev, kdy si jedinci vybírají odlišnou potravu než populace jako celek, se nazývá

individuální specializace. Individuální specializace byla dokumentována napříč celou „živočišnou“ říší včetně obratlovců i bezobratlých.



Obr. 4.10.4 Konceptuální znázornění komponent tvořících ekologickou niku populace. Zelená křivka značí niku populace, zatímco modré křivky značí niku jedinců v populaci. Vrchol křivky značí pozici niky, zatímco šířka křivky značí šířku niky. Celková architektura populační niky tak závisí na aditivním příspěvku rozdílů mezi jedinci ve využívání zdrojů (komponenta rozdílů mezi jedinci) a průměrným spektrem zdrojů využívaných jedinci (komponenta v rámci jedince). (Upraveno podle: Bolnick et al., 2003.)

Individuální specializace je způsobena řadou vnitřních a vnějších faktorů. Mezi vnitřní faktory řadíme takové faktory, které jsou vlastní danému jedinci. Mohou to být různé fyziologické, morfologické, kognitivní či behaviorální vlastnosti. Například u predátorů se v průběhu života vytváří tzv. *search image* neboli vyhledávací obraz kořisti, díky němuž predátor svou kořist snadněji najde a identifikuje. Zároveň se predátor učí, jak tuto kořist přemoci. Každý jedinec v populaci si pak může vytvořit vyhledávací obraz jiného typu kořisti, s níž se dostane do kontaktu. Například parazitoidní vosičky rodu *Trypoxylon* loví síťové pavouky jako zdroj potravy pro své larvy. Nicméně jednotlivci se specializují na pavouky s odlišnou stavbou sítě. Dalším vnitřním faktorem individuální specializace může být konzistentní rozdílnost v chování jedinců, čemuž se říká behaviorální typ, temperament či personalita zvířat. Jedinci se od sebe často liší svou pohyblivostí, což vede k tomu, že sedentérní a pohybliví jedinci se setkávají s odlišnými potravními ostrůvky s rozdílnou potravní nabídkou. Pohyblivější jedinci tak mohou mít širší potravní niku než sedentérní jedinci, protože se při pohybu mezi ostrůvky setkají s širším potravním spektrem. Stejně tak se jedinci liší svou plachostí a například odvážní jedinci jelenovité zvěře v příměstských lesích se příležitostně nechají krmit turisticky nepřírozenou nedostupnou potravou na rozdíl od plachých jedinců.

Nejčastěji uváděnými vnějšími faktory, jež ovlivňují individuální specializaci, jsou ekologická příležitost, exploatační kompetice a s ní spojený nedostatek potravy a predace nebo jiná forma interference. Nicméně závisí i na intenzitě kompetice a predace. Princip ekologické příležitosti spočívá v tom, že populace se nachází

v prostředí s diverzifikovanou potravou a každý jedinec si může vybírat takovou potravu, kterou dokáže nejlépe využít nebo využít lépe než ostatní. Ekologická příležitost může být vysvětlením pro zvýšení individuální specializace u mnoha druhů ptáků a žab při přeměně přirozených lesů ve více rurální krajinu. V rurální krajině, kde se střídají hospodářské lesy a další agroekosystémy, se zvyšuje habitatová heterogenita a s tím je spojena diverzifikovanější potravní nabídka. Rovněž u některých kočkovitých šelem bylo pozorováno, že větší a silnější jedinci loví širší spektrum kořisti, pokud se dostanou do prostředí s diverzifikovanou potravní nabídkou, zatímco menší a slabší jedinci zůstávají poměrně specializovaní.

Při nedostatku potravy vlivem exploatační kompetice jsou jedinci nuceni přijímat i suboptimální potravu. Jedinci v populaci se však liší ochotou suboptimální potravu přijímat nebo pro ně mají různé alternativní zdroje potravy odlišnou hodnotu. Při predaci či jiné formě interference vyhledávají reaktivní nebo plaší jedinci či jedinci, kteří jsou náchylní k predaci, úkryt v prostředí bez predátorů či kompetitorů. Toto prostředí bez nepřátel pak může hostit jiné spektrum potravy, často suboptimální, následkem čehož proaktivní a nereagující jedinci využívají odlišné potravní zdroje. Záleží však na intenzitě těchto negativních interakcí. Pokud je predace příliš silná, mohou vyhledávat úkryt všichni jedinci v populaci, což může opět vést k homogenizaci využívání potravních zdrojů. Jinými slovy slabé a velmi silné negativní interakce mohou vést k homogenizaci populace, zatímco středně silné negativní interakce mohou vést k heterogenizaci populace.

Interindividuální rozdíly, potažmo individuální specializace, jsou důležité pro ekologickou dynamiku a fungování celých ekosystémů. Změna v ekologické vnitrodruhové variabilitě a složení populace má často stejný a někdy i větší význam než změna mezidruhová. Vnitrodruhová variabilita snižuje intraspecifickou kompetici, jelikož jedinci využívají odlišné zdroje, čímž se zvyšuje efektivita využívání zdrojů, nosná kapacita prostředí a stabilita populace. Stejně tak vnitrodruhová variabilita hraje roli v mezidruhových interakcích. Přestože vnitrodruhová variabilita zvyšuje překryv ekologických nik mezi druhy, čímž by se mohla zvyšovat interspecifická kompetice, zároveň naopak snižuje negativní dopad překryvu nik, protože jen malá část jedinců v populaci je tímto překryvem ovlivněna. Vnitrodruhová variabilita může zvyšovat počet interakcí druhu v potravní síti, čímž může bránit sekundární extinkci. Zároveň dochází ke snížení intenzity interakcí, protože celková míra konzumace potravních zdrojů populací konzumenta je rozprostřena mezi více potravních zdrojů. Tímto se zmenšují výrazné oscilace početnosti populací v systému konzument–zdroj, které lze pozorovat ve specializovaných systémech. Zmenšení oscilací početnosti populací pak stabilizuje potravní síť. Vnitrodruhová variabilita tak posiluje koexistenci multi-trofických společenstev a podporuje celkovou biodiverzitu.

4.10.5 Závěr

Vnitrodruhová variabilita je důležitá pro adaptivní odpověď živočichů a rostlin na měnící se podmínky a zároveň zvyšuje produktivitu a stabilitu nejen populací, ale celých potravních sítí, a podporuje tak udržování multitrofické biodiverzity. Vnitrodruhová variabilita hraje důležitou roli ve fungování celých ekosystémů, které jsou díky tomu mnohdy propojeny v metaekosystémy. Přestože v poslední době došlo k uvědomění si jejího významu v základním ekologickém výzkumu, v aplikované sféře je její význam stále do značné míry přehlížen. Vnitrodruhová variabilita může ovlivňovat úspěch záchranných a reintrodukčních programů, kdy je potřeba brát v potaz nároky rozdílných vývojových stadií a pohlaví, ale i lokální adaptace a preference. Aby se vnitrodruhová variabilita mohla projevit, je pro ni často důležité heterogenní prostředí. Tvorba rozsáhlých stejnověkových lesních monokultur tak nemusí vést ke snížení pouze mezidruhové, ale i vnitrodruhové variability, což vede ke snížení rezistence a rezilience a celkové nestabilitě ekosystému monokulturálních stromových plantáží.

5. EKOSYSTÉMOVÝ POHLED NA LES

5.1 CYKLUS UHLÍKU – JEHO NADZEMNÍ A PODZEMNÍ SEKVESTRACE A KLÍČOVÁ MÍSTA CYKLU

Jan Světlík, Eva Dařenová, Marian Pavelka

Uhlík, který mnozí fyzikové, chemikové a biologové považují za až neuvěřitelný prvek, patří mezi makrobiogenní elementy a spolu s dusíkem, vodíkem a kyslíkem tvoří více než 90 % veškeré živé hmoty na Zemi. V živých organismech tvoří téměř 20 % hmotnosti a obsah uhlíku v suché biomase (sušině) se uvádí v rozmezí 35–65 % (průměrně 50 %; Lamblom a Savidge, 2003). Jinak řečeno atomy uhlíku tvoří přibližně polovinu hmotnosti suché biomasy. Uhlík hrál nezastupitelnou roli při vzniku života a nacházíme ho ve všech organických látkách organismů, jako jsou sacharidy, lipidy, proteiny nebo kyseliny. Z planetární perspektivy má největší část uhlíku podobu anorganickou.

Jak bylo zmíněno výše, uhlík má podobu anorganickou a organickou. Mezi **anorganické podoby** uhlíku řadíme elementární uhlík (grafit, diamant, diafit nebo člověkem vytvořené uhlíkové struktury, jako je fullerén, stlačovaný skelný uhlík či uhlíkové nanotrubic), ze sloučenin jmenujme například oxid uhličitý a uhelnatý, uhličitánový a hydrogenuhličitánový iont, z nerostů například kalcit, aragonit, malachit, magnezit, dolomit, dále v přírodě se vyskytující molekuly sirouhliku, kyanovodíku, karbidu vápenatého, acetylenu atd.

Uhlík je prvek se šesti protony. Nejčastějším (99 %) přírodním izotopem je ^{12}C se šesti neutrony následovaný ^{13}C (1 %; 7 neutronů), jehož podíl v biomase lze využít k retrospektivní analýze fyziologických procesů rostlin, například stresu suchem, a nestabilní izotop ^{14}C (miliontiny %; 8 neutronů), který se s ^{12}C používá při radiokarbonovém datování k určení doby odumření zkoumané živé hmoty. Uhlík je čtyřvázný a s ostatními prvky tvoří většinou poměrně pevnou kovalentní vazbu. Další schopností uhlíku je tvorba velmi dlouhých, stabilních řetězců (monocyklických, polycyklických, acyklických větvených a nevětvených, kombinovaných). Význam uhlíku v organickém světě dokládá jeho nezastupitelná role ve strukturách označovaných jako sacharidy, lipidy, proteiny, kyseliny apod.

5.1.1 Globální cyklus uhlíku

Obdobně jako ostatní prvky vytváří i uhlík vlastní, avšak od ostatních prvků dosti odlišný koloběh. Jedná se o nepřetržitý a dynamický tok (přesun) mezi různými zásobníky (rezervoáry) uhlíku (viz [box 1](#)). Hovoříme jednak o prostorovém přesunu, jednak o změně formy (skupenství, sloučeniny, podoby anorganické a organické apod.), při nichž dochází i k přenosu energie, uložené ve vazbách uhlíkatých mo-

lekul. Popišme si tedy toky uhlíku mezi jednotlivými zásobníky. V rámci koloběhu uhlíku rozlišujeme dva typy toků: **biologický** (rychlý) a **geochemický** (pomalý).

Oxid uhličitý je rozpustný ve vodě. K výměně mezi atmosférou a hydrosférou dochází na základě gradientu parciálních tlaků CO_2 . Tím, že fytoplankton váže do své biomasy rozpuštěný uhlík, dochází ke snižování parciálního tlaku CO_2 ve vodě, což vede k dalšímu toku (rozpuštění) CO_2 z atmosféry do vody. Této výměny mezi oceány a atmosférou se účastní pouze zhruba 2–3 % celkového uhlíku uloženého v hydrosféře. Zvyšování parciálního tlaku CO_2 v atmosféře v důsledku antropogenní činnosti (nárůstu atmosférické koncentrace CO_2) analogicky vede taktéž ke snižování pH oceánů neboli ke zvyšování kyselosti vody (přesněji řečeno se vody stávají méně zásaditými, než byly). Opačný efekt, totiž snižování parciálního tlaku CO_2 ve vodě, má například proces tvorby vápenatých schránek z uhličitánu vápenatého. V těch se dlouhodobě ukládá část uhlíku a zároveň tento proces zvyšuje sílu oceánského sinku (příjmu, ukládání; sink = propad CO_2 z atmosféry do ekosystému). Rozpustnost CO_2 ve vodě klesá se stoupající teplotou, proto v chladnějších vodách směrem k pólům proces přijímání CO_2 z atmosféry převažuje, zatímco teplejší vody směrem k rovníku rozpuštěný CO_2 spíše uvolňují. Uhlík vázaný v tělech organismů může být po jejich odumření buď uvolněn do atmosféry rozkladnými procesy, nebo s mrtvými těly klesá na dno (až 98 % uhlíku zachyceného oceány), kde se hromadí a vytváří různě mocné vrstvy sedimentů (hlavně uhličitánu vápenatý). Tyto sedimenty na dně rozličných vodních útvarů mohou být při geologických procesech opětovně vyzdvíženy na zemský povrch nebo se v případě mořského dna mohou při pohybu litosférických desek zasunout pod jinou litosférickou desku. Tak se mohou sedimenty dostat do hlubších vrstev zemské kůry, a to až do zemského pláště, kde vlivem vysoké teploty a tlaku může dojít k tvorbě CO_2 , který je uvolňován do atmosféry například sopečnou činností. Takto sopečná činnost zprostředkovává přesun uhlíku ze zemské kůry do atmosféry. V dlouhodobém průměru sopky emitují do atmosféry 100–300krát méně CO_2 , než kolik ho je za stejné období vydáváno lidskou činností.

Zatímco jsou přesuny uhlíku mezi oceány a atmosférou řízeny zejména fyzikálně-chemickými procesy, toky mezi atmosférou a souší jsou řízeny převážně projevy života. V současnosti není znám masivnější přesun mezi rezervoáry, než je poutání CO_2 z atmosféry fotosyntézou primárních producentů – fotosyntetizujících rostlin. Část fotosyntézou zachyceného uhlíku je relativně rychle vrácena do atmosféry v podobě autotrofní respirace, část heterotrofní respirací organismů dalších trofických úrovní (sekundárních producentů). Mohutnost toku CO_2 do fotosyntetizujících suchozemských rostlin je dobře patrná díky nerovnoměrnému rozložení kontinentů na Zemi. Více než 67 % plochy veškerých kontinentů se nachází na severní polokouli, zatímco na jižní jen necelých 33 %, přičemž 9 % tvoří Antarktida s extrémně malým zastoupením vegetace. Díky tomu průměrná koncentrace CO_2 v atmosféře Země vykazuje roční cyklus, kdy během zimy na severní polokouli koncentrace CO_2 v atmosféře stoupá (většina rostlin je na severní polokouli v dormanci a jižní polokoule nemá dostatek souše s vegetací, která by fixovala dostatečné množství CO_2), zatímco v době léta na severní polokouli průměrná koncentrace CO_2 klesá. Fotosyntéza a respirace však nejsou jedinými toky uhlíku mezi atmosférou a biosférou. Například

díky požárům je do atmosféry každoročně navrácen uhlík o objemu 1–2 % celkového fotosyntetického výkonu rostlin (mohou se však vyskytovat extrémní roky, kdy je objem uhlíku uvolněného požáry v řádu desítek procent celkové produkce CO₂ ze spalování fosilních paliv). Dále zmiňme uvolňování uhlíku do atmosféry ve formě metanu (CH₄) z rozkladných procesů v anaerobním prostředí zamokřených půd či zaplavených sedimentů. Nebo naopak dochází ke spíše krátkodobému přesunu (toku) z atmosféry díky CO₂ rozpuštěnému v kapkách vody. Takto vzniká slabě kyselé prostředí, přispívající k rozpouštění některých hornin (zejména vápence a dolomitu), což vede k uvolňování prvků jako Ca a Mg. Mechanismů přesunu CO₂ může být více, v celkovém objemu jsou však malé. Doba zadržení uhlíku (více v [podkap. Sekvestrace uhlíku](#)) v biomase je značně variabilní, a to od velmi krátkého časového úseku (v řádu sekund) až po celá staletí. Pokud bychom zahrnuli i fosilizovanou biomasu, tedy fosilní paliva organického původu (ropu, zemní plyn, uhlí, rašelinu), v nichž je obsažen uhlík kdysi navázaný při procesu fotosyntézy, pak můžeme dobu zadržení uhlíku primárními producenty z atmosféry uvažovat v jednotkách tisíců (rašelina) až stovek milionů let (černé uhlí). Uhlík z těchto prastarých úložišť je lidskou činností – spalováním fosilních paliv – navrácen zpět do atmosféry. Pro úplnost bychom ještě měli zmínit například zásobník uhlíku v tělech zmrzlých organismů, který je v současnosti v oblastech tání permafrostu opětovně vracen do atmosféry ve formě metanu a CO₂. Zde se také jedná o velmi dlouhodobou sekvestraci v řádu desetitisíců až statisíců let (Lunardini, 1995). Poměrně zajímavé a doposud ne zcela probádané je ukládání a uvolňování uhlíku z půdy. Půdy pokryté vegetací jsou neustále obohacovány odumřelými zbytky, výměšky nebo exudáty rozličných organismů o celkovém objemu v řádu jednotek tun na jeden hektar. Primární organická hmota je mikroorganismy mineralizována (viz také [kap. 4.1](#)). Při tomto procesu se uvolňuje energie pro mikroorganismy, živiny se dostávají do půdy a CO₂ zpět do atmosféry. Během dekompozice odumřelého organického materiálu dochází k produkci jednodušších molekul, jejichž relativně malá část (v nepříznivých podmínkách žádná) se transformuje v procesu humifikace na složitější molekuly stabilních humusových látek. Tento proces syntézy molekul na složitější částice (humifikace) závisí na konkrétních stanovištních podmínkách a během tohoto procesu nedochází k uvolňování energie, ale naopak k jejímu spotřebování. Uhlík je pak v půdě uložen v podobě fulvokyselin (desítky let), humátů a huminových kyselin (stovky až tisíce let) a huminů (tisíce let). Tyto látky nelze charakterizovat přesnými chemickými vzorci (chemická variabilita a heterogenita), ale jsou definovány na základě rozdílné rozpustnosti v rámci extrakční metody (alkalické extrakce, okyselení, extrakce alkoholem).

Schopnost krajiny vázat a ukládat uhlík v jednotlivých složkách (biotě, půdě) je významně ovlivněna lidskou činností zejména v podobě změn ve využívání krajiny (*land use change*). Nejznámější změnou je odlesňování, jehož následkem je jednak odstranění fotosyntetizující vegetace schopné vázat uhlík z atmosféry, jednak následná dekompozice organických uhlíkatých látek v půdě a s tím spojený výdej CO₂ do atmosféry. Dochází tak ke změnám zásob uhlíku v jednotlivých rezervoárech. Celý uhlíkový cyklus je velmi dynamický a provázání pozitivních a negativních vazeb v něm je stále nedostatečně pochopeno.

Box 1: ZÁSObNÍKY (REZERVOÁRY) UHLÍKU NA ZEMI

Uhlík se vyskytuje v **litosféře** (99,9 % veškerého uhlíku na Zemi, pokud neuvažujeme zemský plášť a jádro), a to například ve vápenatých sedimentech či v podobě kerogenů, tedy organogenních sedimentů (uhlí, zemního plynu, ropy, rašeliny, guána). Druhým největším rezervoárem uhlíku je **hydrosféra** (uhličitan, hydrogenuhličitan, rozpuštěný CO_2), následovaná **pedosférou**, kde má uhlík celou řadu forem (na dlouhodobé sekvestraci se podílí především tzv. stabilizovaná půdní organická hmota). Dalším v literatuře rozlišovaným úložištěm uhlíku je **kryosféra**, v níž má uhlík podobu metanhydrátu (metanu zamrzlého v krystalech ledu) a podobu organickou ve zmrzlých částech odumřelých organismů. Jako zajímavost můžeme uvést, že byl pozorován mechrost (tedy biomasa obsahující uhlík), který byl minimálně 1 500 let zmrzlý v antarktickém ledu a po rozmrznutí tento exemplář obnovil životní projevy. V **atmosféře** má uhlík podobu jednak oxidu uhličitého a metanu, jednak také člověkem vytvořených sloučenin, jako jsou perfluorované uhlovodíky (PFCs; velmi stabilní, tzv. „věčné chemikálie“ s poločasem rozpadu v řádu desetitisíců let). Objemově je v atmosféře přibližně 240krát více CO_2 než metanu. Ač se to zdá nepředstavitelné, množství uhlíku v atmosféře Země dosahuje přibližně jedné třetiny až jedné poloviny uhlíku vázaného celosvětově v půdě (zejména v půdní organické hmotě). Mezi zásobníky nesmíme opomenout ani **živé organismy** na Zemi. Odhaduje se, že ve svých strukturách vážou přibližně 75 % hmotnosti uhlíku, která je obsažena v atmosféře. Asi 80 % uhlíku vázaného ve všech živých organismech připadá na rostliny. Rostliny spolu s bakteriemi vážou asi 95 % uhlíku obsaženého v živých organismech na Zemi. Naopak těla všech živočichů na Zemi, včetně člověka, poutají pouze asi 0,4 % uhlíku obsaženého v živých organismech na Zemi (viz též [kap. 4.2](#)).

Uhlík v metabolismu živých organismů

Organické uhlikaté sloučeniny jsou vytvářeny převážně v tělech živých organismů během látkové a energetické přeměny. Každá organická molekula nemusí mít nezbytně původ v metabolismu organismů (např. výskyt metanu ve vesmíru nebo na Zemi během geologických procesů). Skupinu organismů, které jsou schopné z anorganických látek vytvářet látky organické (tedy spojenci mezi „anorganickým a organickým světem“), nazýváme **autotrofní organismy** nebo také **primární producenti**. Tyto organismy využívají pro tvorbu organických látek, které jsou v porovnání s těmi anorganickými energeticky bohatší, buď energii sluneční, nebo chemickou (jednotlivé typy metabolismů dle zdroje energie, redukčních ekvivalentů a uhlíku jsou klasifikovány v [kap. 4.1](#)). V metabolismu organismů podléhají uhlíka-

té sloučeniny další přeměně, při nichž slouží jako zdroj energie (např. sacharóza nebo glukóza), zásobní látky (např. škrob, inulin, glykogen, lipidy) a látky stavební. Z výše uvedeného přehledu je tedy zřejmé, že je uhlík ve světě všudypřítomný a nepomenutelný a má v biosféře Země klíčovou a nezastupitelnou roli.

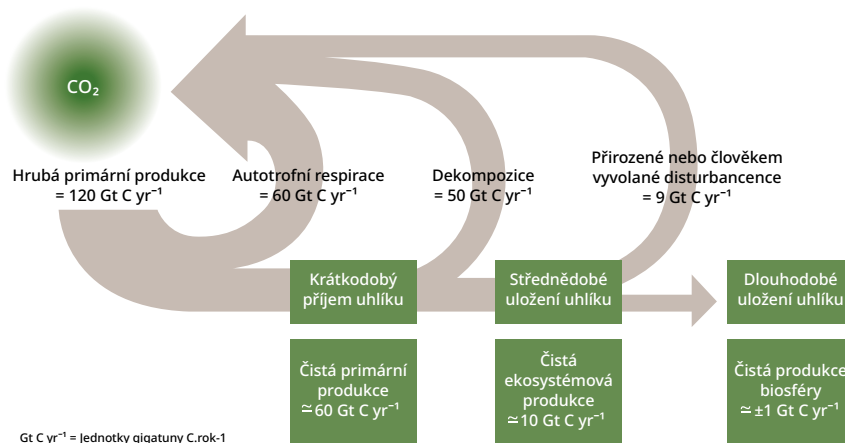
5.1.2 Představení cyklu uhlíku v lesním ekosystému

Primární produkce

Primární produkce je syntéza (tvorba) organických látek (např. sacharidů, škrobů, tuků, bílkovin, ligninu, celulózy) z jednoduchých anorganických molekul (zejména CO_2 , H_2O , CH_4) za využití energie (obvykle ze slunečního záření, nebo výjimečně z chemických vazeb anorganických sloučenin). Při fotosyntéze využívají primární producenti část spektra sluneční radiace zvané fotosynteticky aktivní záření (FAR; 380–710 nm), které víceméně odpovídá viditelnému spektru elektromagnetického záření. Fotosynteticky aktivní záření je zachycováno chlorofyly (typ *a* a *b*) a dalšími rostlinnými barvivy, jako jsou karotenoidy. Při chemosyntéze je zdrojem energie oxidace nebo redukce anorganických látek. Bez autotrofních organismů by neexistovaly žádné **heterotrofní organismy** neboli **sekundární producenti**. Ti využívají pro své metabolické procesy energeticky bohaté organické látky, které na začátku trofického řetězce vytvořili právě autotrofové.

Hrubou primární produkcí (též označovanou jako celková asimilace, celková fotosyntéza, *gross primary production*, GPP, [obr. 5.1.1](#)) rozumíme proces, při kterém autotrofní organismy vytvářejí organické sloučeniny. **Hrubou primární produktivitou** označujeme celkovou rychlost fotosyntézy (včetně tvorby organické hmoty později spotřebované při dýchání) za určité období, většinou za rok, na určité ploše. Je to tedy rychlost, jakou je sluneční energie zachytávána primárními producenty a ukládána do cukrů. Část této energie slouží metabolismu autotrofů (buněčnému dýchání), část slouží k tvorbě zásobních látek (např. škrobu, lipidů nebo proteinů) a část k produkci stavebních látek. **Čistá primární produkce** je proces tvorby biomasy, která je k dispozici dalším trofickým úrovním v ekosystému. Rovná se množství uhlíku/energie vázaných fotosyntézou, od něhož je odečtena respirace (dýchání autotrofních organismů). **Čistá primární produktivita** je rychlost, jakou je energie ukládána primárními producenty do biomasy (přírůst biomasy kořenů, stonků, větví, listů, květů, plodů apod.). Opět, analogicky k hrubé primární produktivitě, se vztahuje ke konkrétnímu časovému úseku a ploše. Efektivita využívání dopadající sluneční radiace při tvorbě organických látek je poměrně nízká a rovněž závisí na řadě faktorů (dopadajícím slunečním záření, teplotě a vlhkosti prostředí, koncentraci CO_2 v atmosféře, dostupnosti živin, stáří jedince a jeho sociálním postavení, specifických nárocích konkrétního druhu/jedince, jeho poškození apod.). Nicméně pro přibližné vyjádření, jak autotrofní organismy zužitkovávají disponibilní energii, lze uvést posloupnost: celková dopadající radiace (100 %) → radiace dopadající na povrch autotrofních organismů (50 %) → 0,2–5 % celkové dopadající radiace využito pro hrubou primární produkci → 0,1–4 % využito pro čistou primární produkci (zmíněná 4 % celkové dopadající radiace v podmínkách mimořádně příznivých). Na

primární producenty jsou navázáni ostatní sekundární producenti, uspořádání do několika trofických úrovní (herbivoři, karnivoři, dekompozitoři). V průměru lze uvést, že přibližně 10 % energie/biomasy vytvořené jednou trofickou úrovní slouží k vytvoření biomasy následující trofické úrovně. Tato energie potřebná pro růst se získává odbouráváním organických látek při respiračních procesech (růstová respirace). Zbylých 90 % je prodýcháno při zajišťování energie pro udržení životních pochodů (udržovací respirace), nebo se jedná o energii, která není využita.



Obr. 5.1.1 Globální terestrický příjem uhlíku. Rostliny (autotrofové) přijímají při procesu fotosyntézy CO₂ z atmosféry (GPP), zároveň ale respirací uvolňují CO₂ do atmosféry. Odečtením autotrofní respirace od hrubé primární produkce (GPP) získáme hodnotu čisté primární produkce (NPP). Odečtením uvolněného CO₂ do atmosféry heterotrofní respirací od NPP získáme hodnotu čisté ekosystémové produkce (NEP). Snížením NEP o další uvolnění CO₂ do atmosféry způsobené přírodními nebo antropogenními disturbancemi (požáry, těžbou apod.) získáme dlouhodobou hodnotu čisté produkce biosféry (NBP). (Upraveno podle: https://archive.ipcc.ch/ipccreports/sres/land_use/index.php?idp=24.)

Respirační tok v lesních ekosystémech

Respiraci lesních ekosystémů je možné rozdělit na tzv. autotrofní a heterotrofní složku. Autotrofní respirace je respirace všech organismů schopných fotosyntézy, především stromů (ale mohou to být i keře, byliny či mechy). Probíhá ve všech částech stromů – listech a nadzemních i podzemních pletivech. Autotrofní respirací se vrací přes 50 % CO₂ vázaného fotosyntézou (GPP) a je zdrojem energie pro udržení stávajících struktur i pro tvorbu nových pletiv a růst. Heterotrofní respirace se týká heterotrofních organismů, jako jsou půdní mikroorganismy (bakterie, archea a houby) a makrofauna, která má ale tak malý podíl na celkovém dýchání ekosystému, že je zanedbávána. Podíl respirace na množství asimilovaného uhlíku se v lesních ekosystémech značně liší a do velké míry závisí na klimatu, stáří lesa, disturbancemi a druhovém složení.

Autotrofní a heterotrofní respirace reagují odlišně na environmentální faktory. Obecně je respirace, jakožto enzymatický proces, závislá na teplotě. Heterotrofní respirace půdy je také velmi citlivá na dostupnost půdní vody. Je-li vody nedostatek, vyskytuje se v půdě jen omezené množství rozpuštěných organických látek a živin. Naopak v přemokřené půdě, například v zaplavených lužních lesích, trpí kořeny rostlin a mikroorganismy nedostatkem kyslíku v půdních pórech. Aktivita mikroorganismů je však také vázána na přísun organických látek od rostlin, například kořenových exudátů, odumřelých jemných kořenů nebo listového opadu. Dynamika autotrofní respirace je kromě teploty řízená aktuálními energetickými nároky na tvorbu nových pletiv (především tvorbu listů, přírůst kmene a růst jemných kořenů).

V globálním měřítku je respirace lesních ekosystémů závislá na průměrných ročních teplotách a množství srážek. Nejvyšší respirace je tedy ve vlhkých tropických oblastech, nejnižší naopak v boreálních lesích, kde je respirace limitována především nízkými teplotami (srovnej s [kap. 6.2](#)).

Box 2: DÝCHÁNÍ PŮDY

Heterotrofní organismy (živočichové, houby, bakterie a mnoho dalších mikroorganismů) využívají k získání energie pro život dýchání, tedy rozklad organických látek až na CO_2 a H_2O . V lesních ekosystémech připadá více než 50 % celkového množství CO_2 uvolněného dýcháním na půdu, kde jsou respiračně aktivní kořeny rostlin a půdní mikrobiom (archea, bakterie a houby). Dýchání je závislé především na teplotě a dostupnosti vody, kyslíku a substrátu. Dýchání půdy lze tedy rozdělit na dýchání kořenové, rhizomikrobiální (sem patří především mykorhizní houby a jiné mikroorganismy rozkládající kořenové exudáty), mikrobiální využívající organický materiál v rhizosféře a mikrobiální využívající organický materiál v půdě bez kořenů (Kuzyakov, 2006).

Organické látky se do půdy dostávají například přímým transportem asimilátů do kořenů. Tento tok se většinou pohybuje okolo 30–60 % čisté produkce fotosyntézy, je obecně vyšší u jehličnatých porostů a roste směrem k boreálnímu pásmu. Například u douglasky tisolisté činí až okolo 70 % čisté primární produkce (Lynch a Whipps, 1990). Z kořenů mohou uhlíkaté sloučeniny putovat do mykorhizních partnerů, a to přes symbiotické rozhraní, nebo přímo do půdního prostředí, například jako exudáty či mucilagy (viz [kap. 3.2](#) a [4.3](#)). Dalším významný tok uhlíku do půdy představují odumřelé zbytky nadzemní i podzemní biomasy. Vstup organické hmoty do půdy bývá u lesních ekosystémů vyšší než ztráty uhlíku procesem dýchání. Proto jsou lesní půdy důležitým dlouhodobým uhlíkovým sinkem. Narušením této rovnováhy ve prospěch dýchání (např. kácením, disturbancí) může dojít k velkým ztrátám nahromaděného organického materiálu a s tím spojeným výdejem CO_2 zpět do atmosféry.

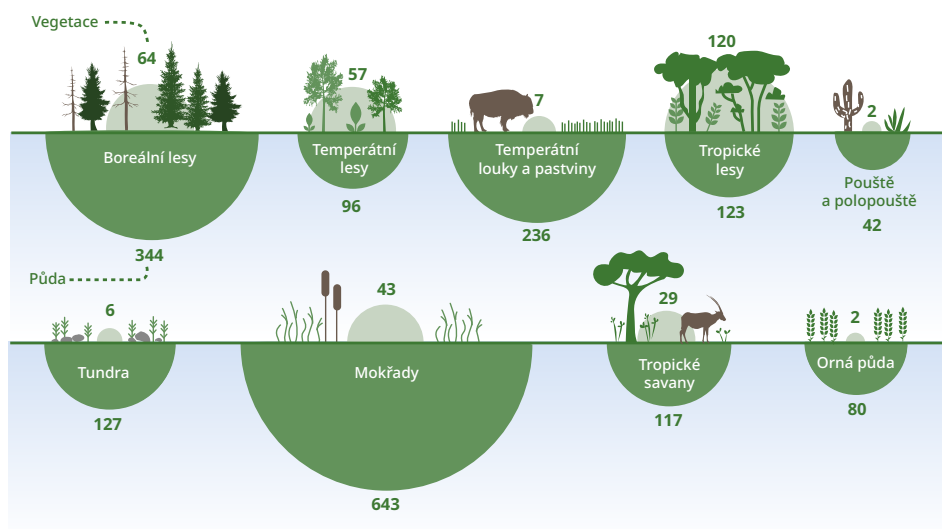
Sekvestrace uhlíku v lesních ekosystémech

V souvislosti s primárními producenty, klimatickou změnou a hospodařením s přírodními zdroji se v posledních desetiletích dostal do popředí zájmu politiků i vědecké komunity proces ukládání a zadržení uhlíku v ekosystémech planety označovaný termínem **sekvestrace uhlíku**. Uhlík, v podobě molekuly CO₂, je významným tzv. skleníkovým plynem. Jeho, byť jen stopová, koncentrace v atmosféře každoročně stoupá, a tím je skleníkový efekt zesilován. Koncentrace CO₂ je sice v atmosféře prostorově proměnlivá a vykazuje typickou sezónnost, ale trend jejího růstu je nepochybnitelný. Časově nejdelsí řada měření (od roku 1958) se provádí na výzkumné stanici na vulkánu Mauna Loa na ostrově Havaji (více viz [kap. 6.2](#)). Poznání mechanismu ukládání uhlíku z atmosférického CO₂ do ekosystémů a postupy vedoucí k jeho delšímu uchování mimo atmosféru mohou být významnými nástroji pro mírnění – **mitigaci** – klimatické změny. Se sekvestrací uhlíku souvisí jeden významný pojem, a to **doba zadržení uhlíku** (*carbon residence time*). Pokud hovoříme o sekvestraci uhlíku v ekosystémech jako o nástroji ke zmírnění klimatické změny, musíme znát každoroční vstupy a výstupy uhlíku z ekosystému a jejich rozdíl (bilance) musí být v ekosystému uložen po staletí (doba zadržení uhlíku). Zdůrazněme, že se i v rámci dělení ekosystémů vyskytuje významná variabilita v odhadech uloženého uhlíku (např. ne všechny doubravy ukládají stejné množství uhlíku). Obdobně musíme uvažovat i při porovnávání uloženého uhlíku na úrovni světových biotů, které jsou tvořeny širokou škálou různých ekosystémů. Dále do těchto generalizovaných kalkulací vstupuje i nejistota způsobená nejednoznačností definic. Pro všeobecný přehled však můžeme uvést, že terestrickým biotem s největší zásobou uhlíku v půdě i celkově jsou boreální lesy, následované tropickými lesy, které naopak vážou nejvíce uhlíku ve vegetaci ([tab. 5.1.1](#)). S výjimkou tropických lesů je v půdách terestrických ekosystémů uloženo výrazně více uhlíku než v jejich vegetaci. [Obrázek 5.1.2](#) vycházející z [tabulky 5.1.1](#) prezentuje data z pohledu zásob uhlíku na jeden hektar. Na jednotku plochy je průměrně uloženo nejvíce uhlíku v mokřadech (hlavně pod povrchem) a poté v boreálních lesích.

Tab. 5.1.1 Globální zásoba uhlíku ve vegetaci a v půdě do hloubky 1 metru v terestrických biomech. (Upraveno podle: IPCC, 2000.)

BIOM	ROZLOHA (10 ⁹ ha)	GLOBÁLNÍ ZÁSoby UHLÍKU (Gt C)		
		Vegetace	Půda	Celkem
Tropické lesy	1,76	212	216	428
Temperátní lesy	1,04	59	100	159
Boreální lesy	1,37	88	471	559
Tropické savany	2,25	66	264	330
Temperátní louky a pastviny	1,25	9	295	304
Pouště a polopouště	4,55	8	191	199
Tundra	0,95	6	121	127
Mokřady	0,35	15	225	240

BIOM	ROZLOHA (10 ⁹ ha)	GLOBÁLNÍ ZÁSoby UHLÍKU (Gt C)		
		Vegetace	Půda	Celkem
Tropické lesy	1,76	212	216	428
Orná půda	1,60	3	128	131
Celkem	15,12	466	2011	2477



Obr. 5.1.2 Průměrné zásoby uhlíku (tuny na hektar) uloženého ve vybraných suchozemských biomech. (Upraveno podle: Smith a Neufeld, 2023 a podle dat IPCC, 2000.)

V případě rychlerostoucích a dynamicky se vyvíjejících porostů se může zdát rychlý růst, a tedy ukládání uhlíku do biomasy, jako slibný ukazatel, ale doba zadržení uhlíku se v takových případech může rovnat pouze několika desetiletím. Obdobný efekt může mít i růst teploty, na což stromy reagují na jedné straně zrychlením růstu, ale zároveň dřívě umírají. Vyšší teplota urychluje dekompozici půdní organické hmoty, a doba zadržení uhlíku se tak zkracuje. Pokud bychom tedy chtěli podpořit co nejvyšší sekvestraci uhlíku v lesních ekosystémech, měli bychom se zaměřit spíše na dlouhodobé, na uhlík bohaté lesní ekosystémy. Nejen biomasa rostlin, ale především půda je významným úložištěm uhlíku v lesních ekosystémech. Jednotlivé lesní ekosystémy se mohou výrazně lišit v poměru uhlíku uloženého v nadzemní biomase a v půdě, všeobecně ale můžeme říci, že lesní půda obsahuje přibližně třikrát více organického uhlíku (půdní organické hmoty), než je uloženo v nadzemní biomase. Pro představu: smíšené lesy mívají v horizontech nadložního humusu okolo 13 t C/ha a jehličnaté i více než 18 t C/ha. V minerální půdě jsou tyto hodnoty průměrně 84, resp. 88 t C/ha. Množství uhlíku uloženého v půdě je rovněž odvozeno od matečné horniny. Na vápenatých podkladech byly zjištěny zásoby 115–138 t C/ha (listnaté a jehličnaté porosty)

a na silikátových horninách přibližně o třetinu méně (Jandl et al., 2021). Přirozeně se tedy nabízí otázka, zda není možné sekvestraci uhlíku v lesní půdě zvýšit. Zásoba uhlíku v půdě je relativně stabilní. Půdní mikrobiom přeměňuje rostlinné zbytky v půdní organickou hmotu, která může mít dobu zadržení i tisíce let. Půdní organická hmota však neobsahuje pouze zde zmiňovaný uhlík, ale „uzamyká“ také mnoho dalších prvků, které rostliny potřebují pro svůj růst (zároveň tak mírní jejich ztráty, podrobněji viz [kap. 5.2](#)). Sekvestrace půdního uhlíku v lesích mírného pásma je ovlivněna několika faktory, jako je klima, typ půdy, vegetace a hospodaření. Obecně platí, že faktory, které ovlivňují sekvestraci půdního uhlíku v lesích, jsou složité a vzájemně propojené a rozdíly mezi různými typy lesů mohou být velmi variabilní v závislosti na místních podmínkách. Přesto můžeme mezi různými typy lesů mírného pásma identifikovat některé obecné rozdíly. Jehličnaté lesy obvykle mají mocný organický horizont z opadu, což může přispívat ke zvýšené sekvestraci půdního uhlíku. Jehličnany však mívají mělký kořenový systém, což může omezit množství uhlíku, který se ukládá v hlubších vrstvách půdy. Listnaté lesní porosty mívají rozmanitější škálu rostlinných druhů s hlubšími a složitějšími kořenovými systémy než lesy jehličnaté. To může vést k většímu ukládání uhlíku v hlubších vrstvách půdy, stejně jako ke zvýšenému koloběhu živin a rychlosti rozkladu organické hmoty. Smíšené lesy, které obsahují jehličnaté i listnaté dřeviny, mohou mít nejvyšší potenciál sekvestrace půdního uhlíku díky kombinovaným účinkům tloušťky organické vrstvy, hloubky kořenového systému a rozmanitosti rostlinných druhů. Sekvestrace uhlíku v půdě může být také ovlivněna způsobem, jakým jsou lesy obhospodařovány. Největší dopad na uhlíkové zásoby v půdě má intenzivní těžba dřeva, především holoseče. Těžba má největší dopad na zásobu uhlíku v nadložním humusu (v listnatých porostech jde o pokles až o 40 %, v jehličnatých a smíšených až o 30 %; Nave et al., 2010). Efekt těžby na zásobu uhlíku ve spodnějších, minerálních horizontech nelze generalizovat a závisí na dalších půdních parametrech. Pokud však dojde k poklesu zásoby uhlíku v půdě těžbou, obnovou (*recovery*) původní zásoby uhlíku v půdě trvá desítky let (vyhodnocení 432 studií; Nave et al., 2010). Vystavení půdy přímému slunečnímu záření vede ke zvýšení teploty povrchu půdy, což má za následek i zrychlení dekompozičních procesů v půdě a rychlé ztráty organického materiálu, který se v půdě akumuloval v předchozích obdobích. Proto je třeba zapojit spíše nepasečné formy lesního hospodaření s využitím výběrných principů.

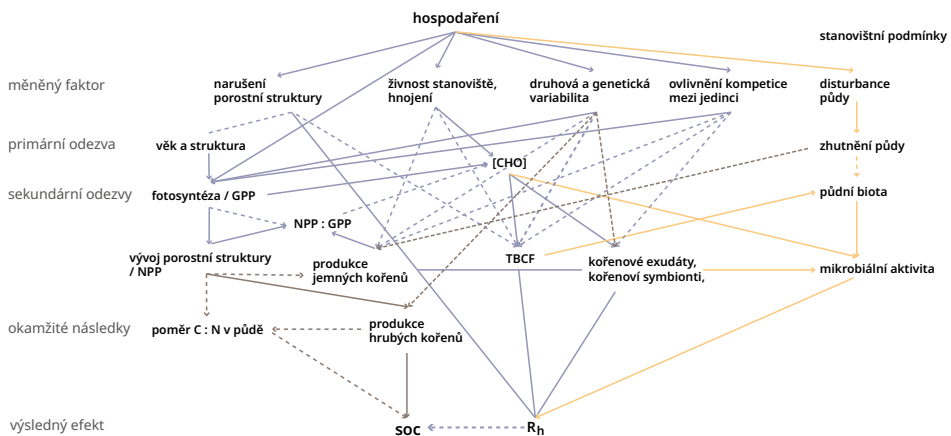
Mrtvé dřevo hraje v lesních ekosystémech nezastupitelnou roli nejen z pohledu sekvestrace uhlíku (viz [kap. 2.2](#) a [2.3](#)). S odhadem množství stojícího a ležícího mrtvého dřeva je spjata vysoká míra nepřesnosti (různé stupně rozkladu a fragmentárnost materiálu, časová náročnost, málo dostupná historická data apod.; Kaaraka et al., 2021, Shvidenko et al., 2023). Mrtvé dřevo během procesu dekompozice ovlivňuje množství půdní organické hmoty, prostorovou mozaikovitost habitatů, a tím i biodiverzitu různých druhů organismů, půdní vlhkost, půdní procesy (podzolizaci nebo okyselování) a koloběh živin nebo slouží jako substrát pro růst rostlin včetně obnovy lesních dřevin, nebo se dokonce podílí na tvaru, funkci a struktuře vodních toků a morfologii svahů (Svoboda, 2007). Bylo prokázáno, že mrtvá hmota různých druhů dřevin nebo různý stav rozkladu dřevin odlišně ovlivňuje sekvestraci uhlíku. Dynamika dekompozičních procesů je dále ovlivněna například podnebím –

teplejší klima urychluje rozklad mrtvé biomasy (Błońska et al., 2019). Bylo například prokázáno, že méně intenzivní hospodaření způsobené ztíženou terénní dostupností, menší úživností stanoviště a vyšším věkem porostu pozitivně ovlivňuje množství mrtvého dřeva v lokalitě (Bujoczek et al., 2021). Současná literatura upozorňuje na skutečnost, že i v dnešní době přetrvává nedostatečné propojení mezi aktuálními vědeckými poznatky, vyhovující evidencí mrtvého dřeva a cíleným hospodařením v lesích za účelem zvýšení množství mrtvé hmoty (Kaarakka et al., 2021).

Plocha lesů na evropském kontinentu a v nich uložený uhlík se za poslední desítky let významně zvýšila (v období let 1950–2000 přibližně o 30 %, 1990–2022 o ± 9 %; Forest Europe, 2020), a to převážně díky zalesňování málo produktivních zemědělských ploch a díky přirozené expanzi lesa (Gold et al., 2006, Forest Europe, 2015, Vilén et al., 2016). Generalizovaně dosahuje výše těžeb v Evropě dlouhodobě méně než 80 % ročního přírůstu. To má za následek zvýšení množství uhlíku uloženého v evropských lesích, ale i vyšší sekvestraci uhlíku na jednotku plochy. Pokud porovnáme „výkon“ lesů při sekvestraci uhlíku s produkcí skleníkových plynů v Evropské unii, pak lesy poutají přibližně 10 % objemu emitovaných skleníkových plynů v EU. Pokud pro komplexnější odhad připočteme produkty ze dřeva (v nichž je rovněž uložen uhlík) nebo efekt náhrady biomasy za fosilní paliva a ostatní produkty z fosilních zdrojů, získáme hodnotu přibližně 13 %. Dnešní odhady predikují, že při správné motivaci členských států EU ke zefektivnění managementu lesa může tato hodnota dosáhnout až 22 % současných emisí skleníkových plynů (Hetemäki et al., 2022, Nabuurs et al., 2015). Při návrzích managementu lesa je však nezbytné počítat s efektem klimatické změny a do návrhů managementu je potřeba zapracovat výsledky modelů budoucího klimatu na daném místě (srovnej s kap. 2.1 a 6.2).

Vlastní management lesních ekosystémů má významný vliv na produktivitu lesa i na sekvestraci uhlíku (obr. 5.1.3; Noormets et al., 2015). Neustálé rozšiřování seznamu služeb, které očekáváme od lesních ekosystémů (někdy jsou tyto služby dokonce považovány za důležitější než funkce produkční), podněcuje i otázky na optimalizaci vlastního managementu (zajišťující rovněž adekvátní odolnost a rezilienci ekosystémů). Dostáváme se tak před velmi složitou otázkou, jak adekvátně ocenit jednotlivé přínosy ekosystému, abychom mohli management optimalizovat. V hospodářských lesích hovoříme například o druhovém složení, horizontální a vertikální struktuře, věkové struktuře jedinců, hospodaření s vodou, výchově, otázce těžby a potěžebních zbytků, rozčleňování porostů přibližovacími linkami, provádění zpevňovacích sečí, managementu dlouhodobě zanedbaných porostů, obnově lesa na kalamitních plochách, otázkách ochrany lesa, podpoře biodiverzity apod. Abychom mohli vyhodnotit efekt jednotlivých managementových nástrojů, musíme znát i dlouhodobý efekt konkrétního opatření na produktivitu a sekvestraci uhlíku, a to nejlépe v porovnání s přirozenými ekosystémy (Noormets et al., 2015). Všeobecně můžeme říci, že v porovnání s přirozenými lesy tvoří obhospodařované lesy spíše mladší jedinci, tyto lesy mají často pozměněnou druhovou skladbu s preferencí jehličnanů a celková zásoba uhlíku je v nich nižší (až o 50 %). V hospodářských lesích jsou hodnoty hrubé a čisté primární produkce srovnatelné s přirozenými lesy, nicméně hospodářské lesy se vyznačují vyšší zásobou nadzemní biomasy a naopak

přirozené lesy mají v porovnání s lesy hospodářskými více biomasy jemných kořenů a kořenových symbiontů. Na obr. 5.1.3 je znázorněn efekt hospodaření v lesích na vybrané parametry související s produktivitou a sekvestrací uhlíku. Lesní management má mimo jiné dopad na porostní strukturu, dostupnost živin, druhovou strukturu a genetickou variabilitu, zásadním způsobem ovlivňuje vnitrodruhovou i mezidruhovou kompetici v každém lesním porostu a je rovněž zodpovědný za použité technologie a s tím související provoz strojů a zařízení s potenciálem narušovat půdu. Je důležité si uvědomit, že každé managementové rozhodnutí přímo ovlivňuje i primární produkci, alokaci biomasy do jednotlivých frakcí (jemných a hrubých kořenů, kmenů, větví, listů nebo květů a plodů) i množství uhlíku uloženého v půdě.



Obr. 5.1.3 Diagram efektu managementu na produktivitu lesa a sekvestraci uhlíku. Plné šipky označují pozitivní účinek a přerušované šipky negativní. Zkratky: GPP – hrubá primární produkce; NPP – čistá primární produkce; /CHO/ – koncentrace cukrů; TBCF – celkový podpovrchový tok uhlíku; C : N – poměr uhlíku k dusíku; BG – C – podpovrchový uhlík; SOC – půdní organický uhlík; R_h – heterotrofní respirace. (Upraveno podle: Noormes et al., 2015.)

I přes veškerou míru nejistoty (vstup parametrů politických, socioekonomických, klimatických, biologických apod.) při provádění výpočtů a odhadů sekvestrace uhlíku v lesních ekosystémech nabízí současná literatura řadu faktů a doporučení. Hospodaření v lesních ekosystémech je pro zásobu uhlíku i pro roli lesů v uhlíkovém sinku obdobně důležité (z pohledu míry možného ovlivnění) jako potenciální impakt klimatické změny. Intenzivnější hospodaření (silnější probírky, kratší obmýtí) všeobecně snižuje sekvestraci uhlíku.

Některé studie však uvádějí, že na jistých stanovištích může být navzdory změně hospodaření spočívající v navýšení příjmu a zásoby uhlíku (s efektem zmírnění klimatické změny – mitigace) nárůst sekvestrace uhlíku omezený nebo žádný (Dalmonech et al., 2022). Na naplnění potenciálu (saturaci) lesů jako uhlíkového sin-

ku do lesní biomasy v obhospodařovaných evropských lesích upozorňovali již dříve Nabuurs et al. (2013) (srovnej rovněž s [kap. 6.2](#)). Příčinu této saturace identifikovali v dosažení dynamické rovnováhy mezi intenzivním lesním managementem, druhovým složením a věkovou strukturou lesů. Tyto poznatky doplňují i důvody, vyplývající z podstaty samotné klimatické změny: v prostředí s častějšími disturbancemi a zvýšenou mortalitou dřevin může docházet i ke snížení zásob uhlíku v lesích, zvláště u porostů špatně adaptovaných, ale i při extrémním průběhu klimatické změny u všech porostů. Zde musíme upozornit na 1) rozdíl mezi snahou vázat co nejvíce uhlíku z atmosféry (CO₂), a mírnit tak klimatickou změnu a na 2) adaptaci lesních ekosystémů na klimatickou změnu (např. zvýšení druhové bohatosti, strukturní bohatosti ekosystémů, zvyšování genetické diverzity v rámci jednotlivých druhů, zvyšování odolnosti proti biotickým a abiotickým vlivům, přestavbou ohrožených porostů, snížení zásoby apod.; Brang et al., 2014).

V zájmu lokálních komunit, jednotlivých národů i celého lidstva je nechat dostatečný prostor samotné existenci lesních ekosystémů, které nám poskytují stále nedoceneně široké spektrum ekosystémových služeb (produkčních, regulačních, kulturních, podpůrných; *Millennium Ecosystem Assessment*, 2005). Sekvestrace uhlíku v lesních ekosystémech má výrazný podíl na regulaci globálního klimatu. Abychom však mohli začít kalkulovat s parametrem „doba zadržení uhlíku“, musí se nejprve určitý uhlík uložit, lesní ekosystém musí být uhlíkovým sinkem (příjemcem uhlíku z atmosféry). S klimatickou změnou se však občas vyskytují období, kdy lesní porosty přirůstají velmi málo (nebo dokonce odumírají) a suma autotrofního a heterotrofního dýchání na konkrétní ploše převyšuje vázání uhlíku všemi autotrofními organismy (negativní uhlíková bilance). Tento stav přichází v době, kdy je alespoň jeden parametr na hranici nebo za hranicí ekologické valence konkrétního jedince, druhu nebo populace (nejčastěji se jedná o stres z nedostatku vody v půdě). Proto je v našem zájmu udržovat, podporovat, nebo dokonce vytvářet fungující, rezistentní a rezilientní lesní ekosystémy, adaptované na nynější i předpokládané budoucí podmínky (biotické i abiotické; viz rovněž [kap. 6.1](#)). V prostředí temperátních lesů střední Evropy můžeme vzít v úvahu dva potenciální mechanismy, které nám k tomu mohou (ale nemusejí) pomoci: 1) sekundární sukcesi a 2) hospodaření člověka (management) s přírodními zdroji v krajině. **Sekundární sukcesí** rozumíme neustálý vývoj ve složení a struktuře společenstev jako reakce na panující podmínky prostředí (primární sukcese je vznik společenstva na novém, dříve neosídleném stanovišti, např. na lávových polích). Sekundární sukcese má však z pohledu člověka určité nevýhody, jakými jsou například dlouhý časový horizont vývoje, omezené potenciální genetické zdroje pro tvorbu adaptovaného společenstva, potenciálním přirozeným společenstvem pro dané podmínky nemusí být lesní ekosystém, ale například step nebo lesostep apod. Pro studium sekundární sukcese jsou neocenitelným zdrojem zvláště chráněná území pralesovitého charakteru (např. Žofínský nebo Boubínský prales; Vrška, 2018). Intervence člověka prostřednictvím **adaptačních strategií** jsou však častějším nástrojem, jak se pokusit přizpůsobit lesní ekosystémy aktuálním podmínkám a snažit se o mírnění (mitigaci) projevů klimatické změny skrze sekvestraci uhlíku. I v tomto případě čelíme určitým úskalím, jako jsou například legislativní

rámec snižující flexibilitu lesního managementu, používání stereotypních postupů s opatrností k inovacím, všeobecný konzervatismus oboru, poměrně vysoké náklady v porovnání s výnosy, informační bariéry nebo nedostatečné sdílení zkušeností (Pudivítrová a Jarský, 2011, Bowditch et al., 2022). Adaptační strategie nelze zcela generalizovat. Lesní hospodáři musí reflektovat lokální variabilitu přírodních podmínek (Vrška, 2021). Pro efektivnější sekvestraci uhlíku a eliminaci rizikových momentů (sucha, bořivých větrů, extrémních srážek, teplotních extrémů, přemnožení škůdců apod.) se v podmínkách střední Evropy nabízí řada opatření vedoucí k rezistentním a rezilientním lesním ekosystémům. Ty jsou přehledně představeny v *Katalogu lesnických a adaptačních opatření* (Čermák et al., 2016). Jmenujme například využívání přirozené obnovy, zvýšení pestrosti dřevinné skladby, rozrůznění věkové a prostorové struktury, častější výchovné zásahy, maloplošné podrostní a nepasečné způsoby hospodaření, snížení škod způsobené těžbou a transportem dřeva, snížení poškozování spárkatou zvěří, snižování obmýtí, omezení odvodňování a zvýšení retence vody nebo uplatnění sukcesních dřevin při obnově kalamitních holin. Obdobné adaptační strategie, avšak specificky zaměřené na sekvestraci uhlíku v lesních ekosystémech, nabízí americký klimatolog Todd Ontl. Ve své publikaci (Ontl et al., 2020) zmiňuje sedmero adaptačních strategií:

1. udržení nebo rozšíření **plochy lesních ekosystémů** (např. boj s odlesňováním, implementace agrolesnictví, hledání vhodných lokalit pro zalesnění včetně urbánních lokalit),
2. zajištění základních **ekologických funkcí** (např. ochrana půdy, hospodaření s vodou, boj s invazními druhy, zvyšování odolnosti proti škůdcům a patogenům, včasná výchova porostů),
3. omezení uhlíkových **ztrát disturbancemi** včetně požárů (např. práce s ohněm v ekosystémech původně přizpůsobených požárům, vytváření překážek pro oheň, aby se snížilo riziko rozsáhlých a katastrofických požárů, změna struktury ekosystémů, aby se snížilo riziko, závažnost a rozsah požárů, škod větrem nebo námrazou),
4. **podpora obnovy** po disturbancích (např. okamžitá obnova lesa po disturbanci, obnova rozmanitými druhy odolnými vůči předpokládaným budoucím podmínkám, důsledná ochrana obnovených ploch),
5. upřednostnění managementu lokalit **s vysokou sekvestrací uhlíku** v krajině,
6. **zachování nebo zvyšování zásoby uloženého uhlíku** při udržení charakteru lesa (práce s druhovou strukturou, tloušťkovou a výškovou rozrůzněností, texturou, odumřelou biomasou, využívání produkční kapacity stanoviště, upřednostňování druhů a genotypů s širokou ekologickou valencí k vodě /vlhkost půdy a vzduchu/ a teplotě),
7. zachovávání nebo zvyšování sekvestrační kapacity využíváním **významných změn** v lesních ekosystémech (např. podpora a introdukce dřevin odolných vůči předpokládaným budoucím podmínkám, práce s druhovým složením a strukturou porostů, nevolit druhy pouze dle objemové produkce, ale zohlednit i hustotu dřeva).

Na sekvestraci uhlíku v lesních ekosystémech je však nutné pohlížet i ze širší

perspektivy. Příkladem je koncept *climate-smart forestry* poukazující na **adaptaci** na klimatickou změnu, **mírnění** dopadů klimatické změny i **sociální rozměr** (Tognetti et al., 2022). Dále je vhodné zmínit, že na zde popisovanou sekvestraci uhlíku v ekosystémech navazuje další, neméně rozsáhlé téma **ukládání uhlíku v produktech, hodnocení jejich životnosti, možností jejich recyklace a zpětného uvolňování uhlíku do atmosféry na konci životnosti** (Müller et al., 2020).

5.1.3 Odhad biomasy primárních producentů

Abychom byli schopni kvantifikovat nebo porovnat zásobu biomasy primárních producentů a její změny v čase v konkrétních lokalitách, musíme mít nástroj pro odhad jednotlivých složek v rámci konkrétního ekosystému. Volba použité metody se zásadním způsobem odvíjí od druhového složení studovaného společenstva, požadovaného detailu a přesnosti, našich dřívějších expertních zkušeností, lidských, technických a finančních zdrojů, časových možností, dříve použité metody, na jejíž data budeme navazovat, legislativních omezení a podobně. V zásadě však rozlišujeme metody destruktivní a nedestruktivní, případě invazivní a neinvazivní. Je dobré si říci, že při práci ve venkovních podmínkách se jedná vždy o **odhad**, kolik se dané biomasy nebo její frakce na konkrétní ploše v daném čase nachází. S rozvojem technických a IT možností dochází k neustálému vývoji nových metod se snahou zvýšit přesnost, snížit časovou a finanční náročnost nebo vypracovat postupy, umožňující odhadnout konkrétní parametr na větších plochách – *upscaling* (např. na regionální, národní nebo kontinentální úrovni). Před jakýmkoliv vzorkováním bychom měli zaprvé provést literární rešerši na dané téma a nastudovat si ověřené metody řešící konkrétní téma. Snahou vědecké komunity je sjednotit postupy, kterých je doporučeno se držet. Proto se zveřejňují **standardizované vzorkovací protokoly**, které se snaží obsáhnout co nejširší spektrum výzkumných metod a zajišťují porovnatelnost a opakovatelnost jednotlivých studií (Halbritter et al., 2019). Za druhé bychom před vlastním vzorkováním měli stanovit variabilitu parametrů v rámci společenstva (např. tloušťkové složení stromové vegetace, počet druhů apod.) nebo počet homogenních celků na zkoumané ploše (např. u travinné vegetace). Obecně platí, že čím větší je variabilita nebo vyšší počet homogenních celků, tím více vzorníků, vzorkovacích plošek nebo odběrných míst musíme analyzovat (Cornish, 2006, Halbritter, 2019). Vždy tedy musíme hledat kompromis mezi dostačující přesností a statistickou významností versus časovou náročností, finančními náklady, technickou náročností, rizikem poškození biotopu, prevencí úrazů apod. Existuje celá řada odborných knih i vědeckých časopisů pojednávajících o metodách studia zásoby a tvorby biomasy primárních producentů. Není tedy v možnostech této knihy představit všechny používané metody.

Často používanými metodami pro odhad biomasy primárních producentů jsou alometrické rovnice a expanzní faktory (*biomass expansion factors* – BEFs). Alometrické rovnice jsou používány pro odhad biomasy od trav až po keřové a stromové druhy dřevin. Alometrické rovnice vycházejí z biometrických zákonitostí a z jednoduchého a všeobecně známého předpokladu, že například větší strom má více

kořenů nebo že objemnější koruna stromu má více listoví. Stručně řečeno využívají alometrické rovnice snadno měřitelné parametry pro odhad parametrů velmi obtížně zjištělných. Jsme tedy schopni odhadnout například biomasu kořenů (jinak velmi obtížně měřitelná frakce biomasy), pokud známe výčetní tloušťku stromu (snadno měřitelná). Nejčastější podobou je mocnná funkce $Y = aX^b$ (Y je biomasa konkrétní frakce, jako jsou kmen, hroubí, kořeny, listoví, borka..., X je vysvětlující proměnná, tedy např. výčetní tloušťka stromu, výška stromu, délka koruny..., koeficienty a a b určují průběh funkce; význam alometrie při zjišťování vnitrodruhových a mezidruhových vztahů mezi dřevinami již byl rozebrán v [kap. 4.9](#)). Literatura nicméně uvádí i mnohem složitější tvary s více koeficienty a vstupními parametry, sloužící pro přesnější odhad biomasy. Lze v ní nalézt rozsáhlé **kompiláty alometrických rovnic** (např. Zianis et al., 2005) dle druhu dřeviny, frakce biomasy, státu, odkud studie pochází, rozsahu platnosti (definiční obor) nebo dle potřebných vstupních parametrů. Dalším typem zdrojů jsou zobecněné alometrické rovnice (např. Wirth et al., 2004), shrnující několik lokálních studií do jedné, použitelné v celém regionu (např. ve střední Evropě) a platné pro široké rozpětí nadmořských výšek, dimenzí a věku stromů apod. Dalším typem jsou velmi specifické lokální alometrické rovnice, platné a velmi přesné pro konkrétní porosty. Často jsou konstruovány z malého množství vzorníkových stromů a jejich přenositelnost na jiné porosty je dosti omezená, protože reflektují stav biomasy stromů rostoucích v konkrétních podmínkách (úživnost stanoviště, lesnický management, hustota porostu, historický vývoj, aktuální věk, provenience, bonita dřeviny apod.), tedy v růstových podmínkách měnících se v řádu desítek až stovek metrů napříč lesním prostředím (Vorster et al., 2020).

Tvorba alometrických rovnic tradiční destruktivní metodou je velmi náročný proces. Pouze pro ilustraci: terénní práce vzorkování nadzemní biomasy jednoho dospělého stromu trvá tříčlennému týmu 1–4 dny dle zvoleného standardizovaného vzorkovacího protokolu. Pokud je cílem prováděné studie i kořenový systém, doba terénní práce se přibližně zdvojnásobí. Následuje laboratorní zpracování (separace jehlic, odlupování borky od kmenových kotoučů, dočišťování vzorků kořenů, měření hustoty dřeva, letokruhová analýza, vážení v čerstvém stavu, skenování vzorků listoví pro stanovení specifické listové plochy, sušení a opětovné vážení, příprava a analýza vzorků chemickou analýzou apod.). Dalším krokem je digitalizace a kompletace dat. Po zpracování stanoveného množství vzorníkových stromů následuje matematické a statistické zpracování dat. Výsledkem regresních analýz, volby nejvhodnějšího tvaru rovnice a výpočtu koeficientů rovnic získáme sadu alometrických rovnic pro vybrané frakce. Z popisu výše je patrné, o jak náročně získaných a cenných datech hovoříme. S rozvojem přístrojů a IT technologií lze dnes vytvářet alometrické rovnice nedestruktivními metodami, například pomocí dálkového měření vzdáleností prostřednictvím pulzů laserových paprsků (LIDAR; Lau et al., 2019). Nevýhodou použití alometrických rovnic je nutnost dosazení vstupních parametrů pro každý jednotlivý strom, pracují tedy na úrovni jedince (jako doplněk k alometrickým rovnicím je však možné využít metody fiktivního tloušťkového rozdělení stromů pomocí růstových modelů; Cienciala et al., 2008, Černý, 2005). Vhodným řešením pro odhad biomasy na rozsáhlejších plochách je využití tzv. **expanzních faktorů**

(ICPP, 2003, Marek et al. 2011). Ty jako nezávisle proměnnou nevyužívají například tloušťku nebo výšku stromu, ale objem kmene, případně doplněný věkem porostu, tedy parametry evidované v Lesních hospodářských plánech (LHP). V současné době je však celá řada sofistikovaných metod, které nám dovolují přesněji a detailněji, případně na větších územních celcích, studovat a odhadovat biomasu (nadzemní i podzemní složky) v ekosystémech. Jmenujme například automatické dendrometry, pozemní a letecké laserové skenování (LIDAR), analýzu obrazu, snímkování rybím okem (*fish eye*), georadar, elektromagnetickou indukci, elektrickou rezistivní tomografii či modifikovanou zemní impedanci.

V posledních desetiletích se pro stanovení sekvestrace uhlíku do lesních ekosystémů využívá metody *eddy-kovariance* (vířivá kovariance; Aubinet et al., 2012, Burba, 2022), která umožňuje podrobné studium dynamiky příjmu a výdeje uhlíku (CO₂) ekosystémem. Tato metoda je založena na extrémně rychlém měření vzdušných vírů a koncentrace CO₂ v nich. Oboje se měří 20krát za sekundu a z těchto dat se pak vypočítávají toky CO₂ mezi studovaným ekosystémem a atmosférou. Tato metoda umožňuje také měření toků vodní páry (evapotranspirace) a zjevného a latentního tepla. Eddy-kovarianční systém je umístěn nad studovaným lesním ekosystémem na meteorologickém stožáru a umožňuje měřit několik hektarů až desítek hektarů okolního lesního porostu. Na stanicích s eddy-kovariancí jsou měřeny také meteorologické prvky, jako je dopadající sluneční záření (kvantita i kvalita), teplota a vlhkost vzduchu a půdy, atmosférické srážky a často i různé fyziologické parametry stromů, jako jsou tloušťkový přírůst (automatickými dendrometry), tok vody kmenem (transpirační proud), index listové plochy, každoročně je prováděna inventarizace biomasy. Analýzou všech těchto parametrů můžeme stanovit vliv klimatických faktorů, včetně extrémních meteorologických situací, jako jsou například vlny veder spojené se suchem, na sekvestraci uhlíku lesním ekosystémem, hledat prahové hodnoty jednotlivých meteorologických prvků způsobujících stres, vytvářet matematické modely současného chování lesních ekosystémů a s jejich pomocí predikovat chování ekosystémů v podmínkách budoucího klimatu. Data a poznatky získané z eddy-kovariančních stanic se často kombinují s metodami dálkového průzkumu Země, z leteckých a satelitních pozorování (zejména multispektrální a hyperspektrální snímky), což umožňuje upscaling získaných poznatků z úrovně zkoumaného porostu na regionální až kontinentální úroveň. Data ze sítě eddy-kovariančních stanic jsou volně dostupná v databázi FLUXNET (viz <https://fluxnet.org/>). Více o eddy-kovariančních stanicích v České republice je k nalezení na adrese <http://www.czechos.cz/>.

5.2 CYKLUS PRVKŮ V LESNÍM EKOSYSTÉMU A KLÍČOVÁ MÍSTA SE ZAMĚŘENÍM NA DUSÍK A FOSFOR

Pavel Rotter

5.2.1 Limitace prvky, dlouhodobý vývoj

Hlavní primární producenti lesních ekosystémů – dřeviny – nepotřebují ke svému růstu a vitalitě pouze energii slunečního záření, uhlík z oxidu uhličitého a vodu. Klíčové jsou i další esenciální prvky. Ty, kterých jsou potřebná větší množství, nazýváme **makronutrienty** (N, K, P, Ca, S, Mg), ty potřebné v menších množstvích nazýváme **mikronutrienty** (např. B, Zn, Mn, Fe, Mo).

Nedostatek kteréhokoliv z těchto prvků **může limitovat růst a vitalitu dřevin, a tím i celého lesního ekosystému**. Z výše vyjmenovaných prvků se v souvislosti s lesními ekosystémy nejčastěji hovoří o limitaci dusíkem či fosforem. Biogeochemický cyklus těchto nutrientů patří spolu s uhlíkem v lesních ekosystémech k těm nejprostudovanějším, čehož využijeme i v této kapitole, kde si cyklus dusíku a fosforu i jejich recyklaci představíme podrobněji. Oba prvky jsou stěžejní pro vývoj, růst, rozmnožování, metabolismus i homeostázu každého živého organismu.

Box 1: PRVKY, NUTRIENTY, ŽIVINY

Z chemického a fyzikálního hlediska je identita atomu určena jeho protonovým číslem, tedy počtem protonů v jádře. Například uhlík jich má 6, dusík 7, kyslík 8. V chemii pak hovoříme o prvcích: *kyslík je prvek se silně oxidačními vlastnostmi, dusík je naproti tomu prvek inertní*. **Prvek** je látka složená ze stejného druhu neutrálních atomů, které mají shodné protonové číslo (avšak jejich nukleonová čísla mohou být různá). Z hlediska živých organismů však prvky nemají pro organismy význam ve své elektroneutrální formě, ale ve formě svých sloučenin. Rostliny nedokážou využít kovový elektroneutrální vápník či hořčík. Pokud tedy hovoříme o tom, že rostlina vstřebává vápník a že potřebuje minimálně takové či onaké množství tohoto prvku, jedná se vlastně o zjednodušení. Rostlina přijímá vápník ve formě vápenatých iontů Ca^{2+} , dusík například ve formě amonického iontu NH_4^+ , v němž je dusík sloučen ještě s jiným prvkem – vodíkem.

Dusík může být dokonce vstřebáván i ve formě jednoduchých organických sloučenin, které obsahují ještě uhlík, vodík a kyslík. Prvek ve formě vstřebatelné pro živé organismy by se mohl nazývat **nutrient** či **živina**. Obě označení jsou možná, první se však češtině příliš nepoužívá (zato v angličtině se používá běžně ve výše uvedeném smyslu). V této publikaci jsme se nakonec rozhodli používat preferenčně označení „prvek“, případně i označení „živina“. V případě použití pojmu „prvek“ ve zde uvedeném významu je třeba mít na paměti, že se jedná o posun významu tohoto slova oproti jeho fyzikálně-chemické definici.

Dusík je součástí aminokyselin, kde tvoří peptidickou vazbu. Právě tato vazba umožňuje řetězení aminokyselin, vedoucí ke vzniku proteinů (bílkovin, polypeptidů). Proteiny jsou pak nezbytné při růstu biomasy i regulaci metabolismu. Například téměř všechny enzymy jsou proteiny. Dusík tvoří ale i součást tzv. nukleových bází, základních kamenů DNA a RNA. Fosfor je součástí membrány každé buňky, tzv. cytoplazmatické membrány, kterou tvoří dvojitá vrstva fosfolipidů. Navíc vazby mezi fosforečnanovými zbytky v ATP hrají klíčovou roli i v energetice buňky – jedná se totiž o energii nabitě vazby, které slouží jako univerzální zdroj energie pro téměř všechny buněčné procesy. Produkce semen rovněž spotřebovává značná množství fosforu. Fosfor je pak nezbytný i pro vyzrávání dřeva.

Box 2: LIEBIGŮV ZÁKON MINIMA, LIMITACE, KOLIMITACE, NÁSLEDNÁ LIMITACE

Pokud hovoříme o **limitaci lesa** (nejčastěji primární produkce) některým z výše uvedených nutrientů, využíváme vlastně specifitější formulace **Liebigova zákona minima**. Podstata tohoto důležitého ekologického zákona, jehož aplikace vedla k masovému užití syntetických hnojiv v zemědělství, spočívá ve faktu, že pokud je některý z důležitých faktorů vzhledem k potřebě biosystému omezen, limituje to rozvoj celého systému, přestože hodnoty ostatních faktorů mohou být na optimální úrovni.

Kolimitace znamená, že rozvoj biosystému limitují současně dva faktory, například dusík a fosfor. K růstu primární produkce lesa by tedy mohlo teoreticky dojít pouze tehdy, pokud bychom do systému přidali oba nutrienty současně. Někdy se popisuje i následná limitace. V tomto případě sice systém aktuálně limituje pouze jeden faktor, ale pokud bychom jej optimalizovali, po prvotní pozitivní odezvě by se brzy dostavily projevy limitace faktorem jiným, celkový nárůst primární produkce by tedy nebyl výrazný.

V případě lesních ekosystémů se tradičně se soudilo, že většina jich je limitována dusíkem. Později se začalo hovořit o **kolimitaci** fosforem. Řada novějších studií však ukázala, že v současnosti většinu lesních ekosystémů v Evropě limituje fosfor, s případnou kolimitací či následnou limitací vodou nebo některým z prvků K, Mg, Ca. Proč došlo ke změně oproti dřívějšímu obecnému názoru, že lesy po celém světě limituje především dusík? Odpověď na tuto otázku vyvstane při pochopení cyklu dusíku a fosforu a jejich vstupů do ekosystému a rovněž při pochopení člověkem způsobených změn v prostředí.

Pojďme se tedy nejprve podívat na přirozené zdroje dusíku a fosforu v lesích. Neznáme žádné *všeobecně* rozšířené horniny, které by obsahovaly dusík v množstvích významných pro potřeby příjmu primárních producentů. Ani pozadová atmosférická (bez příspěvku antropogenního ovlivnění) depozice pro rostliny dostupných forem dusíku (tzv. reaktivního dusíku) není zdaleka dostatečná. Tato depozice dosahovala v Evropě před začátkem průmyslové revoluce desetin (!) kilogramu dusíku na hektar za rok ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$). Vysoká energie a teplota blesku v bouřích představuje dostatečně výkonný zdroj, aby převedla v atmosféře tolik rozšířenou, ale pro rostliny naprosto nevyužitelnou molekulu N_2 do reaktivních forem. Spotřeba reaktivního dusíku primárními producenty v temperátních lesích se však pohybuje ve stovkách $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$. Odkud se tento reaktivní dusík bere? Odpověď leží pod zemí. V půdě žijí skupiny bakterií různě silně podporované kořeny rostlin, které jsou schopné tzv. **biologické fixace dusíku**. Tato biologická fixace tvoří hlavní přirozený tok reaktivních forem dusíku do ekosystému a v temperátních lesích dosahuje hodnot v řádu jednotek až nižších desítek $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$. V případě raných sukcesních stadií lesů může být vyšší. Stručně řečeno, dusík se přirozeně dostává do lesa především díky činnosti mikroorganismů.

Horniny přirozeně obsahují minerály, které skýtají pro primární producenty signifikantní množství fosforu. Minerálů, ze kterých dokážou primární producenti a na ně navázaný půdní mikrobiom fosfor efektivně získat, je však omezené množství (rostliny a další půdní život proniknou pouze do určité hloubky), a během dlouhodobého vývoje lesního ekosystému tak postupně dochází k vyčerpávání zásob fosforu. Atmosférická depozice fosforu, která se ani v průmyslovém věku oproti té přirozené příliš nezměnila, činí desetiny $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$. Spotřeba fosforu primárními producenty se v temperátních lesních ekosystémech pohybuje převážně v řádu vyšších jednotek $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$. Z perspektivy dlouhodobého vývoje je tedy lesní ekosystém schopen navyšovat zásoby dusíku díky biologické fixaci, zásoby fosforu se však mohou zmenšovat vlivem nevyhnutelných ztrát. Tyto ztráty však přirozeně *mírní* atmosférická depozice fosforu, která je u tohoto prvku vzhledem ke spotřebě a rozsahu přirozených ztrát z ekosystému řádově významnější než v případě dusíku.

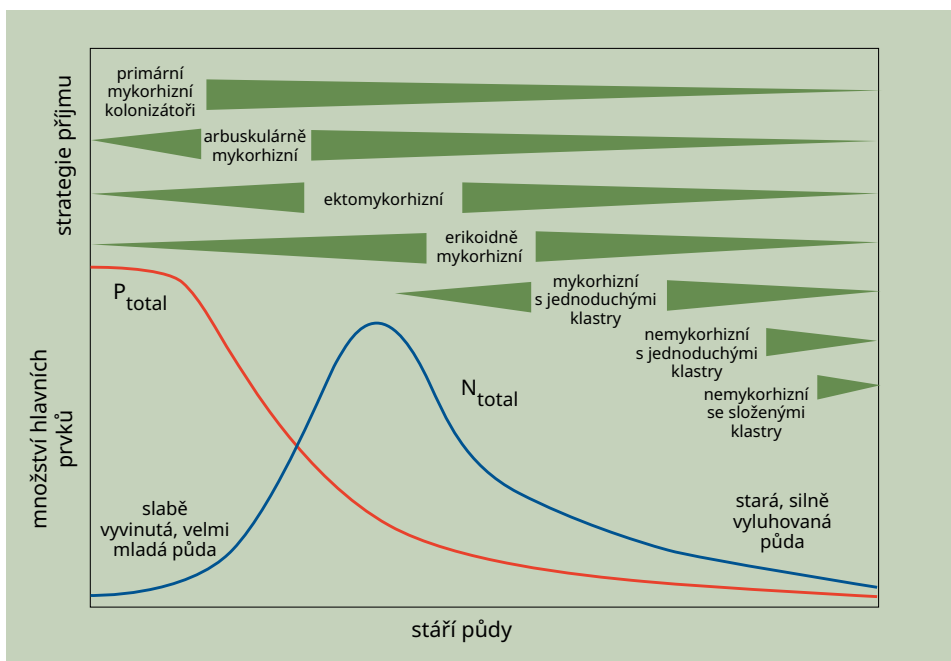
Nyní tyto poznatky můžeme zasadit do dlouhodobého časového rámce vývoje ekosystémů v Evropě v rámci cyklu glaciál–interglaciál ([kap. 2.1](#)). Stručně řečeno znamená doba ledová obohacení půdy o minerály, a to díky činnosti ledovců, větrné erozi atd. Ledovce totiž „seškrábou“ mladší půdní horizonty až na matečnou horninu, větrná eroze, pokud je dlouhodobá a probíhá v glaciální krajině, vede ke vzniku minerálně bohatých vrstev spraší. Podobně vede k minerálnímu „omlazení“ půd i vulkanická činnost či vrásnění. Především díky výraznému střídání projevů dob ledových

a meziledových v Evropě tu vědci v lesích naráželi na relativně mladé půdy. To znamená půdy bohatší na fosfor a chudší na dusík. Jak totiž bylo naznačeno, zásoba dusíku díky biologické fixaci v lesích v průběhu vývoje do určitého období roste, zásoba fosforu se stářím půdy od určitého období klesá. Jelikož většina dlouhodobě působících institucí studujících lesy sídlí v mírném pásmu severní polokoule, došlo k zobecnění názoru o dusíku jako všeobecně limitujícím prvku. Pokud však tyto závěry doplníme o pozorování například z Austrálie, kde se vyskytují opravdu staré půdy, v nichž nebyly zásoby minerálů obnovovány, dojdeme ke komplexnějšímu pohledu ([obr. 5.2.1](#)). Na obrázku vidíme, že půdy jsou zprvu limitovány dusíkem a celková zásoba fosforu nejprve především díky jeho recyklaci příliš neklesá. Ovšem pak přichází zlom, zásoba fosforu začne výrazněji klesat a vzhledem k rostoucí zásobě dusíku (díky biologické fixaci) časem zákonitě dojde k přepnutí limitace ekosystému z dusíku na fosfor. Jak se půdy stávají stále chudšími na prvky, jejichž zdrojem jsou minerály matečné horniny (např. P, K, Ca, Mg), klesá i jejich biologická aktivita. Víme rovněž, že i biologická fixace dusíku je limitována fosforem. Projevuje se to třeba tím, že některé rostliny (bobovité) nevytvářejí na půdách s nedostatkem dostupného fosforu kořenové hlízkky (noduly), které obvykle hostí dusík fixující bakterie. Pokud tyto rostliny kolonizují arbuskulární mykorhizní houby, dostupnost fosforu se pro ně zvýší a hlízkky pro bakterie fixující dusík se vytvoří. Navzdory významu mykorhizy při posílení výživy primárních producentů fosforem jednou nastane čas, kdy se fosfor stane natolik nedostatkovým, že začne klesat i biologická fixace dusíku. To se po delší době projeví i kulminací a následným poklesem zásob dusíku v půdě (pravá část [obr. 5.2.1](#)).

Nutno podotknout, že do tohoto stadia lesní půdy v Evropě ještě nedospěly. K přepnutí na limitaci fosforem však už u většiny lesních půd v temperátní zóně Evropy došlo. Do tohoto procesu nicméně významně zasáhl člověk, a to: a) průmyslově navýšeným vnosem reaktivních forem dusíku do ekosystému, b) acidifikací lesních půd způsobenou kyselými dešti a dlouhodobým pěstováním lesů s převahou jehličnanů (ekologické důsledky těchto změn budou podrobněji probrány v [kap. 6.5](#)). Oba tyto faktory významně urychlily přechod k limitaci fosforem.

Obrázek [5.2.1](#) zobrazuje i další extrémně zajímavou skutečnost. Totiž závislost převládající strategie přijímání nutrientů ze strany primárních producentů (nejen dřevin) na stáří půd, či přesněji na zásobě a dostupnosti prvků v půdě. Po velkou část celého gradientu se primární producenti v příjmu prvků spoléhají především na mykorhizní symbiózu. Primární mykorhizní kolonizátoři, vázaní na pionýrská společenstva, jsou adaptováni na široké rozpětí ekologických podmínek. Jak se zásoby dusíku v půdě zvyšují, narůstá zastoupení druhů s arbuskulární mykorhizou. U nich se má za to, že přijímají především anorganické formy dusíku a fosforu, tedy amonný iont NH_4^+ , dusičnanový aniont NO_3^- a fosforečnanový aniont PO_4^{3-} (Phillips et al., 2013). S rostoucím stářím půd a zvyšující se rizikostí ztrát fosforu, přepíná ekosystém na těsnější cyklus, který se vyznačuje posílením recyklace, a tím pádem omezením ztrát významných nutrientů. V tomto systému roste význam ektomykorhizních symbióz, které mají schopnost přijímat mimo uvedené anorganické formy prvků i prvky organicky vázané. Obecně stoupá množství prvků vázaných v půdní organické hmotě a jejich komplexech s minerální složkou. Většina našich lesů by se přirozeně na-

cházela ve fázi gradientu arbuskulárně-ektomykorhizních systémů až ektomykorhizních systémů. Jak již bylo naznačeno, člověk tuto situaci silně ovlivnil znečištěním ovzduší a následnou depozicí a hospodařením. Na [obr. 5.2.1](#) více vpravo se vyskytují přijímací strategie, známé u rostlin z velmi chudých půd. Extrémním příkladem jsou kořenové klastry, zvláště kartáčkovité kořeny, určené k dolování fosforu z minerální složky půdy. Tento způsob je pro rostlinu značně energeticky náročný, jednak co se týče uhlíku a energie nutných k vytvoření klastrů, ale i z hlediska provozu samotných klastrů, které pro dolování fosforu vypouštějí velké množství exudátů. Kořenové klastry mohou vytvářet například dřeviny z čeledi břízovitých.



Obr. 5.2.1 Změny v obsahu celkového fosforu (P_{total}) a dusíku (N_{total}) a strategie rostlin při jejich příjmu (zeleně) během dlouhodobého vývoje půd. Mladé půdy jsou například ty po ústupu projevů doby ledové (činnost ledovců, ukládání eolických sedimentů atd.), vulkanické činnosti atd. Staré půdy jsou ty, které nebyly zaledněny po miliony let. Nejvyšší a nejnižší (globálně) koncentrace P se pohybují okolo 800 mg.kg^{-1} půdy a 30 mg.kg^{-1} půdy. U dusíku jsou nejvyšší koncentrace 8000 mg.kg^{-1} , zatímco v extrémně mladých půdách je to pod 5 mg.kg^{-1} . Šířka příslušného zeleného trojúhelníku odráží důležitost příslušné strategie v závislosti na věku půdy. (Upraveno podle: Lambers et al., 2008.)

5.2.2 Uvolňování a příjem dusíku a fosforu

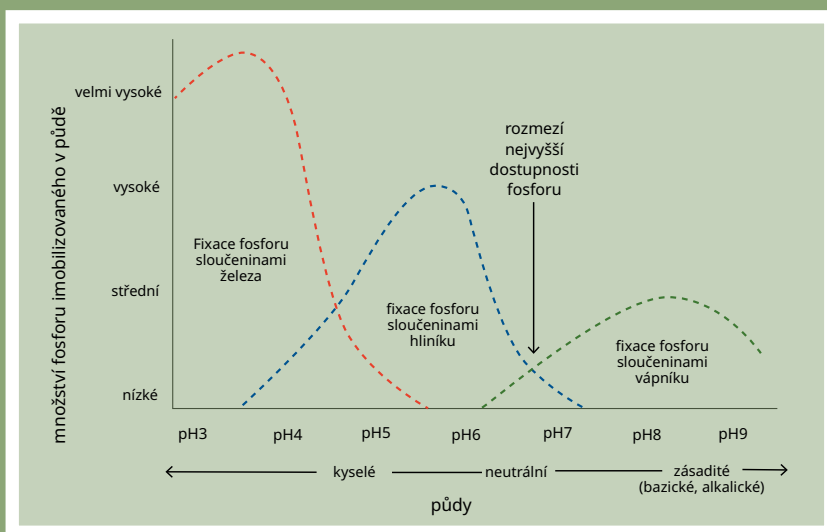
Dříve se soudilo, že dřeviny získávají dusík a fosfor z půdy výhradně v anorganických formách: NH_4^+ , NO_3^- , PO_4^{3-} . Pokud hovoříme o příjmu prvků rostlinami, pochopitelně počítáme i s nejrozšířenější možností, že totiž prvek se do kořene dostává skrze mykorrhizního partnera. Přestože už byla zjištěna schopnost některých bakterií přijímat relativně rozměrné organické formy fosforu (glukóza-6-fosfát), **u rostlin se za hlavní formu příjmu fosforu z půdy stále považuje v roztoku disociovaný fosforečnanový aniont (Sohrt et al., 2017). V případě dusíku došlo k značnému posunu v poznacích a víme, že pro rostliny jsou přímo (tzn. bez předchozího převedení na jednodušší či anorganické formy) přijatelné i četné dobře či hůře rozpustné organické formy dusíku – aminokyseliny, aminocukry, močovina a její deriváty atd. (Castro-Rodríguez et al., 2017).**

Fosfor v lesním ekosystému vystupuje téměř výhradně jako fosforečnanový zbytek. Primárním zdrojem fosforu v půdě jsou především nerozpustné fosforečnany – apatit a hydroxyapatit. Se stářím půd či změnou dřevinného patra směrem k jehličnanům stoupá význam organicky vázaných forem fosforu. Fosfor je i v organických formách nejčastěji přítomen ve formě fosforečnanového zbytku, vázaného pomocí esterové vazby přes kyslík k uhlíku. Z těchto esterů jsou významné například fytáty (Becquer et al., 2014), látky obsažené v semenech. Fytáty z nezřeplých semen pak představují významný vstup fosforu do cyklu v půdě. Ať už fosfor pochází z organického, či anorganického zdroje, musí být převeden do formy rozpuštěného fosforečnanu, aby mohl být přijat rostlinou (většinou přes mykorrhizního partnera). Nevýhodou fosforečnanů z pohledu jejich příjmu primárními producenty je jejich nízká mobilita, jelikož se změnami pH přechází rozpuštěný fosforečnan v nejrůznější sraženiny ([box 3, obr. 5.2.2](#)).

Nízká mobilita i rozpustnost fosforečnanu v půdním prostředí ztěžují jeho příjem primárními producenty. Existují něco, či někdo, co naopak příjem fosforu rostlinám usnadňuje? Stěžejní je v tomto ohledu podpora mykorrhizními houbami a dalšími členy půdního mikrobiomu při zpřístupnění fosforu. Jak mykorrhizní houby, tak půdní bakterie, archea a saprotrofní houby (dohromady tvořící půdní mikrobiom) mají schopnost produkovat organické kyseliny a enzymy zpřístupňující fosfor rostlinám. Organické kyseliny jako například kyselina šťavelová slouží k dolování fosforu z povrchu i vnitřku primárních minerálů i komplexů organominerálních sraženin. Exsudace speciální skupiny enzymů – fosfatáz – slouží k odštěpení fosforečnanových zbytků z komplexů organicky vázaného fosforu, například fytátů. To, zda u mykorrhizních hub převládá strategie dolování či slídění při zpřístupňování fosforu rostlině, zůstává otevřenou otázkou. Zdá se, že u arbuskulárních systémů hraje větší roli slídění po již uvolněném fosforečnanu, zatímco u ektomykorrhizních systémů narůstá význam dolování fosforu z organických zásobníků (Rosling et al., 2016). Každopádně význam pomocných bakterií v mobilizaci fosforu je značný v obou případech. Mobilizace fosforu těmito bakteriemi probíhá na základě priming efektu, a tyto bakterie jsou tedy energeticky silně závislé na energii a uhlík bohatých exudátech původem od primárních producentů.

Box 3: ROZPUSTNOST FOSFORU A pH

Při nízkých hodnotách pH, tedy v půdách kyselých, vstupuje fosforečnan do reakcí, vedoucích ke vzniku nerozpustných komplexních sraženin obsahujících fosforečnanu hliníku a železa. Je tomu tak proto, že v kyselých podmínkách se hliník a železo stávají vysoce mobilními a jsou pak k dispozici pro tyto srážecí reakce. Při vyšších hodnotách pH, než je hodnota neutrální, tedy v půdách alkalických (zásaditých), dochází naproti tomu ke srážení fosforečnanů vápníku. Na kyselých či okyselených stanovištích nebo na stanovištích bázemi bohatých půd, tak může snáze docházet k limitaci primárních producentů fosforem.



Obr. 5.2.2 Základní kvalitativní zobrazení vlivu pH na dostupnost fosforu v půdě. (Upraveno podle: Penn a Camberato, 2019.)

Uvolněný fosforečnan je v půdě velmi málo mobilní a podobně také fosfatázy, které odštěpují fosforečnan z půdní organické hmoty, se dostanou od hyf či kořínků, jimiž jsou exudovány, pouze na krátkou vzdálenost. Proto dochází k tomu, že je objem půdy obklopující místa slídění a dolování, z nichž je fosforečnan získáván, poměrně malý. To vede k jeho intenzivnímu vyčerpávání v okolí těchto míst. Proto musí být podzemní síť určena k podpoře výživy primárních producentů fosforem velmi hustá či proměnlivá v čase. Celková zásoba fosforu v půdě tedy nemusí o míře výživy fosforem vypovídat mnoho, pokud je poškozena podpůrná síť mykorhizních, saprotrofních hub, bakterií a archeí zprostředkujících uvolňování fosforu. V evropských

lesích byla v posledních letech zjištěna snížená schopnost dřevin dostat se k zásobám fosforu v půdě. Tato snížená schopnost bývá dáována do souvislosti s působením depozice reaktivním dusíkem (viz [kap. 6.5](#)).

Box 3: MOBILIZACE FOSFORU ORGANICKÝMI KYSELINAMI

V předešlém textu bylo uvedeno, že nižší pH vede k imobilizaci fosforu. Jak je tedy možné, že k mobilizaci fosforu používají mykorrhizní houby a bakterie organické kyseliny? Je tomu tak proto, že anionty příslušných organických kyselin vážou hliník a železo do komplexů, a tím je znepřístupňují pro srážecí reakce s fosforečnanem. Tyto anionty rovněž „vytěsňují“ část fosforečnanu vázaného na kladně nabitě povrchy půdních komplexů. Navíc přítomnost těchto aniontů usnadňuje i rozpouštění primárních minerálů. Dolování fosforu pomocí organických kyselin je tedy účinné i v půdách s nižším pH (kyselejší prostředí).

Box 4: KOMPLEX PŮDNÍ ORGANICKÉ HMOTY A MINERÁLNÍCH ČÁSTÍ PŮDY

Půdní struktura je vysoce heterogenní (různorodá). Na úrovni makroagregátů rozlišujeme směs čerstvého opadu (myslíme „opad“ nejen asimilačních orgánů, ale v širším slova smyslu i čerstvě odumřelé části kořínků, hyf, mikroorganismů atd.), který rozkládají především saprotrofní organismy a již částečně rozložený starší opad, jež kolonizují například „dolující“ hyfy mykorrhizních hub. Větší zrna půdních minerálů, jako uhličitánů, fosforečnanů či amorfních oxohydroxidů, stabilizují celý komplex makroagregátů stejně jako půdní „lepidla“ – mucilagy a glomalin vylučované kořeny a s nimi asociovanými organismy. Na úrovni mikroagregátů, pevněji semknutých půdních částic s mikropóry uvnitř, vynikne střídání částí jílových minerálů se staršími a hůře rozložitelnými komplexy organických látek. V ještě jemnějším měřítku zaujmou povrchy vysoce reaktivních oxidů železa a manganu schopné vázat nejrůznější látky, jako jsou ionty, včetně těžkých kovů, uvolněné monomery organických látek atd. Takto fungují rovněž určité části povrchu jílových minerálů. Nacházíme se již na úrovni humuso-jílové sorpčního komplexu. Celý tento komplex, hrající velký význam v příjmu živin i jejich cyklech v půdě, budeme nazývat komplexem půdní organické hmoty (*soil organic matter* – SOM) a komplexem s minerály vázané půdní organické hmoty (*mineral associated organic matter* – MAOM).

Přeměny forem dusíku v půdním prostředí jsou komplikovanější než přeměny forem fosforu. Je tomu tak i proto, že dusičnanový aniont a amonný kationt se mohou účastnit nejrůznějších oxidačně-redukčních (redoxních) reakcí v metabolismu bakterií a archeí. Dusík ve svých sloučeninách totiž poměrně snadno mění oxidační číslo, na rozdíl od fosforu, který je povětšinou v ekosystémech přítomen ve formě sloučenin s oxidačním číslem +V.

První schéma, které si k přeměnám dusíku uvedeme, je znázorněno na [obr. 5.2.3](#). Vidíme na něm zjednodušené schéma v půdě probíhajících přeměn dusíku. Během nich se dusík vázaný v odumřelé hmotě, půdní organické hmotě či komplexech půdní organické hmoty s minerální složkou postupně přeměňuje v jednoduché anorganické formy reaktivního dusíku NH_4^+ a NO_3^- .



Obr. 5.2.3 Základní schéma postupných přeměn dusíku, který je původně zabudován ve složitých organických polymerech, až na nejjednodušší minerální formy (Upraveno podle: orig. autor.).

Jak již bylo řečeno, dusík se v půdě vyskytuje nejčastěji jako součást SOM a MAOM. Součástí těchto komplexů jsou například makromolekuly pocházející z odumřelých těl a částí organismů: chitin, aminocukry, nejrůznější proteiny, nukleové kyseliny atd., ale i látky do půdy vylučované, například glykoproteiny či jejich komplexy, jako jsou glomalin a mucilagy, které jsou zároveň důležité i pro uchování půdní struktury a retenci živin. Z těchto makromolekul vznikají v procesu depolymerace jednodušší organické formy dusíku, často rozpustné ve vodě. **Složitě procesy depolymerace půdní organické hmoty jsou podrobněji popsány v kapitole o půdním mikrobiomu** (viz [kap. 4.1](#)).

Depolymerace sloučenin obsahujících dusík probíhá v rámci rozkladu (mineralizace) organické hmoty v půdě. Jen připomeneme, že během tohoto procesu získávají saprotrofní organismy uhlík a energii k výstavbě svých těl. Při vysokém poměru uhlíku a dusíku v půdní organické hmotě saprotrofové uvolněné reaktivní formy dusíku vstřebávají a využijí pro své potřeby. Proces opětovného zabudování dusíku do těl jakýkoliv organismů (v půdě nejčastěji v souvislosti s mikrobiomem) označujeme pojmem **imobilizace dusíku**. Při nižších hodnotách poměru uhlíku a dusíku dochází

k uvolňování nevyužitého dusíku do okolí saprotrofních organismů (jedním z faktorů, který spoluurčuje, zda bude dusík imobilizován do biomasy, nebo vyloučen do půdního roztoku, je právě poměr uhlíku a dusíku; dále rozvedeno v [boxu 5](#)). Tento proces se nazývá **amonifikace**, jelikož je při něm organicky vázaný dusík (nejčastěji ve formě vazby aminoskupiny na uhlík) převeden na amoniak, který v roztoku přechází na amonný iont.

Box 5: EKOLOGICKÁ STECHIOMETRIE (MICHAL CHOMA)

Ekologická stechiometrie se zabývá vlivem relativní dostupnosti prvků na fungování jednotlivých organismů, a tím pádem na ekologické interakce. Její principy si vysvětlíme na příkladu heterotrofních půdních mikroorganismů. Ty pro svůj život využívají organickou hmotu jako zdroj energie, kterou zužitkovávají k udržení metabolického chodu buňky a zároveň ke stavbě biomasy z uhlíku a dalších prvků. Konkrétní složení biomasy, které udává vzájemný poměr jednotlivých prvků, jež ji tvoří, je druhově specifické a poměrně stálé. Z něj vychází nutnost získat uhlík a živiny v takovém poměru, aby byly tyto potřeby pokryty. Z principů ekologické stechiometrie vychází Liebigův zákon minima a limitace (viz výše).

To, jak ekologická stechiometrie ovlivňuje ekosystémové procesy, si přiblížíme na zjednodušeném příkladu půdní houby a její potřebě dusíku. Její biomasa má poměr $C : N = 8$, pro vytvoření biomasy tedy potřebuje na každých 8 molekul C zabudovat jednu molekulu N. Musíme však brát v potaz také to, že část přijatého C organismus využije pro tvorbu energie, aby byl zajištěn chod buněk. Tento C je uvolněn ve formě CO_2 a nemůže být využit pro tvorbu biomasy. To, jak velkou část C organismus využívá k tvorbě biomasy, se nazývá využitelnost uhlíku (*carbon use efficiency*) a zpravidla se pohybuje v rozmezí 20–60 %. Pokud budeme předpokládat, že „naše“ půdní houba má 50% využitelnost uhlíku (polovina přijatých molekul C je zabudována do biomasy a polovina využita v energetickém metabolismu), její ideální potrava pokrývající nároky na C a N má poměr uhlíku a dusíku 16 : 1. Na jednu molekulu zabudovaného N připadá osm molekul C uložených společně s N v biomase a osm uvolněných jako CO_2 , poté co byly energeticky využity. Organismy se však s potravou s ideálním složením setkají málokdy. V našem hypotetickém příkladu může houba využít půdní organickou hmotu s poměrem $C : N = 25$ nebo kořenové exudáty s poměrem $C : N = 5$. V prvním případě bude zabudování C do biomasy limitováno nedostatkem N a houba bude nucena potřebný N získat z dalších zdrojů, například příjmem minerálních forem N z půdního roztoku.

V druhém případě, kdy jsou kořenové exudáty na N bohatší, než je potřeba buněk houby, bude houba nucena nadbytečný N bez využití vyloučit v minerální formě NH_4^+ .

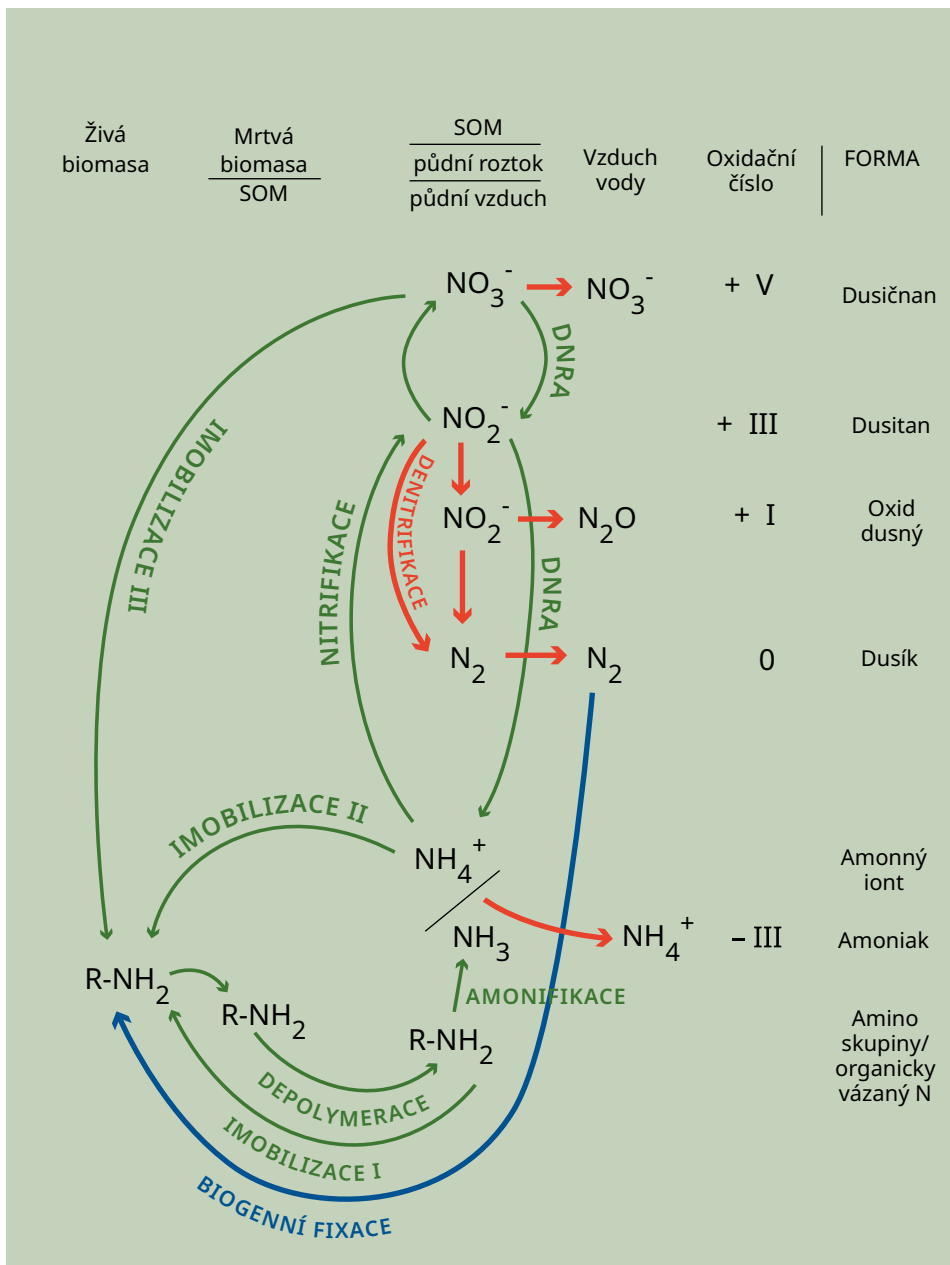
V reálném prostředí půdy probíhá mnoho takových interakcí mezi organismy a jejich zdroji potravy. V mikroměřítku se můžou vedle sebe vyskytovat zároveň organismy, které budou potřebný N odčerpávat ze zásoby dostupných minerálních forem v půdním roztoku, i ty, které jej tam naopak budou díky nadbytku uvolňovat. Výsledek součtu všech těchto interakcí pak určí, zda v půdě převládne zabudovávání dostupného N do biomasy (imobilizace) nebo zda se bude zásobník minerálního N obohacovat o N, který organismy nedovedou efektivně využít (mineralizace). Nutno podotknout, že problematika je mnohem komplikovanější než tento velmi zjednodušený příklad. V půdě existuje směsice různorodé nabídky zdrojů, které využívá společenstvo čítající tisíce až desetitisíce mikrobiálních druhů s jednotlivými druhově specifickými potřebami, a v těchto dvou složkách dochází k neustálým dynamickým změnám. Navíc je využití uhlíku i dusíku řízeno dostupností dalších prvků, což jsme v tomto příkladu pro zjednodušení záměrně nezohlednili.

Amonný iont může být dále přeměněn v dusičnan v procesu zvaném **nitrifikace**. Amonný iont i dusičnanový aniont mohou být předmětem řady dalších přeměn, prováděných převážně bakteriemi, archei, ale i některými houbami, jak je znázorněno na [obr. 5.2.4](#) Kdybychom psali tuto knihu před pár lety, zřejmě bychom se ještě drželi striktního kategorizování půdních mikroorganismů na fixátory N_2 , nitrifikátory, denitrifikátory atd. Dnes již víme, že mikroorganismy jsou velmi flexibilní a mohou přecházet z jedné strategie využití dusíku na druhou v závislosti na nabídce zdrojů. V půdě tak existuje síť organismů, které dostupné formy dusíku různě transformují, často v závislosti na podmínkách, jako je pH, množství snadno dostupného uhlíku a dusíku v půdě, jejich poměr, vstup nadbytečného dusíku z depozice, dostupnost kyslíku v půdním profilu atd. Proto si představíme pouze jednotlivé procesy, do nichž NO_3^- či NH_4^+ vstupují. Zdrojem amonného iontu NH_4^+ či amoniaku NH_3 v půdě jsou procesy amonifikace a disimilační redukce dusičnanu (DNRA). První z výše uvedených mechanismů se uskutečňuje za podmínek, kdy množství dusíku uvolněné z organické hmoty (mysleme na heterogenitu, v jednom místě mohou takové podmínky být a o pár centimetrů dále už ne) přesáhne potřebu organismů, které provádějí rozklad SOM. Pak dochází k amonifikaci a uvolňování NH_3 , či NH_4^+ do půdního prostředí. Tyto částice se mohou stát zdrojem nitrifikace. Tedy oxidace amoniaku na dusitan (rychlost určující krok) a dále na dusičnan. Při nich je amoniak NH_3 či iont NH_4^+ oxidován za zisku energie. Za přítomnosti kyslíku jsou tohoto procesu schopny některé autotrofní bakterie. Jejich aktivitu však podmiňuje pH blízkí se neutralitě. Proto se ještě před časem mělo všeobecně za to, že v kyselých lesních

půdách nitrifikace téměř neprobíhá. To se zdálo být podpořeno i tím, že v kyselých, dusíkem limitovaných půdách bývají koncentrace dusičnanů zanedbatelné (platí to ale pouze v lesích s nízkou nebo téměř zanedbatelnou depozicí reaktivních forem dusíku, což se díky lidské činnosti na mnoha místech změnilo). Proto bylo velkým překvapením, když se díky pokročilejším postupům zjistilo, že v kyselých lesních půdách (představme si například půdu ve smrkovém lese, který dále budeme uvádět jako příklad těchto podmínek) probíhá nitrifikace velmi intenzivně. Provádí ji však jiná skupina mikroorganismů – autotrofní archea. V kyselých lesních půdách navíc probíhá i tzv. heterotrofní nitrifikace, kde jako zdroj dusíku může vystupovat přímo i organicky vázaný dusík. Tento proces, jehož všechny souvislosti stále nejsou objasněny, provádí pravděpodobně široká skupina půdních organismů včetně hub (Isobe et al., 2018, Li et al., 2018). Význam všech těchto procesů pro transformaci amoniaku a NH_4^+ je znázorněn na [obr. 5.2.4](#).

Do jakých transformačních reakcí vstupuje v lesní půdě dusičnan? V půdě pod smrkovým lesem (v systému silně limitovaném dusíkem – máme na mysli depozicí nezatížené oblasti; o vlivu depozic na dostupnost dusíku více viz [kap. 6.5](#)) dojde k rychlému využití vzniklého dusičnanu jinými členy společenstva, především jinými mikroby. Zní to logicky: když se něčeho potřebného nedostává, je po tom velká poptávka. To byl jeden z mechanismů, který vedl k tradičně velmi „těsnému“ cyklu dusíku v těchto lesích (další budou popsány níže). Dalším z mechanismů využívajících dusičnan mohla být již zmíněná **disimilační redukce NO_3^- zpět na NH_4^+** . Tento proces představuje další příklad neuvěřitelně bohatých mikrobiálních metabolismů. Dusičnan je při něm využíván místo kyslíku jako oxidační činidlo pro získání energie z uhlíkatých sloučenin v půdě. Uvědomme si, že koexistenci těchto rozličných procesů umožňuje v půdě velmi různorodé prostředí. Dochází tak k recyklaci dusíku už na úrovni mikrobiálního koloběhu. Disimilační redukce NO_3^- zpět tedy produkuje NH_4^+ , který může být jako preferovaná forma vstřebán (imobilizován) dalšími členy půdního společenstva. Jedná se tedy o další možný cyklus v přeměnách dusíku, který jej drží v ekosystému.

Dusík však může být z ekosystému rovněž ztracen. Buď je dusičnanu produkováného mikroorganismy schopnými nitrifikace tolik, že nestačí být imobilizován a dochází k vyplavování dusičnanů do vod, což negativně ovlivňuje jejich kvalitu, nebo místo procesu disimilační redukce dusičnanu na amoniak, což je proces podporující zadržení dusíku ekosystémem, může probíhat redukce dusičnanu na oxid dusný či dusík. Ty mohou následně unikat z lesních půd (Wei et al., 2018).



Obr. 5.2.4 Zjednodušené schéma přeměn jednotlivých forem dusíku v půdě a procesy za ně odpovídající. Modré šipky znázorňují procesy vstupu do ekosystému, zelené šipky procesy vnitřní **recyklace**, červené šipky pak výstupy z ekosystému. Některé mezistupně (oxid

dusnatý NO, hydrazin N_2H_4 , hydroxylamin NH_2OH) byly z důvodu názornosti vynechány. I organické formy dusíku jsou zjednodušeně vyjádřeny pomocí amino skupiny, přestože dusík může být třeba i součástí heterocyklických sloučenin. Imobilizace dusíku, čili jeho opětovné zabudování do živé biomasy, je očíslována: I – vstřebání organických forem, II – vstřebání amonných iontů, III – vstřebání dusičnanu. Schéma bude dále komentováno v textu. (Upraveno podle Kuypers et al., 2018.)

Box 6: SMRKOVÉ LESY V OBLASTECH S VYŠŠÍ DEPOZICÍ JAKO ZDROJ RIZIKOVÝCH FOREM DUSÍKU

V 80. letech ve střední Evropě vrcholilo období kyselých dešťů, do lesů se spadem ze znečištěného ovzduší ovšem dostávaly i reaktivní formy dusíku (podrobněji popsáno v [kap. 6.5](#)). Zvláště z jehličnatých lesů se postupně do lesních potoků a říček začal vyplavovat vodní prostředí eutrofizující NO_3^- . Později se přišlo na to, že značnou měrou k tomu přispívá depozicí reaktivního dusíku nastartovaná nitrifikace. V některých manipulativních experimentech s lesními ekosystémy se testovalo, zda by případné snížení depozice reaktivního dusíku vedlo ke snížení vyplavování dusičnanů do povrchových vod, což se skutečně potvrdilo. Tato redukce vyplavování dusičnanu z lesů do povodí byla již pozorována i u řady lesů v přírodních podmínkách v souvislosti s poklesem depozice reaktivním dusíkem v některých oblastech. Zvláště kyselé lesní půdy se vlivem depozice reaktivním dusíkem mohou stát zdrojem významného skleníkového plynu – oxidu dusného. Emise oxidu dusného z kyselých lesních půd jsou zřejmě zapříčiněny jak mikrobiální, tak abiotickou denitrifikací. Riziko emisí tohoto plynu z jehličnatých lesů vystavených zvýšené depozici reaktivním dusíkem přetrvává. Denitrifikační procesy lze zpomalit vnášením melioračních dřevin a převodem porostů na smíšené. U takových lesů dochází ke zvýšení schopnosti celého ekosystému (oproti jehličnatým porostům) imobilizovat nadbytečný dusík.

5.2.3 Les jako arbuskulárně mykorhizní či ektomykorhizní systém

Podívejme se nyní na dostupnost jednodušších forem dusíku pro dřeviny a na strategie, které jsou využívány k jejich uvolňování a přijímání. Dnes již víme, že mykorhizní houby dokážou přímo vstřebávat i organické sloučeniny dusíku a předávat je svým partnerům. Bylo zjištěno, že pokud se jemné kořínky dřevin s mykorhizními partnery vystaví roztoku obsahujícímu NH_4^+ , NO_3^- a glycin (nejjednodušší aminoky-

selinu; reprezentanta organicky vázaného dusíku), pak je preferován příjem amonného iontu, poté glycinu a nakonec dusičnanového aniontu (Zhu et al., 2019). Toto pořadí platilo stejně pro dřeviny s ektomykorhizní či arbuskulární asociací. Přesto byl příjem NH_4^+ u ektomykorhizních dřevin signifikantně vyšší a příjem NO_3^- signifikantně nižší než u dřevin, jež hostí arbuskulární asociaci. V reálném půdním prostředí rychlost příjmu ovlivňují také vztahy s dalšími členy půdního mikrobiomu a nepochybně rovněž samotná schopnost mykorhizních hub dolovat dusík z půdních komplexů. Schopnost **dolovat** dusík z půdní organické hmoty je poměrně rozšířená u ektomykorhizních hub. U arbuskulárních druhů převládá **slídící strategie** po už uvolněných, především anorganických formách dusíku, v první řadě NH_4^+ , ale také NO_3^- . Při uvolňování těchto forem z půdních komplexů hrají u arbuskulárních systémů stěžejní úlohu saprotrofní mikroorganismy a **priming efekt**.

Odlišnosti v dominantních strategiích příjmu prvků mezi ektomykorhizními houbami a arbuskulárními mykorhizními houbami vedly k formulaci **konceptu „organické“ a „anorganické“ ekonomiky** (*organic vs. anorganic nutrient economy*; Phillips et al., 2013), které budeme dále označovat jako **ektomykorhizní a arbuskulárně mykorhizní systém**. Přestože se jedná o zjednodušující model, představíme si jej, jelikož v silné podobě demonstruje komplexní (holistický) přístup k popisu fungování lesních ekosystémů, v tomto konkrétním pohledu s mykorhizou jako klíčovým aktérem a s mykorhizosférou jako klíčovým místem koloběhu a uvolňování prvků. Arbuskulárnímu systému (dřeviny: javory, jasany, třešně, jilmy, jeřáby – ptačí, břek, oskeruše –, jalovec, tis, částečně i lípa) můžeme přiřadit následující charakteristiky (nejčastěji relativně vůči ektomykorhiznímu systému):

- velmi tenké horizonty nadložního humusu s ohledem na rychlý rozklad opadu výše zmíněných dřevin,
- významná role společenstev tzv. promíchávačů (např. žížal), kteří prokypřují půdu a napomáhají přemístování organických zbytků a tím mimo jiné přispívají k utváření půdní struktury,
- vyšší biomasa a aktivita bakterií ve srovnání s ektomykorhizním systémem, vyšší mikrobiální aktivita,
- menší biomasa hub, včetně mykorhizních hub, ve srovnání s ektomykorhizním systémem,
- silnější vstup uhlíkatých sloučenin působících *priming effect* přímo do půdy, v rámci tohoto efektu jsou přiživované půdní saprotrofní mikroorganismy zásadní při rozkladu organické hmoty,
- organické formy dusíku hrají v příjmu ve srovnání s ektomykorhizním systémem méně důležitou roli,
- v půdním roztoku jsou hojněji zastoupeny dobře mobilní anorganické formy dusíku NH_4^+ a NO_3^-

Charakteristiky ektomykorhizního systému (dřeviny: borovice, smrk, jedle, modřín, buk, duby, habry) jsou často opakem těch výše uvedených:

- mocné horizonty nadložního humusu – zvláště u jehličnatých ektomykorhizních systémů,

- nižší mikrobiální aktivita ve srovnání s arbuskulárním systémem,
- velmi významná biomasa hub, saprotrofních i ektomykorhizních, jednoznačně dominuje nad biomasou bakterií,
- ektomykorhizní houby jsou stěžejní i při dolování prvků z organické a anorganické hmoty v půdě (srovnáváme horizont A ektomykorhizního a arbuskulárního systému),
- koncentrace NO_3^- v půdním roztoku je zpravidla zanedbatelná a dusičnan netvoří významnou formu přijímaného dusíku,
- pokud v půdě ektomykorhizních systémů nacházíme zvýšené koncentrace NO_3^- , jedná se pravděpodobně o výsledek zvýšené antropické depozice reaktivního dusíku (viz [kap. 6.5](#)).

Vyšší biomasa mykorhizních hub v ektomykorhizním systému koresponduje s mnohem vyšším objemem produktů fotosyntézy, které v těchto systémech stromy svým houbovým partnerům posílají. Odumřelé mykorhizní podhoubí (v důsledku „podzemního opadu“) pak může tvořit až 50–60 % z celkového vstupu uhlíku do půdy, přičemž v tomto případě převyší vstup nadzemním opadem (listy, větve atd.)! Ektomykorhizní systém se tedy většinou vyznačuje vyšším objemem produktů fotosyntézy, kterým dřeviny vyživují síť mykorhizních hub, ve srovnání se systémem arbuskulárním. Navzdory celkově menšímu množství produktů fotosyntézy alokovaných pod zem však u arbuskulárních systémů zjišťujeme vyšší množství exudátů způsobujících priming efekt. Na chudých a kyselých půdách, zvláště v horských lesích, se k ektomykorhizním druhům hub často přidávají i druhy tvořící tzv. erikoidní mykorhizou (hostitelskými rostlinami jsou například vřesy, brusnice či klikvy; více v [kap. 3.2](#)). Ty celý systém posouvají ještě blíže k „organické ekonomice“, pro zjednodušení je zde nebudeme podrobněji zmiňovat.

Mají tyto odlišnosti i nějaký funkční celoekosystémový dopad? Ano, mají a je to hlavní důvod, proč se zde o této problematice rozepisujeme. V rámci středoevropských lesů může být příkladem ektomykorhizního systému „Hercinská směs“ s dominantním smrkem, jedlím a bukem na kyselých půdách. Oproti tomuto příkladu bychom postavili systém s významným zastoupením arbuskulárních druhů – suťový les s bohatým zastoupením javorů a jasanů, pod kterým se nachází živná půda. Právě na těchto dvou příkladech si funkční rozdíl na celoekosystémové úrovni vysvětlíme. Na kyselých chudých stanovištích znamená každá ztráta prvků, a to především těch limitujících, vážné ohrožení produkce, ale dlouhodobě i vitality a reprodukční zdatnosti dřevin. A právě z tohoto pohledu přináší ektomykorhizní systém výhodu: velká část živin je „uzamknuta“ v objemné půdní organické hmotě, kde jsou prvky v nerozpustné formě, a tudíž nemohou být ze systému snadno vyplaveny. Rozklad organické hmoty zajišťují hlavně saprotrofní (čerstvý opad) a ektomykorhizní houby (částečně rozložený opad), přičemž ektomykorhizní houby jsou zároveň schopny uvolněné formy prvků (především NH_4^+ a vstřebatelné organické formy dusíku i vstřebatelné formy fosforu) efektivně imobilizovat (to znamená vstřebať a zabudovat do své biomasy; zde mají mykorhizní houby výhodu oproti houbám saprotrofním, které bývají častěji limitovány uhlíkem – nemají k dispozici dodávky uhlíkatých

sloučenin od symbiotických partnerů). Velká část prvků je tak přítomna i v živé biomase ektomykorhizních hub. Z toho všeho vyplývá, že i doba setrvání mobilnějších forem dusíku v půdním roztoku je v takovém ekosystému krátká, a tudíž klesá pravděpodobnost jejich vyplavení ze systému ven. V tomto případě hovoříme o tzv. „**těsnějším**“ či „**uzavřenějším**“ cyklu prvků. Jedná se o celoekosystémový důsledek nastavení interakcí mezi důležitými aktéry v půdním prostředí.

V arbuskulárním systému živného suťového lesa existují bohaté minerální zdroje, které mohou „dotovat“ celý cyklus: jedná se o úlomky hornin – suti –, které jsou v tomto lese blízko povrchu. Jelikož suťové lesy zpravidla leží v prudkých úžlabinách, v rámci delšího časového horizontu tu probíhá aktivní gravitační i erozní „tok“ suti i její obnažování. V horizontech nadložního humusu i v horizontu A je velká část organicky vázaných prvků součástí živé biomasy půdních mikroorganismů (bakterie jsou zde oproti houbám ve srovnání s těsnějším cyklem relativně důležitější). V případě fosforu může být dokonce jeho množství v mikrobiální biomase vyšší než roční potřeba dřevin. Mikrobiom (zde s vysokou důležitostí bakterií) získává prvky jednak rozkladem úživného opadu, jednak z hojných minerálních zdrojů. V těchto systémech dominuje ze strany arbuskulárních hub slídící strategie. Bakterie „přiživované“ v rámci priming efektu podléhají cyklům nárůstu a poklesu živé biomasy. Jak již víme, ve finální fázi tohoto cyklu se z odumírající mikrobiální biomasy uvolní dostupné formy prvků a právě tohoto momentu využívají slídící hyfy arbuskulárních hub. Jelikož v půdním roztoku se vyskytují vyšší koncentrace rozpustných i mobilních forem prvků, hrozí zde větší riziko vyplavení prvků ze systému. Hovoříme proto o „**volnějším**“ či „**otevřenějším**“ cyklu prvků. V rámci arbuskulárního systému posílají stromy méně fotosyntézou získaných uhlíkatých sloučenin symbiotickým partnerům. Krátkodobé studie využívající značeného oxidu uhlíkatého $^{13}\text{CO}_2$ hovoří o 2–20 % fotosyntézou fixovaného uhlíku (Řezáčová et al., 2017), který stromy posílají svým houbovým partnerům v případě arbuskulárních systémů, a o 7–30 % u ektomykorhizních systémů (Leake et al., 2004), průměrně se pak, vyjádřeno procentuálně, hovoří o dvojnásobku v případě ektomykorhizních systémů (srovnej s [kap. 4.3](#)). Toto menší množství „výživného“ a větší zapojení bakterií do dolování prvků půdy vede u arbuskulárních systémů zřejmě k otevřenějšímu cyklu, což však u systémů na minerálně bohatých stanovištích nevede.

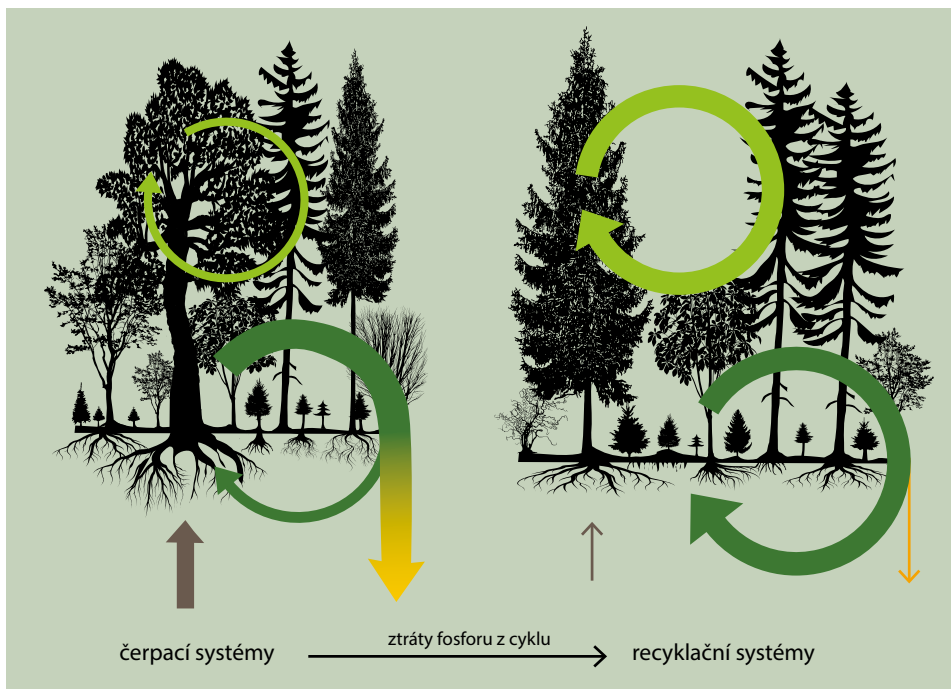
Box 7: LOŽKOVA „LUŽICKÁ KATASTROFA“

Přechod od využívání minerálních zdrojů k hromadění prvků v organických formách je zřejmě zákonitý při dlouhodobém vývoji lesů. Arbuskulární systémy by tedy měly přecházet přes ektomykorhizní až ke kořenovým klastrům na extrémně chudých geologicky prastarých půdách Austrálie i jiných oblastí. I v rámci historie lesů na území České republiky existuje jeden příklad, kdy došlo ke změně lesa z otevřenějšího cyklu směrem k uzavřenějšímu cyklu poměrně rychle.

Objevil jej významný český přírodovědec Vojen Ložek, a to na základě relativně rychlých změn ve společenstvech měkkýšů v pískovcových krajinách Kokořínska a Českého Švýcarska. Tyto změny byly zdokumentovány díky vrstvám písku po tisíciletí odpadávajícího pod skalními převisy, které postupně pohřbívaly společenstva měkkýšů z příslušné doby. Změna známá jako Lužická katastrofa se udála zhruba 1 000 let př. n. l. a vedla k tomu, že původně druhově bohaté smíšené lesy s jasanem, javorem, lípami a jilmem byly poměrně rychle nahrazeny mnohem chudšími společenstvy s bukem, habrem, jedlím a borovicí. Spouštěcím mechanismem bylo pravděpodobně rozkolísané klima tohoto období. Zkrátka snadno mobilizovatelné minerální zdroje prvků (pozůstatek doby ledové) na těchto chudých horninách byly ztraceny a systém s otevřenějším cyklem se posunul k uzavřenějšímu cyklu s vyšším podílem ektomykorhizních dřevin. Tento uzavřenější cyklus zaručuje menší ztráty limitujících prvků, a proto je pro členy ekosystému výhodnější.

5.2.4 Zobecnění a představení konceptu celoekosystémové výživy

Popsaný dlouhodobý trend vývoje lesních ekosystémů od otevřenějšího cyklu směrem k cyklu uzavřenějšímu byl nedávno shrnut v konceptu **celoekosystémové výživy**. Tento koncept nepracuje s termíny arbuskulární a ektomykorhizní systém, ale na příkladu výživy fosforem zdůrazňuje fakt, že na úživnějších stanovištích se vyskytuje celoekosystémový koloběh s velmi významným vstupním tokem, avšak i významnými ztrátami. Vstupním tokem zde označujeme tok prvku do ekosystému zvětráváním minerálů. Pro významnost tohoto vstupního toku nazýváme tento systém „**čerpacím**“. V takovém systému dochází k intenzivní redistribuci prvků v rámci půdního profilu s výrazným přičiněním biologických procesů. Převládají středně vstřebatelné formy prvků. Na druhé straně stojí „**recyklační systém**“, kde nacházíme většinu prvků „uzamčených“ v nevstřebatelných organických polymerech v horizontech nadložního humusu. Zde hraje zásadní roli recyklace. Když se nějaký prvek (nejčastěji fosfor) stane silně limitujícím, ekosystém přechází od čerpacího cyklu k cyklu recyklačnímu (obr. 5.2.5), jak se poměrně rychle stalo během Lužické katastrofy a jak se možná pozvolna děje vždy po skončení doby ledové, zpomalení vrásnění, vyhasnutí sopečné činnosti či útlumu dalších dějů, které mají potenciál obnovovat zásoby na prvky bohatých minerálů v dosahu kořenů a jejich pomocníků při uvolňování a vstřebávání prvků – mykorhizních a saprotrofních hub a dalších členů/částí půdního mikrobiomu.



Obr. 5.2.5 Srovnání „čerpacího“ (acquiring systems) a „recyklačního“ (recycling systems) charakteru cyklu živin v ekosystému, odvozeného na základě charakteristik pro cyklus fosforu v temperátních lesích. U čerpacího systému jsou relativně důležitější vstupní a výstupní (ztráty) toky do systému a ven ze systému, u recyklačního systému zcela dominuje tok vnitřní recyklace. (Upraveno podle: Lang et al., 2016.)

Vidíme, že pojmy arbuskulární systém a ektomykorhizní systém odpovídají do velké míry pojmům čerpací a recyklační systém či otevřenější a uzavřenější cyklus živin. V českém prostředí se nedávno objevily ještě výrazy **dynamický les** pro čerpací systém a **konzervativní les** použitý pro recyklační systém. Pojmy, které nejsou pevně svázány s mykorhizou, mají tu výhodu, že vystihují základní princip – přizpůsobení celého cyklu dlouhodobému nedostatku či nadbytku potenciálně limitujících prvků, nezávisle na mykorhize. Mykorhizní rozdělení popsané výše se pochopitelně zdá být velmi trefné pro extrémní příklady – les s výrazným zastoupením jehličnatých ektomykorhizních dřevin s mocnými nadložními organickými horizonty (plus třeba i erikoidně mykorhizní borůvka) na jedné straně a suťový nebo lužní les s arbuskulárními listnáči na straně druhé. Máme však i ektomykorhizní listnáče, které nehromadí mocné organické horizonty – nejlepším příkladem jsou habry. Mykorhizní asociace tedy není pochopitelně to jediné, co rozhoduje o rychlosti či míře uzavřenosti cyklu prvků, v narážce na habr můžeme zmínit třeba kvalitu opadu asimilačních orgánů ve smyslu obsahů a poměrů jednotlivých prvků i obsahu dalších látek, které mohou mít vliv na rychlost rozkladu. Další příklad představují pionýrské břízy (ektomykorhizní), které

jsou evidentně schopné osidlovat i stanoviště, kde hrají důležitou roli anorganické formy prvků, přičemž ani v březových lesích nedochází k velkému hromadění vrstev nadložního humusu. Pak máme zvláštní dřeviny jako například olše, které nejen že dokážou hostit jak arbuskulární, tak ektomykorhizní houby, ale navíc vytvářejí kořenné hlízký osídlené bakteriemi fixujícími dusík (kap. 4.3). Už také víme, že i arbuskulární druhy hub se podílejí na dolovací strategii, i když pravděpodobně nepřímo prostřednictvím podpory specifických pomocných bakterií v mykorhizosféře. Vidíme, že pojmy nsvázané s mykorhizou jsou obecnější, a také to, že mezi dvěma uvedenými mezními příklady reálně existuje celé kontinuum možností.

5.2.5 Možné změny v důležitosti uvedených strategií příjmu a recyklace živin v průběhu roku

Temperátní les se během roku mění. Energií nabitá „atmosféra“ jarního lesa se liší od melancholických dojmů z lesa podzimního. Mění se i půda a procesy v ní. Na jaře je v půdě větší hojnost vstřebatelných prvků díky tomu, že v půdě neustále probíhala dekompozice organické hmoty, ale „spící“ stromy uvolněné živiny nevyužívaly, a tím pádem nabývají na důležitosti slídící strategie. V průběhu vegetační sezóny se půdní mikrobiom stává limitovaným prvky, jelikož vegetace dostupné živiny odčerpává, a tudíž roste význam dolovacích strategií z nahromaděných organických forem. Vzhledem k rozmanitosti půdního prostředí se v půdě různé strategie při získávání prvků střídají i v prostoru. Mezi ektomykorhizními druhy hub existují druhy specializované na dolování z organických substrátů, jiné na dolování ze substrátů minerálních. Arbuskulární druhy nejsou tak zdatné v dolovacích strategiích, ale jsou pro jejich partnerské stromy „levnější“ ve smyslu množství zasílaných uhlíkatých sloučenin. V reálném půdním prostředí se setkávají jak slídící, tak dolovací strategie a často rovněž arbuskulární a ektomykorhizní houby. Dokážeme si jistě představit velmi žádanou příměs javorů v jedlobukových či smrkobukových lesích, příměs třešní a javorů v doubravách či podúrovňové lipové patro v doubravách. Jelikož dřeviny silně ovlivňují složení společenstva mykorhizních hub i dalších členů půdního mikrobiomu, vede pestrost stromového patra k pestrosti funkčních strategií využívání prvků. Pokud v lese zcela chybí arbuskulární druhy dřevin, máme zde alespoň různě husté bylinné patro, přičemž většina členů bylinného patra temperátních lesů tvoří arbuskulární symbiózu. Pokud dva různé organismy využívají různé formy potřebného zdroje (například fosfor z organických komplexů či z půdního roztoku; dusík v rozpustné organické či anorganické formě), dochází ke snížení mezidruhové konkurence, což je významným stabilizačním mechanismem (viz diferenciace nik v kap. 6.1). Diferenciace nik nemusí být pouze prostorová, může být i časová. To platí pro výše uvedený příklad sezónního cyklu dostupnosti prvků, ale i v případě priming efektu. I v tomto případě vstřebávají dřeviny uvolněné prvky intenzivněji v „mezičase“ po odumření části mikrobiální biomasy. Rovněž časová diferenciace nik vede k redukci konkurence a stabilizaci společenstva.

5.2.6 Popis cyklu prvků v řeči zásobníků a toků

Prozatím jsme se v této kapitole věnované cyklům prvků soustředili na přeměny a formy dvou důležitých limitujících prvků – dusíku a fosforu –, na principy recyklace a na vztah otevřenosti cyklu prvků na celoekosystémové úrovni k limitaci. Tradiční popis „putování“ prvků mezi jednotlivými částmi ekosystému se opírá o koncept **biogeochemického cyklu** (koloběhu). **Tento přístup popisuje cyklus prvků jako jejich tok mezi jednotlivými zásobníky.**

Box 8: BIOGEOCHEMICKÝ CYKLUS

Zásobníkem (angl. *pool, stock*) obecně rozumíme část ekosystému, více méně dobře oddělitelnou/rozpoznatelnou od jiných částí, kde se prvek vyskytuje v určitých formách či je vázán v určitých organismech. Zásoba (v případě lesa nejčastěji $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}$) je vždy vztažena k určitému objemu systému – například dusík vázaný v SOM v horizontech O + A (udává hloubku) na hektar porostu. Pokud se z příslušného zásobníku daný prvek uvolňuje, např. z SOM díky mikrobiálnímu rozkladu, **vzniká tok** ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$). Mohutnost toku je dána součinem objemu zásobníku a rychlosti uvolňování prvku z něho.

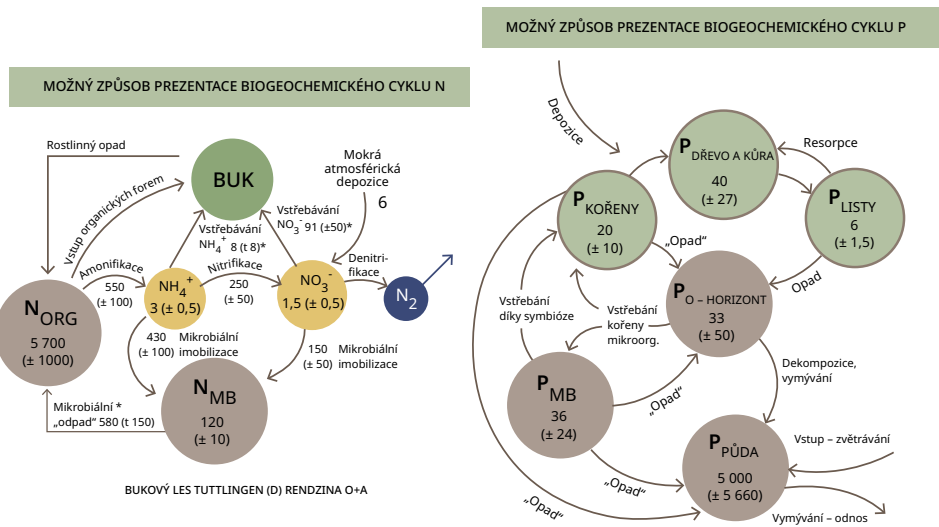
Pojem **biogeochemický koloběh (cyklus)** jednoduše popisuje fakt, že prvky mezi jednotlivými zásobníky (např. SOM, mikrobiální biomasa, mycelium, nadzemní živá biomasa, mrtvé dřevo) kolují s přispěním biologických aktérů (např. vstřebání prvku vláknem mykorhizní houby, jeho transport do listů a celá řada procesů již popsanych v této kapitole) a geologických procesů (difuze rozpuštěných forem půdním profilem, zvětrávání matečné horniny – na tom se ale podílejí jak živé organismy, např. pomocí exudace kyselin, tak procesy geologické, např. déšť s rozpuštěným CO_2). I pokud příliš neznáme detaily procesů koloběhu v ekosystému, znalost velikosti vstupního toku prvku do ekosystému (zvětrávání, atmosférická depozice) a velikosti propadu prvku (ztrát – např. podpovrchového odtoku) nám umožňuje určit, zda bude zásoba důležitého prvku v ekosystému dlouhodobě klesat (a prvek se tak dříve nebo později stane pro ekosystém limitujícím), stoupat či zda zůstane víceméně stejná (stav dynamické rovnováhy – *steady state*). Je nutné zdůraznit, že i vzrůst zásoby prvku v ekosystému bude pozitivní jen po jistou mez, například v případě reaktivních forem dusíku bylo v mnoha temperátních lesích kvůli antropogenní atmosférické depozici již dosaženo saturace. S přebytečnou dostupností dusíku je spojena řada často škodlivých změn v biochemickém koloběhu (více v [kap. 6.5](#)).

Pokud známe roční ztrátu (propad prvku) a roční spotřebu prvku dřevina-
mi (či přesněji celkový odpad z primárních producentů, zahrnující ovšem
i dlouho nepoznaný „podzemní opad“, tedy především odumřelé mykorhi-
zní houby a kořeny), můžeme na základě jejich podílu stanovit **účinnost
recyklace. Konzervativní les (uzavřenější cyklus, recyklační strate-
gie) má vyšší účinnost recyklace než les dynamický (otevřenější cyk-
lus, čerpací strategie). Pojmy recyklační strategie a čerpací strategie
jsou na ekosystémové úrovni vztaženy právě k účinnosti recyklace
nejčastěji limitujících prvků.** Někdy se hovoří také o cyklu otevřeném
(s vyššími ztrátami) a uzavřeném (s menšími ztrátami), a to i v cizojazyčné
literatuře. Tyto pojmy jsou ovšem zavádějící, jelikož žádný cyklus prvku
v ekosystému není 100% uzavřený – vždy k nějaké ztrátě dochází. Pro-
to volíme raději srovnávací pojmy „uzavřenější“ a „otevřenější“. Změny
prostředí vyvolané člověkem mohou působit výrazné změny v účinnosti
recyklace s velkým dopadem na fungování ekosystémů.

Mohli bychom si myslet, že pokud známe zásobu primárními pro-
ducenty uvolnitelných a vstřebatelných forem prvků v půdě, můžeme na
základě bilanční rovnice s uvážením toků vstupu ztrát, vstupu a spotřeby
určit, kdy se prvek stane limitujícím – obecně je to tehdy, když zásoba
uvolnitelných a zároveň vstřebatelných forem klesne pod optimální roč-
ní spotřebu primárními producenty. Výzkumný problém ovšem spočívá
právě v kvantifikaci této uvolnitelné zásoby. Situaci komplikuje pestrost
dolovacích strategií a jejich reálné uplatnění v daném systému.

Jak už to tak bývá, lze se setkat s více přístupy rozdělení ekosystému na zá-
sobníky prvků. Schéma vlevo na [obr. 5.2.6](#) znázorňuje zjednodušený výsek biogeo-
chemického koloběhu dusíku. Autoři akcentují pohled na zásobníky dle chemické
formy dusíku. Definují si část půdního prostředí, kde příslušné zásoby stanovova-
li – horizonty O a A. V této vrstvě půdy pak popisují dusík jako dusík vázaný na
půdní organickou hmotu (N_{org}), dusík vázaný na mikrobiální biomasu (příčemž ta
je ovšem definována metodou stanovení a zahrnuje dusík vázaný v bakteriích, ar-
cheích a houbách, včetně těch mykorhizních) a dusík ve formě NH_4^+ a NO_3^- , který
je přítomen v půdním roztoku a ve výměnném systému. Ve schématu v pravé části
[obr. 5.2.6](#) je znázorněn zjednodušený biogeochemický cyklus fosforu. Zde se autoři
pokusili rozdělit zásobníky dle rozpoznatelných částí v ekosystému: nadzemní zá-
sobníky jsou zcela zřetelné. Pod zemí je situace jako obvykle trochu komplikovanější:
je stanovena zásoba v horizontech nadzemního humusu (L, F, H) a dále ve zbytku
půdy do hloubky 1 metru (hloubka byla pochopitelně stanovena *ad hoc* s tím, že
od horizontu A níže se biologické procesy v půdě skokově či postupně blíží k nule).
Fosfor vázaný na mikrobiální biomasu je definován stejně jako v případech dusíku.
Zároveň je kvantifikováno množství fosforu v kořenech. Toky mezi zásobníky zde

pro naše účely nejsou kvantifikovány. Oba obrázky jsou názorné a přinášejí důležité informace. Zároveň je nutné podotknout, že snaha o příliš důslednou kompartmentaci ekosystému, zvláště půdního prostředí, má své limity. Už jsme například uvedli, že v půdě, především v horizontu A, se mísí organická a minerální složka a vytvářejí komplexní útvary, na jejichž površích často po určitou dobu prosperují povlaky bakteriálního mikrobiomu. Některé zásobníky navíc bývají definovány chemickou metodou extrakce příslušného prvku (např. fosfor extrahovatelný KCl, kyselinou či hydroxidem). Tyto postupy mají vzhledem k heterogenitě a provázanosti půdního prostředí vždy své limity.



Obr. 5.2.6 Pohled na možné znázornění biogeochemického cyklu na úrovni ekosystému. Vlevo: cyklus pro dusík z bukového lesního ekosystému v Německu. V zeleném zásobníku je dusík imobilizovaný v živé biomase buku (neměřeno), v hnědých zásobnících dusík imobilizovaný v mikrobiální biomase (N_{MB}) a půdní organické hmotě (N_{ORG}), v oranžových zásobnících jsou rozpustné minerální formy N, modře je propad dusíku z ekosystému kvůli denitrifikaci. Vše vyjádřeno v $kg \cdot ha^{-1}$. Toky mezi zásobníky jsou v $kg \cdot ha^{-1} \cdot rok^{-1}$. Vpravo je pohled na cyklus fosforu (bez kvantifikace toků), sestavený na základě kompilace údajů z různých zdrojů pro temperátní lesy. (Upraveno podle: Rennenberg a Dannemann, 2016.)

Komplexní zachycení biogeochemických koloběhů na základě dlouhodobějších výzkumů v různých typech lesa je stále ještě vzácné a údaje často nejsou snadno srovnatelné. Například na základě [obr. 5.2.6](#) by nás mohlo napadnout srovnání zásoby dusíku a fosforu v mikrobiální biomase vzhledem k jeho organicky vázané zásobě („uzamčené“ v SOM). Toto srovnání je lákavé, jelikož může být mírou vyjádření „dynamičnosti“ systému ve smyslu rozebraném v této kapitole z toho důvodu,

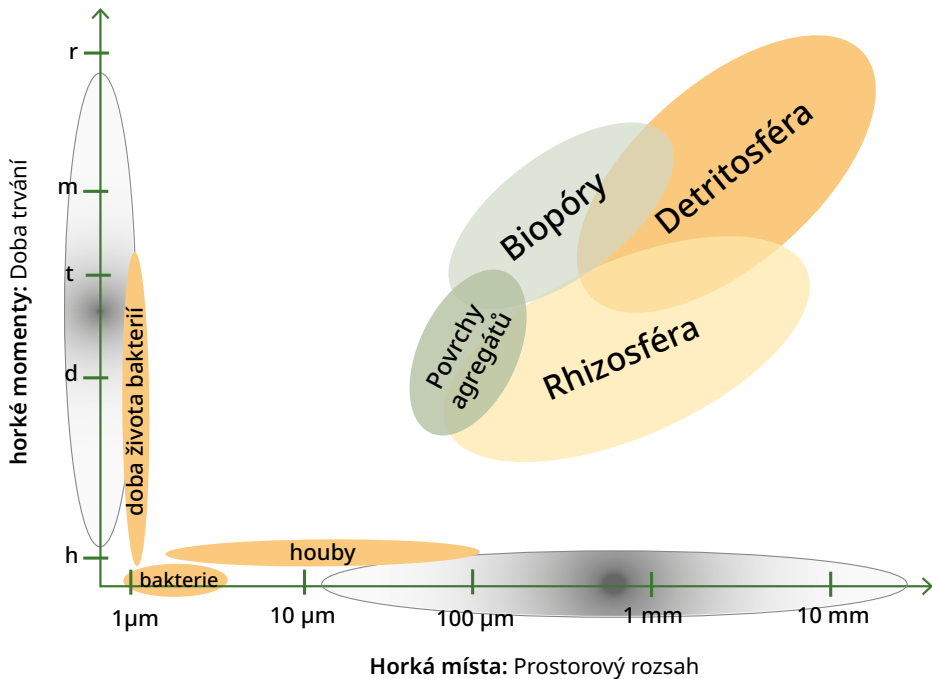
že mikrobiální biomasa má velmi rychlý obrat. Na základě obou koloběhů na [obr. 5.2.6](#) však není možné toto srovnání učinit, jelikož v případě dusíku je vyjádřen N_{org} v horizontech O + A, kdežto v případě fosforu máme údaj o celkovém obsahu fosforu v horizontu O, ale údaj o organicky vázaném fosforu v horizontu A je zahrnut do celkové zásoby v půdě až do hloubky 1 metru.

Pokud tedy srovnáváme údaje z odborné literatury, vždy je třeba si ověřit, zda jsou příslušné subsystémy ekosystému vydefinovány srovnatelně a jaké metody byly použity k vyjádření příslušných zásob. Jsme-li si vědomi limitů příslušného popisu, můžeme výstupy interpretovat bezpečněji či vůbec. K čemu je nám tedy popis skrze zásobníky a toky dobrý? Jednak nám umožňuje si uvědomit, která část lesa váže jaké množství prvku. Například v zásobnících větví, asimilačních orgánů a kořenů se vyskytují významně vyšší koncentrace prvků, včetně těch limitujících, jako jsou například fosfor a bazické ionty, než v zásobníku kmenů ([kap. 5.2.8](#)). Další příklad může znít následovně: pokud vezmeme v úvahu hercynskou směs, vyniká extrémní důležitost zásoby prvků vázaných v půdě do SOM (mocné horizonty nadložního humusu). V jehličnatých ektomykorhizních systémech se oproti listnatým lesům vyskytuje v horizontech O až třikrát vyšší zásoba fosforu. Právě toto je v konzervativním systému oním klíčovým úložištěm, kde jsou „uzamčeny“ limitující prvky, k nimž mají dřeviny přístup především pomocí spolupráce s mykorhizními houbami. Jakékoliv narušení tohoto zásobníku proto znamená pro les možnou ztrátu důležitých živin. Jiným příkladem je velmi významný zásobník fosforu v mikrobiální biomase. Význam tohoto zásobníku stoupá od konzervativního systému směrem k systému dynamickému. Z výzkumů vyplývá, že mikrobiální biomasa je řádově významnějším zásobníkem v případě fosforu než například dusíku (vztaženo k celkové zásobě v organické hmotě). O mikrobiální biomase říkáme, že má rychlý obrat. To znamená, že především generace bakterií a archeí se zde rychle střídají. Díky krátkému životu bakterií a archeí se tak fosfor rychle přemísťuje mezi jednotlivými organismy či půdním prostředím. I zde je patrná zranitelnost: náhlé změny ve společenstvu mikrobiomu z důvodu aplikace chemických prostředků ochrany, vyschnutí profilu atd. může zásadním způsobem narušit cyklus fosforu. Pokud se jedná o kratší periodu sucha, pak nemusí být pokles fosforu vázaného v živé biomase bakterií katastrofou, ale stabilizačním mechanismem. Fosfor uvolněný z mrtvých bakterií vstřebají dřeviny a pomůže jim lépe se vyrovnat s obdobím sucha.

5.2.7 „Horká místa“ a „horké okamžiky“ v půdním prostředí

Popis pomocí zásobníků může do jisté míry navodit představu o rozsáhlejších homogenních celcích v půdě. Jak již bylo zmíněno, půda je prostředí velmi heterogenní. I procesy transformace prvků jsou v půdě rozloženy velmi nerovnoměrně. Máme místa velmi rychlých změn (dekompozice, nitrifikace atd.): rhizosféru a mykorhizosféru, místa, kde právě dochází k rozkladu „výživného“ odumřelého

těla, chodbičky po žířalách (tzv. biopóry), povrchy vhodně umístěných agregátů, kde se nacházejí povlaky mikrobiomu. Tato místa se nazývají *hot spots* a rychlosti rozkladu a transformace prvků jsou zde řádově vyšší než v okolní půdě. Aby se zdůraznila časová pomíjivost některých *hot spots*, zavádí se i pojem *hot moments*. Frakce aktivních mikroorganismů v těchto místech a okamžicích je 2–20krát vyšší než v okolní půdě.



Obř. 5.2.7 Obrázek dáá do souvislosti čas životnosti jednotlivých aktérů v půdě či rychlost procesů v některých částech půdy s jejich prostorovým měřítkem. Intenzita šedé barvy na osách reprezentuje schematicky časovou a prostorovou pravděpodobnost rozsahu příslušných mikrobiálních hotspotů. (Upraveno podle: Kuzyakov a Blagodatskaya, 2015.)

5.2.8 Závěr: biogeochemický cyklus, hospodaření a adaptace na klimatickou změnu

Je nepochybné, že „horká místa“ a „horké okamžiky“ utvářejí velkou část transformací prvků v půdním prostředí, tedy jejich toků. Zdůraznění heterogenity půdního prostředí nám pomůže pochopit komplementaritu a funkční diverzitu jednotlivých procesů, a tudíž i důležité stabilizační mechanismy. Příkladem prostorové diferenciací je prioritní zapojení saprotrofních hub ve svrchních horizontech do rozkladu čer-

stvé organické hmoty a oproti tomu prioritní zapojení hub mykorhizních do rozkladu již částečně „natrávené“ organické hmoty v hlubších horizontech. Dalším příkladem je prostorová a časová mozaika horkých míst a okamžiků. Heterogenita půdního prostředí přispívá k funkční rozrůzněnosti a pestrosti strategií uvolňování, příjmů a recyklace prvků v půdě. V hospodářských lesích bychom tedy měli omezit techniky vedoucí k homogenizaci půdního prostředí, kde je extrémním příkladem plošná homogenizace půdy frézami či plošná aplikace prostředků ochrany.

Popis pomocí zásobníků a toků tvoří i základ bilančního přístupu. Můžeme si například položit následující otázky: Kolik prvků dlouhodobě odnášíme s těžbou? Jaké je toto množství ve srovnání se spotřebou ekosystému? Obecně znějí odpovědi takto: pokud bychom vytěžili 1 ha bukového porostu pro Českou republiku průměrné porostní zásoby (280 m³/ha), odneseme z ekosystému průměrně okolo 30 kg P a 420 kg Ca na hektar, pokud však přibereme veškeré větve, odneseme už téměř 60 kg P, respektive 680 kg Ca na hektar. Pro srovnání uvedme, že roční spotřeba se u živných bučin pohybuje okolo 5 kg P a 100 kg Ca na hektar. Podobný příklad pro smrk: pokud počítáme s v České republice průměrnou porostní zásobou (400 m³/ha), pak dřevo kmene váže na hektar okolo 17 kg P, pokud uvažujeme kmeny s kůrou, je to už 27 kg P, pokud přidáme veškeré větve, dostaneme se na číslo 59 kg P, a pokud připočteme i zásobu P v jehlicích, dostaneme se až na číslo 78 kg P na hektar. To už je zhruba čtyřnásobek oproti situaci, kdy vezmeme v úvahu pouze kmeny! U vápníku pak získáme pro smrk a výše jmenované případy řadu: 177, 350, 445 a 535 kg (podklady pro výpočet ztrát pocházejí z práce Achat et al., 2015).

Intenzitou těžby velmi ovlivňujeme i ztráty prvků z ekosystému. Výše uvedený příklad můžeme považovat za extrémní, jelikož z lesa nikdy neodneseme s kmenem i 100 % kůry, větví a asimilačních orgánů, a to ani v případě, kdy je využití další biomasy mimo kmenu (dále „potěžebních zbytků“) naším cílem (např. pro energetické účely). Nicméně na základě srovnání a analýzy řady studií především z lesů temperátní zóny bylo prokázáno, že pokud po těžbě z lesa odnášíme i jistý podíl (nikoliv rovnou 100 %, jak je uvedeno v [tab. 5.2.2](#)) potěžebních zbytků, podstatně tím zvyšujeme odnos prvků z ekosystému, snižujeme zásoby prvků v půdě a způsobujeme acidifikaci půdního prostředí (Achat et al., 2015; pro vybrané parametry viz [tab. 5.2.2](#) a [5.2.3](#)). Dochází zejména k poklesu celkového dusíku a fosforu, dostupného fosforu a bazické saturace a dále také k růstu dostupnosti volného Al³⁺. V [tab. 5.2.2](#) a [5.2.3](#) jsme se soustředili na intenzitu těžby nadzemní biomasy, pokud by však někdo k ne-jintenzivnějšímu scénáři využití potěžebních zbytků přidal i využití pařezů či kořenových systémů, byť by byl schopen odnést pouze 40 % jejich objemu, odnosy prvků by se oproti základnímu scénáři (kmen + 80 % kůry) zdvojnásobily!

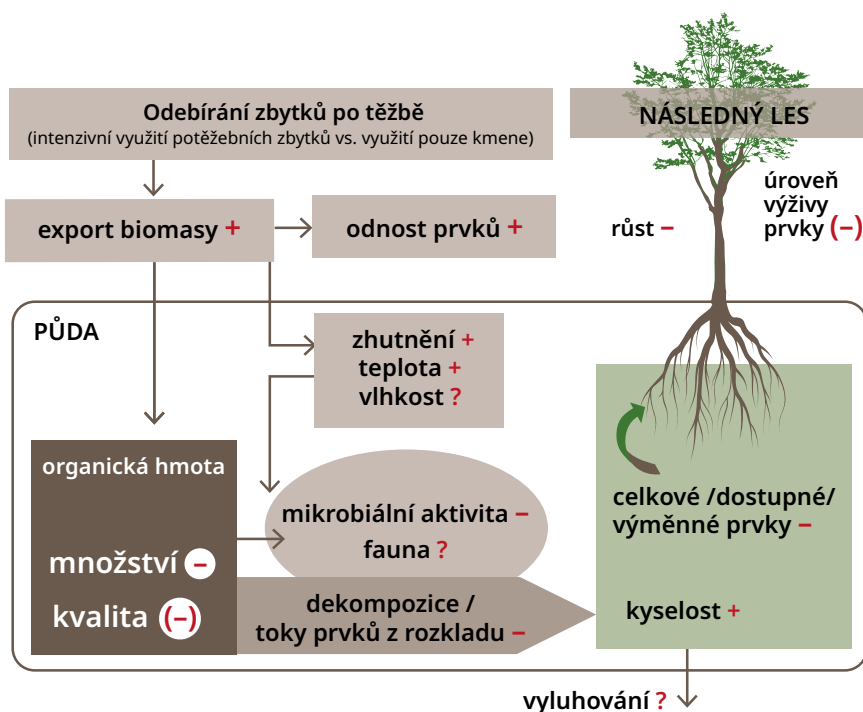
Tab. 5.2.1 Výpočet hypotetického odnosu P na hektar porostu, pokud bychom vytěžili celou porostní zásobu jednodruhového porostu a z místa odvezli příslušnou část biomasy (kmen; kmen + kůra; kmen + kůra + větve; kmen + kůra + větve + asimilační orgány). Pro různé dřeviny. (Vypočteno na základě údajů z Achat et al., 2015.)

Fosfor	kg.ha ⁻¹				
dřevina	průměrná porostní zásoba ČR (m ³ /ha)	kmen	kmen + kůra	kmen + kůra + větve	kmen + kůra + větve + asimilační orgány
smrk	401,00	17,10	26,74	58,75	77,97
buk	280,00	n. d.	30,34	58,26	62,68
dub	233,00	13,27	25,61	56,88	59,40
bříza	172,00	8,59	15,56	22,82	32,10

Vápník	kg.ha ⁻¹				
smrk	401,00	176,57	350,14	444,48	534,84
buk	280,00	n. d.	416,00	680,35	832,95
dub	233,00	81,17	788,99	1343,20	1681,03
bříza	172,00	n. d.	228,34	337,56	364,62

Tab. 5.2.2 Zobecněná procentuální změna (průměr, medián) odnosu prvků při uvažovaném scénáři odnosu potěžebních zbytků. Základní scénář – těžba kmene pilou (80 % kůry zůstává na kmeni). Záporné znaménko před číslicí znamená zmenšení odnosu oproti základnímu scénáři. (Sestaveno na základě údajů z Achat et al., 2015.)

	kmen + kůra (harvestor)	kmen + kůra + větve (pila)	kmen + kůra + větve + listy (pila)
N	-24; -25	37; 30	87; 68
P	-24; -23	43; 31	84; 62
K	-22; -21	32; 27	62; 55
Ca	-37; -38	32; 26	54; 40
Mg	-25; -25	40; 27	66; 53
	Uvažujeme, že při těžbě pilou zůstává 80 % kůry na kmeni, při těžbě harvestorem pouze 20 %.	Uvažujeme, že na kmeni zůstává 50–60 % větví v závislosti na druhu stromu	Uvažujeme, že na kmeni zůstává 40 % asimilačních orgánů.



Obr. 5.2.8 Přehled hlavních dopadů odnosu potěžeby zbytků na fungování lesního ekosystému. Negativní efekty jsou znázorněny znaménkem minus, pozitivní efekty znaménkem plus. Znaménka v závorkách odkazují k malému počtu provedených studií, či k nesignifikantním výsledkům. Otazníky značí nejasné efekty. (Upraveno podle: Achat et al., 2015.)

Tab. 5.2.3 Změny vybraných ekosystémových veličin vlivem odebrání potěžeby zbytků z ekosystému. (Upraveno podle: Achat et al., 2015.)

	Zásoba C		Celkový N		Celkový P		Celkový Ca		Bazilická saturace		Výměnná acidita	
	F+H	A	F+H	A	F+H	A	F+H	A	F+H	A	F+H	A
kmen + kůra + větve + listy	-10,3	n. s.	-12,1	n. s.	-6,2	n. s.	-9,1	n. s.	-8,4	-17,4	78,3	n. s.

Jelikož silnější limitace některými prvky (např. P a bazickými ionty) umocňuje působení sucha, které ve větší míře přichází a bude přicházet coby projev klimatické změny, může vyšší odnos prvků posunout celý ekosystém za hranu kolapsu.

Jako vhodné opatření se nabízí ponechávat maximum asimilačních orgánů (listů, jehlic) a kůry po těžbě na stanovišti. Vzhledem ke specifickému charakteru

stanoviště (úživnosti půdy + míře přirozené acidifikace a nutriční degradace) je také nutné velmi pečlivě kalkulovat případné širší využití potěžebních zbytků pro energetické a jiné účely. Přestože jsme zde pro jednoduchost pracovali s myšlenkovým příkladem 1 hektaru holiny, pochopitelně platí, že ponechávání maxima zbytků po těžbě na ploše je prospěšné pro všechny systémy hospodaření, tedy i pro ty z hlediska adaptace preferované, jež pracují s jemným prostorovým měřítkem (těžbou jednotlivých stromů či menších skupin). V případě aplikace výběrných způsobů hospodaření jsou ztráty prvků s odnesenou biomasou navíc více prostorově rozložené. Uvažme dva extrémní příklady: výběrný les a les pasečný. Přestože v dlouhodobém časovém měřítku můžeme z obou typů lesa odebírat stejný objem biomasy, a tedy i prvků, v případě pasečného lesa dojde na velké ploše k jednorázovému odnosu prvků během velmi krátké doby. Při aplikaci výběrného principu je toto odebírání prostorově i časově rozrůzněno. Výsledné ztráty jsou tedy menší, ale dochází k nim častěji, což odpovídá spíše přirozené dynamice temperátního lesa. Zvětrávání, depozice a biogeochemický cyklus pak takové menší propady v zásobě doplní rychleji ve srovnání s jedním velkým propadem odpovídajícím holoseči. Pokud uvážíme, že propad – byť dočasný – ve výživě u odrůstající generace stromů může být fatální, pokud se seje s působením suché periody, máme zde velmi silný argument pro aplikaci výběrných principů jako jednoho z adaptačních mechanismů při přizpůsobování se měnícímu se klimatu.

Udržovat diverzitu různých procesů uvolňování, redistribuce a zadržování (imobilizace) prvků v rámci biogeochemického cyklu představuje důležitý nástroj pro adaptaci porostů na dopady klimatické změny. Například dřeviny můžeme rozdělit na druhy dynamického lesa – rody *Prunus*, *Alnus*, *Tilia*, *Acer* –, na dřeviny konzervativního lesa – rody *Pinus*, *Picea*, *Pseudotsuga* –, na dřeviny ležící někde mezi nimi – *Fagus*, *Quercus* – a na specifické dřeviny pionýrské – např. rod *Betula*. Opad první skupiny dřevin spoluutváří svrchní vrstvy půdy (F, H, A) s vyšším pH (méně kyselé), vyšší bazickou saturací a nižší koncentrací volného Al^{3+} . Dynamický cyklus je rovněž charakteristický vyšší mírou promíchávání jednotlivých vrstev půdy činností zooedafonu, což vede k intenzivnější redistribuci prvků. To vše má potenciál snížit limitaci především bazickými prvky. Tuto schopnost si dřeviny dynamického cyklu udržují i na chudých půdách, vyvinutých například na sedimentárních horninách. Proto je skupinovitě či hloučkovitě vnášení dřevin dynamického lesa důležitým adaptačním nástrojem i na půdách s chudými a zvláště ochuzenými bázemi (viz rovněž [kap. 6.5](#)).

5.3 HYDROLOGIE LESŮ V MĚNÍCÍM SE KLIMATU

Jakub Hruška, Filip Oulehle, Anna Lamačová

Lesy jsou tradičně považovány za důležitý zdroj vody pro krajinu. Příjemná vlhkost a chladný vzduch v nich navozují pocit, že se zde voda doslova rodí. Lesní potoky jsou synonymem hojnosti vody a odpar z lesů zlepšuje místní klima. Poněkud opomíjeným faktem však zůstává, že lesy rostou v prvé řadě tam, kde je vody dostatek. Oblast lesů mírného pásma je, mimo jiné, definována právě dostatkem letních srážek nutných pro růst lesů. Oblasti stepí a lesostepí na jihovýchod od střední Evropy se vyznačují zejména nižšími srážkami ve vegetačním období, přestože jinak jsou jejich klimatické charakteristiky velmi podobné (Prach et al., 2009).

V letech 2014–2019 zažívala střední Evropa nebývalé sucho a teplo, které však je součástí trendu trvajícího několik posledních dekad. Změna má takový rozsah, že dnes klima ve střední Evropě zhruba odpovídá klimatu, jaké měl před počátkem této změny severní Balkán. S jistou nadsázkou lze říci, že jsme se za posledních 40 let posunuli klimaticky o mnoho set kilometrů na jihovýchod.

Tato suchá a teplá epizoda zároveň umožnila odpovědět na některé otázky spojené s hydrologickým režimem našich lesů a spolu s klimatickými modely nastítnit i očekávanou budoucnost. Současně ukázala, že rozpad dospělého lesa, ať již se jedná o lesy hospodářské, či bezzásahové lesy v přírodních zónách národních parků, má jen malý vliv na hydrologickou bilanci těchto zalesněných oblastí.

5.3.1 Vzrůst evapotranspirace s rostoucími teplotami

Pro klima střední Evropy je charakteristický dlouhodobý nárůst teplot a velká variabilita srážkových úhrnů (obr. 5.3.1), v nichž však zatím nelze identifikovat statisticky významný trend (Brázdil et al., 2021). Teploty z pražského Klementina (data Českého hydrometeorologického ústavu – ČHMÚ) zaznamenané v letech 1775–2021 výrazně vzrůstaly ve druhé polovině 20. století. Pozorované zvýšení teploty je (data ČHMÚ na www.faktaoklimatu.cz) již 2,0 °C v období let 1960–2021.

Srážky (obr. 5.3.1) se příliš nemění, ale vykazují velkou variabilitu. Pokud se podíváme na pětileté průměry srážek ve stanici Klementinum, zjistíme, že velmi suchá „pětiletka“, kdy byl průměrný srážkový úhrn dokonce nižší než v letech 2014–2018, byla zaznamenána již v 60. letech 19. století. O tehdy panujícím katastrofickém suchu, kdy vysychaly prameny a usychala úroda, se zmiňují i dobové kroniky.

Pokud se srážky dlouhodobě nemění a teplota roste, krajina vysychá. Nejlepší teoretickou představou o intenzitě tohoto vysychání nám poskytne výpočet

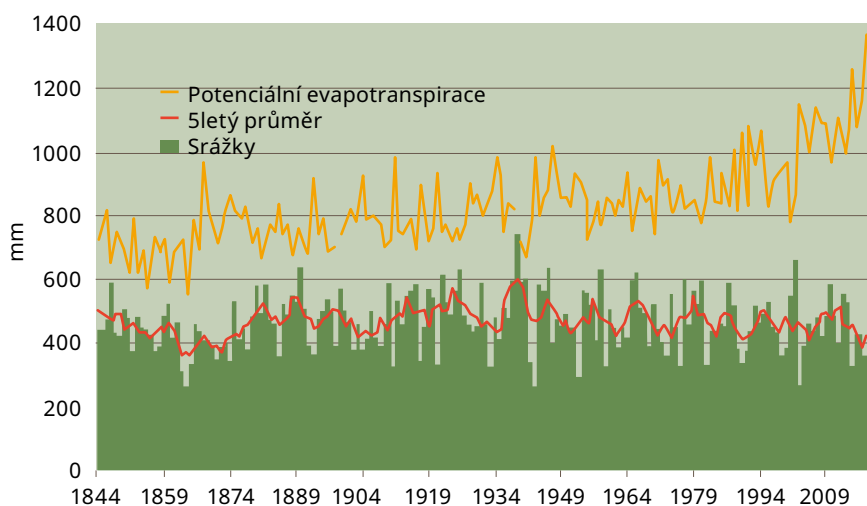
potenciální (referenční) evapotranspirace ([box 1](#)). Ta se pro podmínky pražského Klementina od roku 1844 (od té doby jsou k dispozici měřené vlhkosti vzduchu) výrazně zvýšila ([obr. 5.3.1](#)). Zatímco v 19. století byla tato potenciální evapotranspirace zhruba 700 mm, ve 20. století vzrostla na 800–900 mm. Dramaticky však narostla v posledních třech dekádách – až na dnešních přibližně 1200 mm. Zatímco srážky se nezměnily, zvyšováním teploty akcelerovaná potenciální evapotranspirace narostla zhruba o 50 %.

Box 1: EVAPOTRANSPIRACE, POTENCIÁLNÍ EVAPOTRANSPIRACE

Evapotranspirace (ET) je celkový výpar ze zemského povrchu do atmosféry, který se vztahuje k určitému území, například k povodí. Tento celkový výpar se skládá z fyzikálního výparu (**evaporace**) a fyziologického výparu (**transpirace**). Evaporace zahrnuje pohyb vody do vzduchu ze zdrojů jako půda, vodní plochy a dešťová voda zachycená na vegetaci (intercepce srážek). Transpirace je výdej vody vegetací, zejména listy. Odkazuje k pohybu vody v rámci rostliny a související ztrátě vody jako výparu z průduchů listů. Evapotranspirace je důležitou součástí vodního cyklu na Zemi a v posledních letech globálně narůstá (Zhang et al., 2016). V lesním povodí můžeme evapotranspiraci vypočítat jako rozdíl srážek (měřených na volné ploše) a celkového ročního odtoku vody v závěrném profilu povodí. Takto vypočtená hodnota se nazývá také bilanční výpar, protože je vypočtena z hydrologické bilance povodí, nikoliv z přímých měření transpirace a intercepce.

Potenciální evapotranspirace udává, kolik by se z krajiny se standardní vegetací (nejčastěji z trávníku) odpařilo vody za ideálních podmínek, kdy by rostliny měly k dispozici vždy dostatek vody k maximální transpiraci. Pak je potenciální evapotranspirace jen funkcí teploty a vlhkosti vzduchu, na srážkovém úhrnu nezáleží, protože výpočet předpokládá vždy dostatek vody k růstu rostliny.

Hydrologické ukazatele se běžně udávají v milimetrech. Jeden milimetr je jeden litr vody na metr čtvereční, a to jak srážek, odtoku i evapotranspirace. Tato jednotka tedy umožňuje jednoduché srovnání různých komponent vodního cyklu.



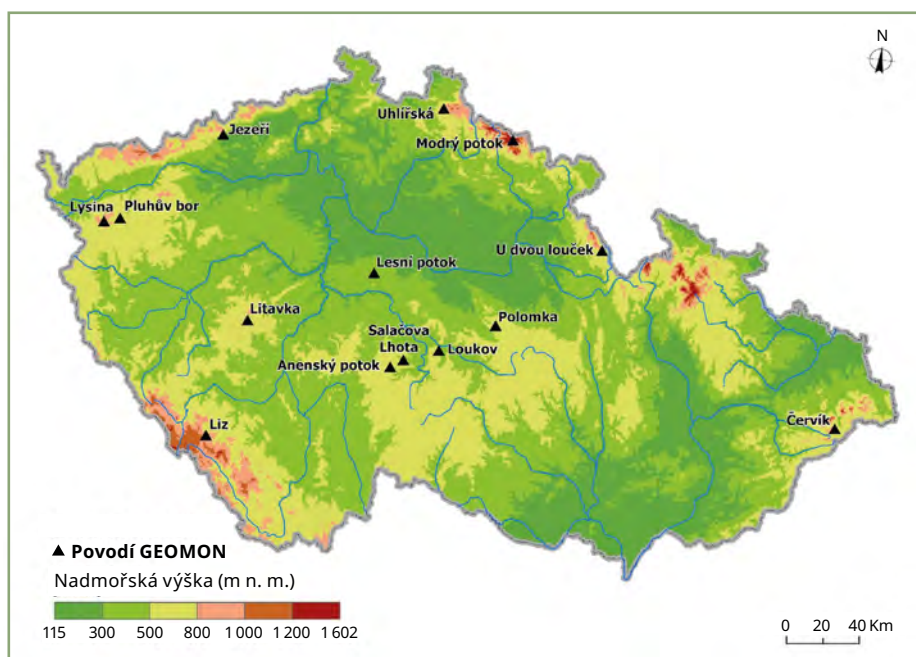
Obr. 5.3.1 Roční srážky (1844–2020), jejich pětiletý průměr (Praha Klementinum, zdroj: ČHMÚ) a potenciální evapotranspirace vypočtená podle Ivanova.

Box 2: MALÁ LESNÍ POVODÍ

Malá lesní povodí se používají jako nástroj výzkumu vodního cyklu a látkových toků ekologicky významných prvků (dusíku, uhlíku, síry, vápníku, kyselosti a mnoha dalších) v lesních ekosystémech. Malé povodí (obvykle v rozmezí jednotek až stovek hektarů) musí mít jasnou geografickou a hydrologickou rozvodnici a platí v něm, že veškeré voda, která se do povodí dostane srážkami, jej opouští (po všech transformacích uvnitř povodí) jedním vodním tokem, na němž se vymezí takzvaný závěrný profil. V ideálním případě platí, že do povodí se nedostává žádná voda z jiných povodí ani z něj neodtéká (například zlomy v podloží). Malá povodí se dají vymezit dobře v horských a podhorských terénech s pokud možno uniformní geologií. Dobře se vymezují na vyvřelých (např. žulách, svorách, bazaltech) a metamorfovaných horninách (např. rulách). Naopak se prakticky nedají vymezit v krasových terénech, které mají složitý a hluboký oběh podzemní vody.

Čtrnáct malých lesních povodí sítě GEOMON funguje v České republice od roku 1994 (Oulehle et al., 2021). Některá povodí existují i déle, například Jezeří v Krušných horách je sledované již od roku 1978. Povodí jsou vymezena převážně v hospodářských, dominantně smrkových lesích.

Sleduje se kontinuálně hydrologická bilance (srážky, podkorunové srážky a odtok), ale také chemické složení všech vod, chemismus půd a vegetace a jsou zde pravidelně prováděny inventarizace druhového složení rostlin. Systém povodí GEOMON provozuje Česká geologická služba ve spolupráci s Ústavem výzkumu globální změny AVČR a dalšími institucemi (zejména s ČHMÚ, VÚLHM, ÚHH AVČR, GLÚ AVČR a ČVUT). Tato povodí jsou lokalizována v horských a podhorských oblastech. Jsou soustředěna na citlivých pramenných územích s homogenním geologickým podložím a jsou zalesněna, bez zemědělských a zastavěných ploch. Umožňují tedy studium relativně přirozeného hydrologického a biogeochemického cyklu. Takto definovaná povodí se nazývají „malá povodí“ (v našem případě o rozloze 22–262 ha), protože ve větších povodích, kde se již mísí více vlivů, a to jak přirozených, tak antropogenních, nelze nalézt dostatečnou homogenitu.



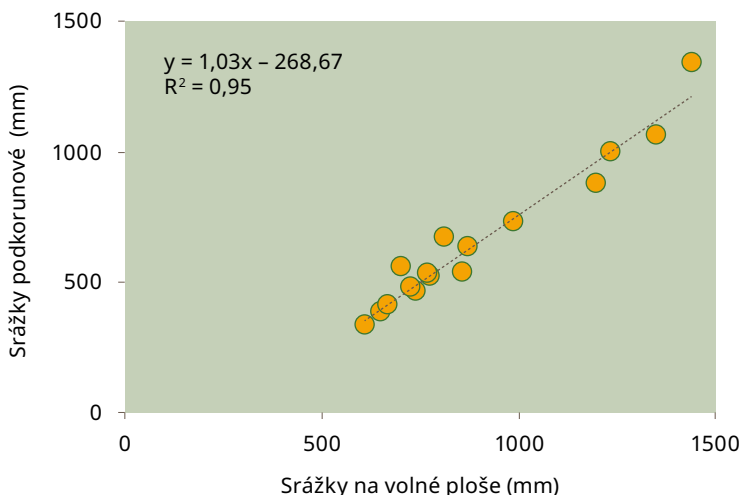
Obr. 5.3.2 Malá lesní povodí GEOMON. (Upraveno podle: orig. autor.)

5.3.2 Srážkový úhrn a množství srážek spadlých na lesní půdu

Výpar ze země do atmosféry označujeme jako evapotranspiraci (ET – viz [box 1](#)) a v malém povodí ([box 2](#)) ji lze ztotožnit s takzvaným bilančním výparem (Ward a Robinson, 1990, Fendeková et al., 2018, Krám, 2019). Průměrné srážky v lesních povodích GEOMON se pohybují v rozmezí 600–1800 mm za rok, přičemž úhrn srážek roste s nadmořskou výškou a zvyšuje se o cca 140 mm na 100 m nadmořské výšky. Součástí celkové evaporace v lesích mimo přímý výpar z půdy je intercepce – záchyt a poté výpar srážek z povrchu stromů (např. Ward a Robinson, 1990). Pouze v nejvyšších polohách může být záchyt srážek stromy (zachycená mlha a námraza) vyšší než intercepční ztráty a v takovém případě pak na povrch lesní půdy dopadá více vody než v místech bez stromů (Kopáček et al., 2020). V dřtivé většině našich lesů je ale množství srážek redukováno intercepční přímo v korunách stromů. V závislosti na ročním období, srážkových charakteristikách a druhu stromů představuje intercepční ztráta 15–50 % z celkových srážek v lesích mírného pásu (Gerrits et al., 2010). Z dlouhodobých dat z povodí GEOMON vyplývá ([obr. 5.3.3](#)), že intercepce v našich smrkových lesích činí v průměru cca 240 mm za rok a jen velmi pozvolna klesá se stoupající nadmořskou výškou. Pokles je dán klesající průměrnou teplotou, která postupně snižuje odpar z korun stromů.

Zároveň je zřejmé, že redukce srážek intercepční je relativně nejvýznamnější v nižších nadmořských výškách, v našem případě v lesích okolo 500 m n. m. jsou takto srážky redukovány o 250 mm za rok, tj. o 40 %.

Z omezeného počtu našich měření podkorunových srážek v bukových porostech (ve čtyřech povodích) se zdá, že intercepční ztráty jsou v bukovém lese nižší. Rozdíl v intercepční mezi jehličnatým a listnatým porostem je dán především sníženou intercepční opadavých lesů v zimním období. Studie prováděná na experimentálních bukových plochách v Lucembursku prokázala, že intercepce v bukových porostech se v průběhu roku výrazně liší. Ve vegetační sezóně byla intercepce v průměru 18 %, zatímco mimo vegetační sezónu pouze 5 % (Gerrits et al., 2010). Rozdíl v intercepční jehličnatého lesa (smrkového) a listnatého lesa (dubového) prokázali i ve studii prováděné v Dánsku. V jehličnatém lese změřili intercepční ztrátu 266 mm (51 % celkových srážek) a v listnatém lese 186 mm (35 % celkových srážek). V něm tvořila intercepční ztráta 40 % ve vegetační sezóně (od června do listopadu) a 20 % v období od bez listů (prosinec až květen) (Andreasen et al., 2023).

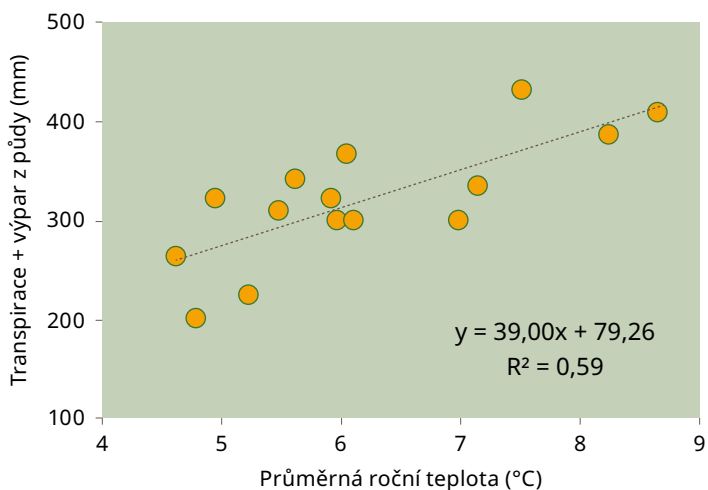


Obr. 5.3.3 Závislost mezi ročním úhrnem srážek na volné ploše (mimo les) a srážkami podkorunovými (úhrnem srážek v lesním porostu) pro smrkové porosty. Rozdíl se rovná intercepčním ztrátám (odparu v korunách stromů).

Ve spojitosti s vlivem druhového složení porostu na množství srážek dopadajících na lesní půdu je nutné zmínit srážky zachycené porostem a stékající na povrch půdy po kmenu, tzv. stok po kmenech. Tento fenomén je zanedbatelný ve smrkových lesích, ale v bukových porostech, zejména díky architektuře koruny, může být významným zdrojem vody pro lesní půdy.

5.3.3 Transpirace a odtok vody z povodí

Fyziologický výpar, tj. **transpirace**, je ztráta vody rostlinou a velmi úzce souvisí s procesem fotosyntézy a příjmu živin. Přestože přímé transpirační ztráty vegetací nejsou měřeny, její odhad se bude blížit rozdílu mezi množstvím vody dopadající na povrch půdy a měřeným povrchovým odtokem. V našich podmínkách, kdy průměrná lesnatost zkoumaných povodí dosahuje cca 80 % činí průměrná transpirace 320 ± 60 mm za rok. Tento údaj však v sobě zahrnuje i přímou evaporaci (výpar) z půdy, aktuální transpirace tedy bude o něco nižší. Takto odvozená transpirace v lesních povodích koreluje s průměrnou roční teplotou (obr. 5.3.4). Z této závislosti dále vyplývá, že na každý stupeň průměrné roční teploty se nároky na transpiraci zvyšují přibližně o 40 mm. Evapotranspirace zahrnující fyzikální i fyziologický výpar činí pro lesní povodí na našem území v průměru 510 ± 90 mm za rok, tj. 60 % průměrných ročních srážek.

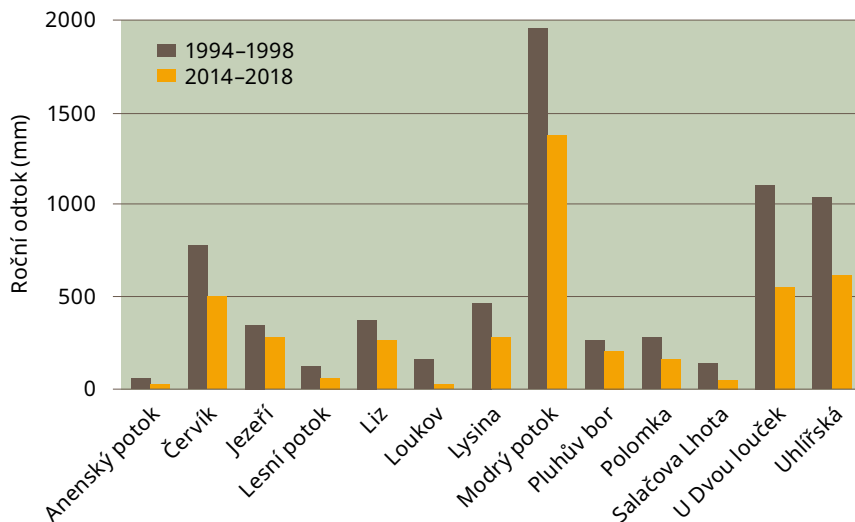


Obr. 5.3.4 Závislost průměrné roční transpirace (s podílem výparu z půdy) na průměrné roční teplotě vzduchu v povodí. Data zahrnují povodí se současnou lesnatostí vyšší než 70 %.

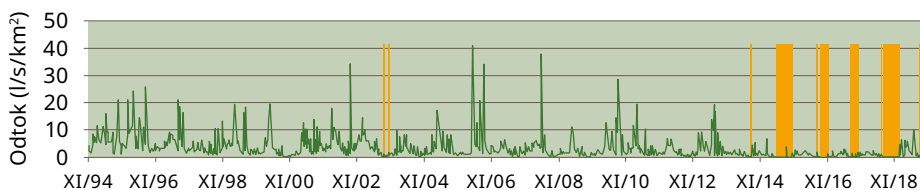
V souvislosti se změnou klimatu je nejnápadnějším jevem kontinuální růst průměrné roční teploty vzduchu. Ve středních polohách (cca 450–800 m n. m.) byly roky 2014–2018 o více než 2 °C teplejší, než byl dlouhodobý průměr v období let 1961–1990 (5,4 °C) (podrobněji také kap. 6.2 a 6.3). Trend v množství srážek pro jednotlivé roky není průkazný, zejména z důvodu vysoké meziroční variability srážkových úhrnů. Přesto byly průměrné srážky v letech 2014–2019 v průměru o 14 % nižší ve srovnání s obdobím před 25 lety, kdy monitoring v povodích začal. Výsledkem nižších ročních srážkových úhrnů v kombinaci s vyšší teplotou byl výrazný pokles průtoků, který byl v letech 2014–2019 o 42 % nižší než průměr za stejně dlouhé období mezi lety 1994–1999 (obr. 5.3.5).

K poklesu průtoků došlo v důsledku snížení vstupu srážek do povodí a vyšších nároků na evapotranspiraci. Ta vzrostla v průměru o 55 mm, při vzrůstu teploty o 1,4 °C. Tato hodnota souhlasí se závislostí transpirace na roční průměrné teplotě vzduchu odvozené z teplotního gradientu zkoumaných povodí. Zároveň byl tento transpirační nárůst zaznamenán v povodích nad 600 m n. m. V lesích pod 600 m n. m. se transpirace v letech 2014–2018 dokonce snížila ve srovnání s dlouhodobým průměrem. Důvodem byla nízká dostupnost vody v půdě – lesní porosty proto omezily výpar, aby zabránily takzvanému hydraulickému selhání. Hydraulické selhání nastává v okamžiku, když je ztráta vody transpirací vyšší než příjem kořeny, což vede k vysokému napětí vody v xylému a postupné kavitaci (přerušení kontinuálního vodního sloupce) a tím ke ztrátě vodivosti xylému. Situace byla kritická pro drobné toky, kde se aktuální evapotranspirační ztráty blížily ročním srážkovým úhrnům, nebo je dokonce překračovaly. Meziroční snížení srážek a zvýšení teploty zároveň mohou natolik zvýšit výpar, že situace může vyústit až v periodické vysychání lesních

potoků (obr. 5.3.6). Tomu často předchází pokles hladiny podzemní vody, protože ta je schopna základní minimální průtok dočasně dotovat.



Obr. 5.3.5 Změny v ročních odtocích lesních povodí sítě GEOMON. Průměrné roční odtoky za období let 1994-1999 a 2014-2019.



Obr. 5.3.6 Denní odtoky z lesního povodí Loukov (600 m n. m) na Českomoravské vysočině, zaznamenané od listopadu 1994 do října 2019. Oranžová pole označují suchá období bez zjevného povrchového odtoku.

Typická lesní povodí však mají poměrně malou zásobu podzemní vody. Podle výzkumů pomocí přírodního stabilního izotopu kyslíku ^{18}O (box 3) se průměrná doba zdržení vody v povodí pohybuje v jednotkách měsíců a zásoba mobilní vody povodí v nízkých stovkách mm.

Vzhledem k malým rezervoárům proto nejsou podzemní vody v malých povodích (převážně na krystalických horninách středních a vyšších poloh) dlouhodobě schopny dotovat povrchový odtok – k rychlému poklesu průtoků docházelo obvykle již v roce následujícím po roce s relativně nižšími srážkami vůči dlouhodobému průměru.

Box 3: IZOTOPOVÉ STANOVENÍ MNOŽSTVÍ A RELATIVNÍHO STÁŘÍ PODZEMNÍCH VOD

Metoda měření množství a relativního stáří vody je založena na tom, že v přírodě mnohem méně se vyskytující izotop ^{18}O (0,205 %) je těžší než běžnější izotop ^{16}O (99,757 %). Izotop ^{18}O má v atomu o dva neutrony více, a proto je těžší a molekula vody, která tento izotop obsahuje, má vyšší hustotu než voda složená jen z izotopů ^{16}O . Srážková voda, složená z molekul obou izotopů, se tedy při vyšších teplotách relativně obohacuje o těžší ^{18}O , protože voda s izotopem ^{16}O se snáze odpařuje. Do podzemních vod tedy v různých ročních obdobích zasakuje voda s jiným izotopovým poměrem. Toho se pak využívá ke stanovení relativního stáří vody a velikosti jejích rezervoárů.

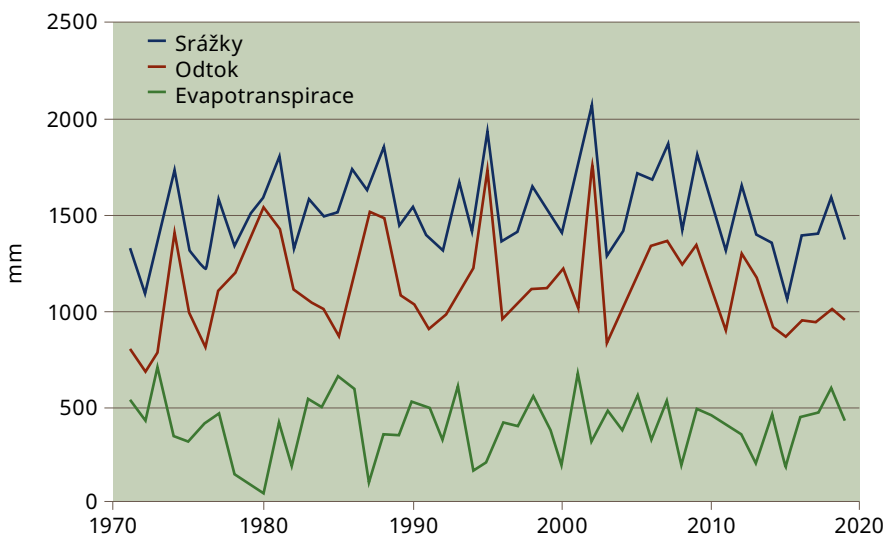
5.3.4 Rozpad lesa a vliv na hydrologickou bilanci

Výpar vody vegetací (transpirace) je hlavní způsob, jak se voda vypařená z kontinentů vrací zpět do atmosféry (Jasechko et al., 2013). Zároveň je podíl evapotranspirace na celkových srážkách globálně překvapivě stabilní a dosahuje cca 60–70 % celkových srážek nezávisle na typu ekosystému. Při disturbanci ekosystému, a to buď cestou přirozenou, nebo umělou (např. těžbou), dochází k narušení koloběhu vody, nicméně působící zpětné vazby velmi tlumí intuitivně očekávané extrémní projevy, ať už se jedná o vysychání, nebo zvyšování odtoku z území. Zpětná vazba funguje tak, že při kolapsu dospělého stromového patra (především jehličnatých porostů) nastává ve většině případů propad intercepce a množství vody spadlé na povrch lesní půdy se zvyšuje a zároveň nastává pokles transpirace. Důležité je si uvědomit, že transpirace je základní vlastností veškeré vegetace, takže propad transpirace je úměrný schopnosti ekosystému tento výpadek nahradit novou vegetací. Ať už jde o vegetaci vzniklou sukcesním vývojem, nebo výsadbami nových kultur. Nerušený vývoj následné vegetace, ať už se jedná o traviny, křoviny, či pionýrské druhy stromů, je důležitým prvkem v bilanci vody, protože velmi rychle a efektivně nahrazuje transpiraci původního dospělého lesa (Oreňák et al., 2014).

Tento jev lze dokumentovat na povodí Modravského potoka v národním parku Šumava (Hruška et al., 2015). V tomto relativně velkém povodí (92,7 km²), kde je hydrologická bilance sledována již od počátku 50. let 20. století (ČHMÚ), došlo po vyhlášení národního parku v roce 1992 k poměrně zásadní změně vegetačního pokryvu.

Přibližně na třetině povodí dospělý les podlehl kůrovcové gradaci a byl ponechán samovolnému vývoji bez odstranění biomasy odumřelých stromů. Zhruba

na třetině povodí byl les v rámci boje s kůrovcem vytěžen a holiny byly zalesněny a na zbylé třetině zůstal živý dospělý les. Současně byla v části povodí prováděna revitalizace rašelinišť, spočívající v hrázkování odvodňovacích příkopů. Tato mozaika nejrůznějších managementů se nijak neprojevila na hydrologické bilanci povodí – nebyly zaznamenány žádné statisticky významné změny ročních odtoků nebo evapotranspirace (obr. 5.3.7). Důvodem bylo to, že okamžitě nastupující vegetace poměrně záhy zvýšila intercepci srážek a transpiraci, a tím tlumila propad ve výparu chybějících dospělých smrkových porostů. Svůj vliv pravděpodobně měla i revitalizace rašelinišť, a tím zvýšení zásob vody v povodí.



Obr. 5.3.7 Hydrologická bilance povodí Modravského potoka na Šumavě (1971–2019). (Zdroj: ČHMÚ.)

Jiný příklad poskytuje hydrologická bilance několika malých povodí (např. povodí Uhlířská) v Jizerských horách, kde smrkový les v 80. letech 20. století uhynul vlivem kyselé depozice a byl prakticky ihned vytěžen. Zde se odtoky zvýšily krátkodobě (na 2–3 roky) o méně než 10 %. Poté už žádná změna oproti stavu před imisními těžbami nebyla patrná. Tato povodí, na rozdíl od národního parku Šumava, byla vykácena a biomasa odvezena z přibližně 80 % povodí. I zde však nová vegetace (bylinná) velmi rychle hydrologicky nahradila transpiraci a intercepci odumřelých hospodářských smrčů.

Podobné výsledky jsou k dispozici z národního parku Bavorský les, kde však bylo po kůrovcové disturbanci na přelomu 80. a 90. let 20. století celých 100 % experimentálního povodí Forellenbach (Beudert et al., 2018) ponecháno samovolnému vývoji. I zde se odtoky krátkodobě zvýšily zhruba o 10 %. Povodí Plešného jezera na Šumavě prošlo obdobnou disturbancí v letech 2004–2008. Přes horský charakter a velmi

strmé a malé povodí (0,67 km²) došlo ke zvýšení průtoků jen o 6 % (Kopáček et al., 2020). Z případů bezzásahových povodí je zřejmé, že pokud není porušena půda a přízemní vegetace, změny v odtocích jsou velmi malé a krátkodobé. Neporušenost půdního krytu, například pojezdy těžké techniky, zamezí vytváření erozních rýh, z nichž by mohly vzniknout dráhy soustředěného odtoku a zvyšovat zejména epizodické odtoky při velkých srážkách. Podobně neporušená přízemní vegetace (trávy, stromový podrost, keře) zajistí okamžitý nástup evapotranspirace po ztrátě stromového patra. To je případ například již výše zmiňovaného bezzásahového povodí Plešného jezera, kde k úhynu dospělého smrkového patra došlo na celé ploše povodí. Pokud k této změně dojde jen na části většího heterogennějšího povodí (jako v případě Modravského potoka), nejsou změny v roční bilanci vůbec zaznamenatelné.

Obdobné výsledky byly zaznamenány i v experimentálních povodích v hospodářských lesích Červík a Malá Ráztoka v Beskydech, kde je hydrologická bilance zjišťována od roku 1954. V 60. a 70. letech minulého století byly části povodí vykárceny právě kvůli zhodnocení vlivu těžeb na hydrologii. V povodí Malá Ráztoka (962 m n. m.), kde bylo postupně pruhovými sečemi odlesněno přes 50 % povodí (těžba buku a náhrada smrkem), byl zaznamenán zvýšený odtok o 4 % ve vegetační sezóně, v povodí Červík (900 m n. m.) ani po vytěžení 57 % plochy povodí nebyl zaznamenán rozdíl v průtocích (Šach a Černohous, 2016). Hydrologická bilance se tedy nijak nelišila, ať již se jednalo o bezzásahové oblasti v národním parku Šumava, nebo o hospodářské lesy v Jizerských horách a Beskydech.

Ve všech uvedených případech se jednalo o změnu struktury vegetace za relativně stabilních srážkových a teplotních poměrů, protože změny byly krátkodobé. Naproti tomu výsledky z povodí GEOMON ukazují situaci relativně stabilního pokryvu povodí, ale významné změny srážek a teplot v průběhu tří desetiletí. Porovnání zřetelně ukazuje, že dlouhodobá hydrologická stabilita střeoevropské lesní krajiny byla až donedávna velmi silná a aktuální vliv vegetačního pokryvu nehrál větší význam.

5.3.5 Role lesa v celkové bilanci krajiny

Tradovaná role „příznivého“ vlivu lesa na odtokové poměry nebyla daty ze střední Evropy nikdy potvrzena a požadavek kontinuálního pokryvu území „zeleňm“ lesem není, jak ukazují výše uvedené příklady, zcela nezbytný. Transpirace rostlin, která je hlavním zdrojem odpařování vody do atmosféry, chlazení klimatu a příspěvku k malému vodnímu cyklu, funguje jak v lese, tak i na ostatních druzích trvalé vegetace (loukách, pastvinách) velmi podobně. Pro to, zda nastane sucho nebo povodně či zda krajina dlouhodobě vysychá nebo se zamokřuje, je rozhodující zejména množství srážek a průběh teplot, typ vegetace hraje poměrně malou roli.

Rozdíl v lidském chápání lesa a otevřené krajiny zřejmě pramení z pocitu chladu a vlhkosti zažívaného v lese. Toto vnímání je ale způsobené zejména tím, že dospělý les stíní prostor pod korunami, a proto je v něm člověku v teplém počasí příjemnější. Zatímco na louce se transpirace děje člověku „pod nohama“ a slunce na něj

přímo svítí, v lese se transpirace odehrává vysoko v korunách nad jeho hlavou. Přitom transpirované množství vody se v obou případech dlouhodobě zásadně neliší.

Je nicméně zjevné, že mikroklima je mnohem příznivější v krajině, kde je trvalá vegetace přítomna po celou vegetační dobu, a že v oblastech zastavěných, popřípadě nevhodně zemědělsky obhospodařovaných, dochází (permanentně/sezónně) k poklesu výparu, a krajina tak ztrácí schopnost se přirozeně ochlazovat.

5.3.6 Co očekávat od klimatické změny?

Klimatické modely pro střední Evropu vcelku konzistentně předvídají zvyšování průměrných teplot a zachování, či dokonce zvyšování srážkových úhrnů (např. Lamačová et al., 2018). Do budoucna však bude důležitá extremizace srážek – zejména vyšší četnost velkých srážek (vznik povodní a překročení saturačních kapacit povodí), ale i zvýšení četnosti období s velmi malými srážkami, a tedy i období, kdy v povodích bude vody nedostatek. Právě období let 2014–2019 nám zřejmě nabídlo hydrologickou exkurzi do budoucna. Ovšem zatím jen „suchou“ variantu bez extrémních srážek.

Tab. 5.3.1 Změny hydrologických charakteristik povodí Modravského potoka.

	1981–2010	2021–2050	2071–2100
počet dní s extrémními srážkami*	63	86	97
průměrný roční počet dní beze srážek	157	150	151
průměrný denní maximální průtok (m ³ /s)	32	39	41

* Počet dní se srážkami většími než 48,9 mm, což je 99% kvantil ze všech dní v období 1981–2010, kdy přišlo.

Konkrétně pro již zmiňované povodí Modravského potoka předpovídají klimatické modely (kombinace mnoha scénářů různé úrovně klimatické změny) zvýšení počtu dní s extrémně vysokými srážkami (tab. 5.3.1). Zatímco v kontrolním třicetiletém období let 1981–2010 bylo dnů se srážkami vyššími než 49 mm (99% kvantil, tedy 1 % nejvyšších srážkových úhrnů) celkem 63, pro roky 2021–2050 se tento počet zvýší na 86 dní a pro roky 2071–2100 na 97 dní, tedy zhruba o třetinu. Příliš se nezmění počet dní beze srážek. Adekvátně zvýšení četnosti extrémních srážek se zvýší i maximální denní průtoky, a to na hodnoty cca o 20–30 % vyšší, než jaké byly zaznamenány doposud (tab. 5.3.1). Celkové srážkové úhrny se zvýší zhruba o 10–15 %, a to na celém území České republiky (Štěpánek et al., 2019). Nicméně je třeba mít na paměti, že v případě odhadů budoucích srážek panuje výrazně větší míra nejistoty než u odhadů vývoje teplot. A tak se odhady budoucích srážek mění v závislosti na použitých scénářích socioekonomického vývoje (dříve označovaných jako emisní scénáře) více než odhady teplot. Podle nejnovějších scénářů převažuje

varianta, že celkové průměrné úhrny se na území České republiky nebudou výrazně měnit, zároveň však platí očekávaný nárůst extrémních situací.

Lze tedy očekávat kombinaci sucha a krátkodobých vysokých srážek a povodní. A to v obou případech v mnohem extrémnější podobě, než jsme dosud byli zvyklí. Oba tyto extrémy budou přicházet bez ohledu na vegetační pokryv povodí, který se ale pravděpodobně příliš nezmění a zůstane zde dominantně horský smrkový les a rašeliniště. Je to dáno vysokou nadmořskou výškou povodí a stále dostatečným, a do budoucna také klimatickými modely predikovaným, množstvím srážek. Z probíhající inventarizace přirozené regenerace lesa v povodí je také zjevné, že i v nejmladší věkové struktuře znovu zcela dominuje smrk.

5.3.7 Shrnutí

V současné době probíhající kolaps hospodářských, zejména smrkových, lesů je přirozeným důsledkem nízké schopnosti monokulturního hospodaření čelit rychle se měnícím podmínkám prostředí, jako jsou vzrůst teplot, zvýšená variabilita v úhrnu a rozložení srážek a změny v půdách. Lesní produkce účelně nastavená na podmínky zakoušené v posledních stoletích naráží na své limity zejména v oblastech, kde se nároky na výpar blíží množství spadlých srážek. Tyto oblasti můžeme přibližně vymezit nadmořskou výškou 450–600 m n. m (srovnej s [kap. 6.3](#)). Zde monokulturní smrkové hospodaření vede jednak ke snížení vstupu srážek na lesní půdu kvůli vysokým intercepčním ztrátám (až 40% výpar srážek zachycených v korunách stromů) a dále k vysokým transpiračním nárokům lesů primárně pěstovaných za účelem maximalizace produkce biomasy. Snížení vstupu srážek, často kombinované se zvýšenou teplotou, pak vede ke stresu suchem, a to v důsledku snížení půdní vlhkosti a hladiny podzemní vody, následované snížením fotosyntetické aktivity stromů. V těchto polohách je zásadní přizpůsobit lesní hospodaření podmínkám s očekávaným nárůstem teplot (se zvýšením nároků na transpiraci) a možným periodickým výskytem roků s podprůměrnými srážkami. Pěstování strukturně bohatých lesů s přirozenou druhovou skladbou by mělo snížit intercepční ztráty a posílit využití disponibilní vody v celém půdním profilu (viz též [kap. 6.3](#)). Toho se nejlépe dosáhne pěstováním smíšených lesů s variabilní hloubkou kořenové zóny a pestrou architekturou korun.

6. ZRANITELNOST A ODOLNOST LESA V MĚNÍCÍCH SE PODMÍNKÁCH

6.1 EKOLOGICKÁ STABILITA A STABILIZACE LESNÍCH EKOSYSTÉMŮ

Pavel Rotter

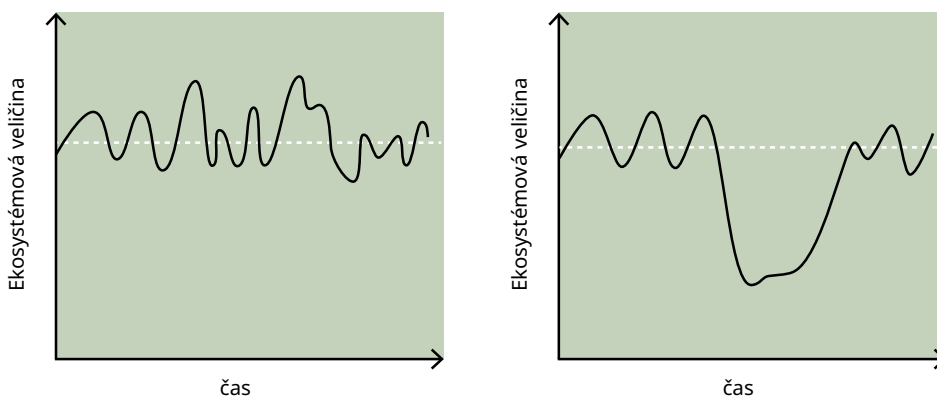
Jeden z nejpálčivějších dopadů klimatické změny spočívá v narušení stability ekosystémů. To se naplno projevilo ve střední Evropě před rokem 2020, kdy došlo vlivem kombinací příčin (viz též [kap. 6.5](#)) k rozpadu nejméně stabilních lesních ekosystémů v této oblasti: převážně stejnověkých a jednodruhových porostů s jehličnany (se smrkem, ale také s borovicí). Média i odborníci nejčastěji zmiňovali víceleté sucho a lýkožrouta, jakožto nejvýznamnější spouštěcí faktory tohoto kolapsu. Povšimněme si části výše uvedené věty u popisu porostů, které se rozpadaly: „převážně stejnověkých a jednodruhových“. Předurčují opravdu tyto dvě vlastnosti nestabilitu ekosystémů? Pokud ano, co potom řekneme o společenstvech tzv. čistých bučin, přirozeně nebo pouze s malými zásahy člověka vzniklých porostů s dominancí buku, které byly dlouhá léta uváděny jako příklad druhově jednoduchých, a přesto stabilních porostů? Jaké vlastnosti tedy vůbec les musí mít, abychom jej mohli považovat za stabilní?

6.1.1 Dvě základní tváře ekologické stability: rezistence a rezilience

Jak vůbec posuzovat stabilitu tak komplexního systému, jako je les? Aby mohl les přežít, potřebuje přijímat energii ze slunečního záření, toky CO_2 , vody a minerálů. Z hlediska zdrojů je splnění těchto podmínek nutné a zároveň dostačující. Je tomu tak díky dominantní přítomnosti primárních producentů v lese. Ti disponují fotosyntézou, tedy schopností vyrábět organické látky z látek anorganických a z energie. Z hlediska toků a klíčových podmínek prostředí tedy lesní ekosystém patří do stejné skupiny systémů jako všechny organismy, ale třeba i tornádo či tzv. Bénardovy buňky. Les tak reprezentuje **systém otevřený vůči svému okolí**, jelikož plně závisí na vnějším zdroji energie (energie ze slunečního záření pro les, z rozdílů teplot pro tornádo a Bénardovy buňky). Všechny tyto systémy konají práci (ať už pro člověka užitečnou, jako je růst dřeva a další ekosystémové funkce v případě lesa, nebo ničivou v případě tornáda) právě na úkor přeměny práce schopné formy energie (energie slunečního záření) na energii chaotického pohybu molekul (vypařování, vzrůst teplot), což provází vzrůst termodynamické stavové veličiny zvané **entropie**. Zároveň si tyto systémy udržují **vysoký stupeň organizovanosti**.

Během relativně stabilních podmínek prostředí se hodnoty důležitých vstupních toků drží v určitých intervalech. Běžné oscilace těchto toků, například množství srážek, rychlost zvětrávání hornin, ale i podmínek prostředí, které nemají charakter toku (teplota), nazýváme **fluktuaace**. Jelikož je existence systému provázána s exi-

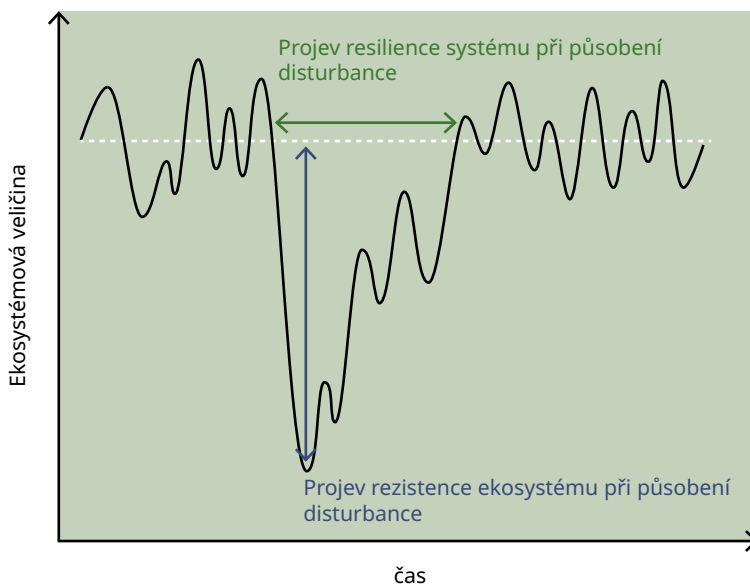
stencí těchto zdrojů a udržení určitých podmínek, systém na tyto fluktuace dynamicky odpovídá **přizpůsobením**. Občas nastane prudší výkyv v podmínkách či zdrojích, jehož intenzita zasahuje nad rámec běžných fluktuací. Ten budeme nazývat **disturbancí** (obr. 6.1.1). Může se jednat o silnější sucho, srážky, vítr, požár, silnější znečištění ovzduší atd. Vnitřní procesy v systému jsou s vnějšími toky a podmínkami provázány. Například rychlost fotosyntézy kolísá v závislosti na dostupnosti vody, CO₂, minerálů a slunečního záření. Při změně byť jen jednoho z těchto vnějších zdrojů, ale například i teploty se mění i rychlost fotosyntézy. Existuje zde tedy jistá vnitřní rovnováha systému provázaná s prostředím a dynamicky reagující na vnější změny. Tuto rovnováhu nazýváme **dynamická rovnováha**. Důležitou podmínkou stability systému je to, že se fluktuace ve zdrojích a vnějších podmínkách „propíšíou“ do dynamiky systému tak, že hodnoty důležitých ekosystémových veličin, popisujících stav celého systému, rovněž pouze fluktuují kolem jisté střední hodnoty (obr. 6.1.1).



Obr. 6.1.1 Vlevo: fluktuace sledované ekosystémové vlastnosti v čase kolem dlouhodobé střední hodnoty (čerchovaná čára), tyto fluktuace jsou výsledkem fluktuací zdrojů a podmínek prostředí a interakcí uvnitř systému. Vpravo: větší výchylka sledované ekosystémové vlastnosti od dlouhodobé střední hodnoty je odrazem působení disturbance na vnitřní dynamiku systému. (Upraveno podle: orig. autor.)

Mezi důležité ekosystémové veličiny lesa patří například primární produktivita, objem živé biomasy, biodiverzita, úroveň recyklace živin atd. Úplná časová invariabilita (neměnnost) těchto veličin je u ekosystémů z principu nedosažitelná, pokud by jí totiž hypoteticky dosáhly, ztratily by schopnost dynamicky reagovat na změny podmínek a brzy by se rozpadly. Doposud jsme hovořili o běžných výkyvech působících na systém. Čas od času však systém zasáhne disturbance. I v tomto případě může dojít k tlumení vlivu disturbance na dynamiku systému. Je však nutno podotknout, že toto tlumení má pouze jistou omezenou kapacitu. Po překročení **prahu** (angl. *threshold*) této stability pozorujeme v ekosystému výraznější změny (propad produktivity, vymizení některých druhů, zvýšení vyplavování živin ze systému atd.). Zvláště pokud disturbance přicházejí častěji, bývá někdy vedle otázky, kolik toho systém vydrží, relevantní i otázka, jak rychle systém regeneruje.

Mechanismy, které tlumí dopady vnějších podmínek na systém, budeme nazývat **stabilizačními mechanismy**. Z obecné teorie systémů víme, že tyto stabilizační mechanismy často mají charakter tzv. **negativních zpětných vazeb**. Tyto vazby vznikaly v ekosystému v průběhu dlouhodobé koevoluce. Uplatňují se na různých úrovních ekosystému od jeho neživé složky přes organismy až po trofické vztahy mezi celými populacemi. V této publikaci budou různé konkrétní příklady působení negativní zpětné vazby jistě zmiňovány, jelikož často tvoří klíčové interakce v příslušném segmentu ekosystému. Uvedme několik příkladů i nyní. Jako příklad na úrovni jedince poslouží fungování regulace výdeje vody u stromů transpirací. S narůstajícím deficitem vody v půdě se tlumí její výdej proudy asimilačních orgánů, což po určitou dobu brání „vysychání rostliny“. Dalším příkladem, tentokrát zpětnovazebné interakce mezi rostlinou a mykorhizou, může být množství „investic“ rostliny do mykorhizy v závislosti na dostupnosti půdních zdrojů. Čím menší je dostupnost dusíku pro rostlinu, tím více energií bohatých uhlíkatých sloučenin posílá rostlina mykorhizní houbě, což většinou (dle modelu „reciproční směny“) vede k zesílení „dodávek“ dusíku do rostliny. Další klasické příklady uplatnění zpětné vazby se týkají populačních dynamik. Například dostatek potravy na ploškách zmlazujícího se lesa vede k častější návštěvnosti těchto míst herbivory, a to do doby, než na to zareagují šelmy a z důvodu rozšířených možností predace herbivorů začnou tato místa rovněž častěji navštěvovat. Další stabilizační mechanismy jsou uvedeny dále v této kapitole i na jiných místech v knize.

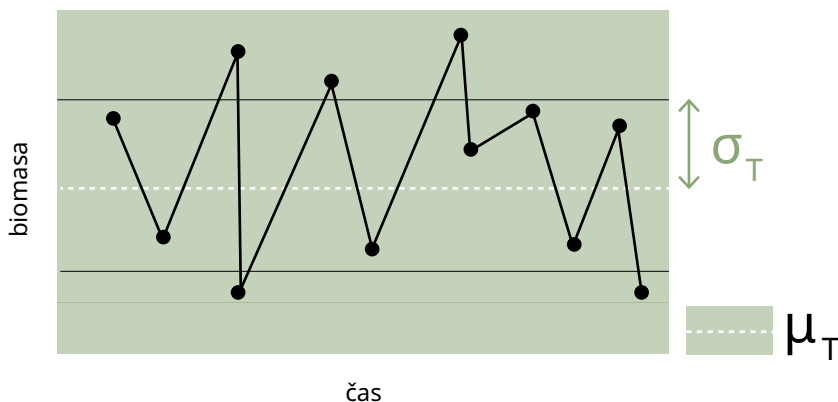


Obr. 6.1.2 Projevy rezistence a rezilience systému při působení disturbance: čím menší je výchylka ekosystémové veličiny, tím větší je rezistence; čím kratší čas je návratu veličiny na úroveň srovnatelnou se stavem před působením disturbance, tím větší je rezilience. (Upraveno podle: orig. autor.)

Můžeme se ptát, nakolik jsou stabilizační mechanismy v ekosystému účinné, to znamená, do jaké míry příslušné fluktuace či disturbance změny sledované vlastnosti systému. Představme si dva ekosystémy v těsném sousedství – smrkovou monokulturu a květnatou bučinu – někdy v období před gradací klimatické změny, třeba v suchém roce 1947. Primární produktivita smrkové monokultury tehdy poklesla více než v případě květnaté bučiny. Schopnost systému odolávat vnějšímu tlaku (ten budeme dále nazývat stresorem) se nazývá **rezistence** (obr. 6.1.2). Květnatá bučina by tedy měla v tomto případě vyšší rezistenci než smrková monokultura. Když jsme nemocní a klesne naše fyzická výkonnost, zajímá nás především, jak rychle se zotavíme. V příkladu s dvěma typy lesa výše bychom se ptali, za jak dlouho po odeznění sucha se primární produktivita ekosystému vrátí do období před působením stresoru. Rychlost, s jakou se systém po odeznění stresu vrátí do původního stavu, definuje vlastnost nazývaná **rezilience** (obr. 6.1.2).

6.1.2 Představení stabilizačních mechanismů

Po teoretickém uvedení dvou základních vlastností ekologické stability, rezistence a rezilience, skrze jejich projevy při působení fluktuací či disturbance, se podíváme na to, jakým způsobem se stabilita (nejen) lesních ekosystémů studuje empiricky. Nedostatek empirických dat vedl především od 90. let 20. století ke spuštění řady dlouhodobých studií, které se věnovaly zkoumání vztahů mezi stabilitou, produktivitou, funkčností a pestrostí ekosystémů. Než se podíváme na tyto studie podrobněji, definujme si nejprve stabilitu, a to tak, abychom ji mohli snadno měřit. Které veličiny mohou jednoduše vyjádřit stav celého ekosystému? Zaprvé je to biomasa, která je funkcí abundancí druhů tvořících ekosystém. Dále můžeme uvést například produkci (nejčastěji čistou primární, která je u dospělých neokusovaných stromů měřitelná jako přírůstek). Produkce vztahovaná na jednotku plochy lesa se nazývá produktivita (viz [kap. 5.1](#)). Vezměme si tedy nyní nejčastěji uváděný příklad biomasy a podívejme se, jak se mění v čase (obr. 6.1.3).



Obr. 6.1.3 Měřené hodnoty kolísání biomasy v čase kolem dlouhodobého průměru (μ_T). Míra variability (σ_T) je inverzní funkcí stability. (Upraveno podle: orig. autor.)

Na obrázku vidíme dlouhodobou střední hodnotu biomasy ekosystému (μ_T) a míru běžných fluktuací (variability) této biomasy kolem střední hodnoty v čase. Zdrojem této variability je jednak vnitřní dynamika systému – přirozené kolísání jednotlivých populací vlivem vztahů mezi nimi – a dále vliv již zmíněných vnějších fluktuací. Časovou stabilitu ekosystému potom vyjádříme jednoduše jako:

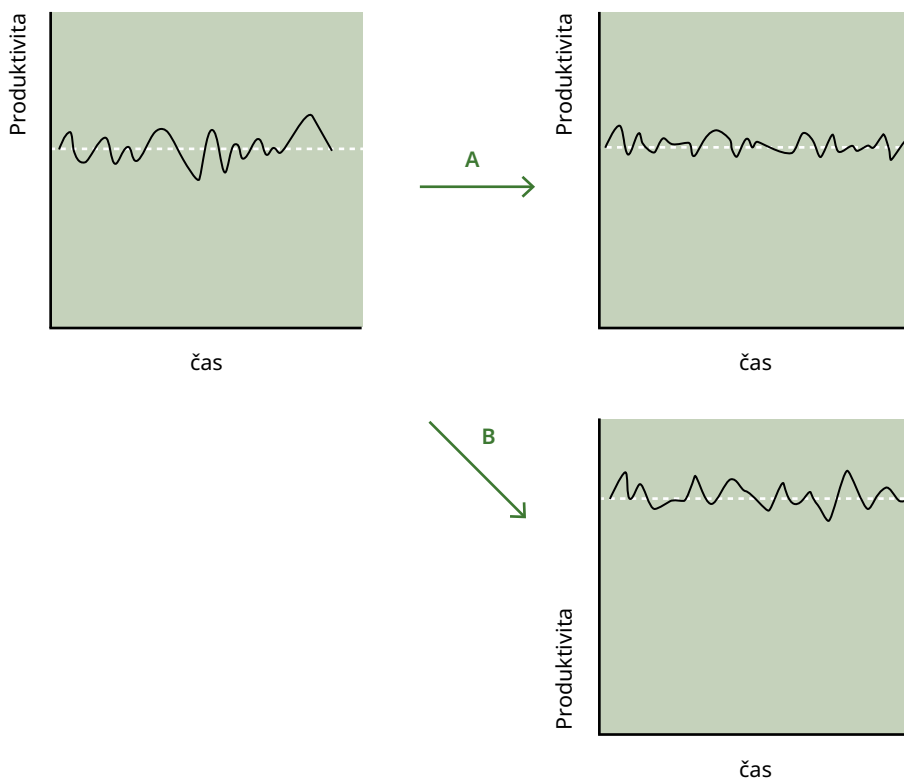
$$S_T = \frac{\mu_T}{\sigma_T}$$

Jedná se o podíl průměrné biomasy systému a běžné variability, měřené pomocí směrodatné odchylky.

Podívejme se tedy, jak můžeme zvýšit stabilitu lesa S_T (obr. 6.1.4). První, co nás při pohledu na obrázek i vztah napadne, je, že stabilitu můžeme zvýšit snížením variability sledované veličiny (biomasy, produktivity) v čase (obr. 6.1.4, možnost A). Za druhé můžeme zvýšit celkový objem biomasy systému, čehož dosáhneme zvýšením produktivity (obr. 6.1.4, možnost B). Je tomu tak proto, že biomasa je kumulativní funkcí produktivity, větší přírůst zkrátka vede po čase k větší zásobě, tato větší biomasa celého společenstva/ekosystému potom ústí v to, že časové výchyly v biomase či produktivitě jsou *relativně* menší.

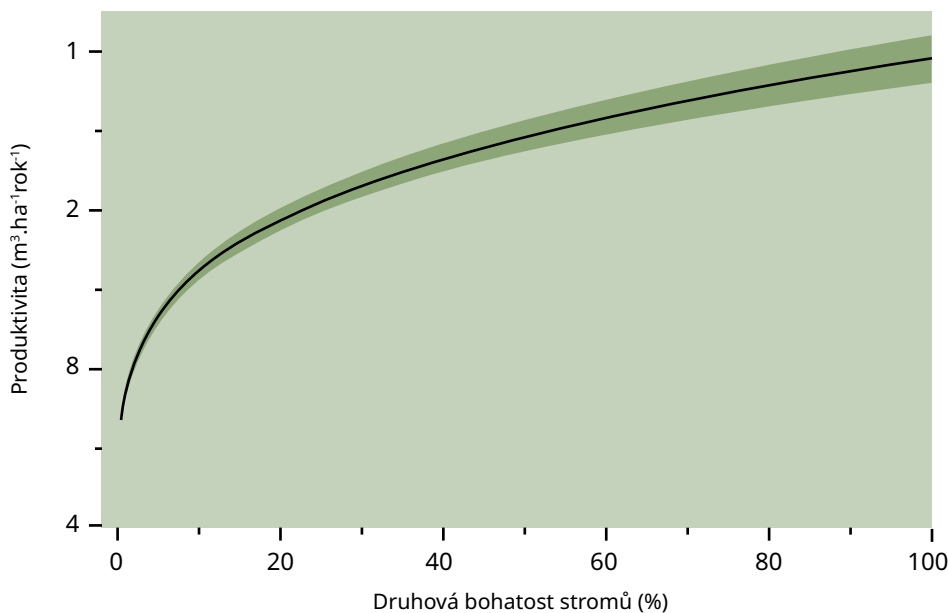
Často se hovoří o tom, že abychom měli stabilnější lesy, potřebujeme zvýšit jejich pestrost. Podívejme se tedy, jestli ke zvýšení stability ve výše popsáném smyslu povede zvýšení druhové bohatosti stromového patra v lesním ekosystému. S pomocí stability S_T , která je empiricky snadno měřitelná, byly od 90. let 20. století interpretovány výsledky tří nejslavnějších experimentů zabývajících se vztahem druhové bohatosti k produktivitě, fungování společenstva a stabilitě. Jednalo se o rozsáhlé experimenty s trávami. Proč s trávami? Protože s trávami se ve srovnání se stromy mnohem lépe manipuluje a první výsledky lze získat již v prvním roce experimentu. První velký experiment – Cedar Creek – byl spuštěn v USA. Celkem 168 plošek o rozměrech 9×9 metrů bylo oseto 1, 2, 4, 8 nebo 16 druhy travin. Kombinace druhů pro jednotlivé plochy byly vybrány náhodně ze zásobníku 18 druhů. Poté co traviny vzešly, sbírali z nich vědci výsledky po celých 20 let. Jednalo se tedy o dlouhodobý experiment na jednom místě. Tento experiment doplnily výsledky z Evropy, kde byly založeny obdobně pojaté výzkumné plochy, avšak v několika zemích od Švédska po Řecko. Vidíme tedy velký gradient podmínek prostředí. Tomu odpovídaly i zásobníky různých druhů travin zvolené pro různé země. Experiment byl nazván BIODEPTH. Zmíněné dva pokusy doplnil Jena Biodiversity experiment v Německu. Ten se zaměřil i na podzemní biomasu a na to, jak produktivita a funkčnost společenstva primárních producentů ovlivňují další, nerostlinné členy společenstva. Hovoříme tedy o studiu trofických interakcí či trofické kaskády. Z hlediska vztahu mezi druhovou bohatostí a stabilitou přinesly všechny experimenty konzistentní výsledky. **Vyšší druhová bohatost vedla k menší časové variabilitě na úrovni celého společenstva** měřené dle vztahu pro S_T . Průměrně měly plošky s nejvyšší druhovou bohatostí o 70 % méně variabilní produkci biomasy v čase na úrovni společenstva. Oproti tomu biomasa (či její produkce) *jednotlivých* druhů (hovoříme o úrovni jedince) kolísala s rostoucí druhovou bohatostí více. Zmíněné i následné studie prokázaly i to, že s rostoucí druhovou bohatostí roste nejen časová vyrovná-

nost produktivity, ale i primární produktivita jako taková. S rostoucím počtem druhů ve společenstvu tedy roste nikoliv pouze invariabilita produktivity, ale i její objem. To vše posiluje stabilitu dle definice ze vztahu pro S_r . Pokud se vrátíme od stébel trávy ke kmenům, pak to, že primární produktivita lesních ekosystémů roste s počtem druhů dřevin i v různých biomech, potvrdila nedávná globální studie (Liang et al., 2016). Tato studie analyzovala data ze 777 126 permanentních vzorkovacích plošek ve 44 zemích. To znamenalo záznamy z více než 30 milionů stromů náležejících k 8 737 různým druhům. Studie potvrdila to, co bylo prokázáno na travinách: produktivita roste s počtem druhů dřevin a funkce, která nejlépe popisuje získaná data, má tvar asymptotické křivky, která se blíží určitému limitu (obr. 6.1.5). Několik dalších studií potvrdilo vyšší přírůst stromů ve směsích a menší variabilitu produkce vzhledem k vnějším vlivům (Pretzsch a Schütze, 2009, Mölder a Leuschner, 2014, Metz et al., 2016).

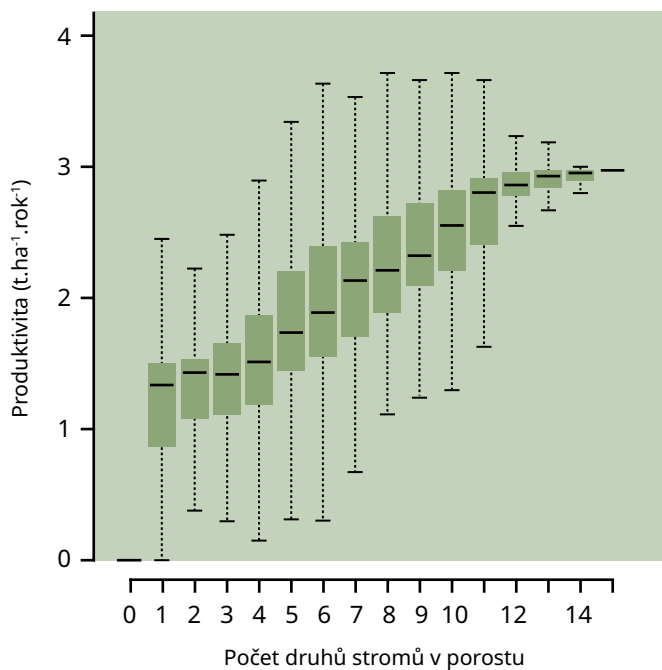


Obr. 6.1.4 Možnosti zvýšení stability (měřené funkce variability produktivity v čase): z výchozí situace (vlevo) můžeme stabilitu zvýšit: A) snížením variability, B) zvýšením průměrné produktivity při neměnné úrovni velikosti výchylek. Více rozvedeno v textu. (Upraveno podle: orig. autor.)

Tato funkce je charakteristická pro růst kterékoliv veličiny, která je zároveň něčím limitovaná, a odráží všeobecný závěr platný pro všechny živé systémy na této planetě, totiž, že neomezený růst není možný. Stejně tak i druhová diverzita od určité úrovně už nezvyšuje produkci. Připomeňme, že vyšší produktivita znamená po čase vyšší biomasu, a pokud se zároveň nezvyšuje i variabilita této biomasy v čase, roste stabilita. Tato úvaha se stala i jedním z prvních navrhovaných vysvětlení pro vztah mezi druhovou bohatostí a stabilitou na úrovni společenstva/ekosystému. Totiž to, že rostoucí druhová bohatost zvyšuje rychleji biomasu než její variabilitu v čase. Další studie, která zpracovávala téma dlouhodobého vztahu mezi stabilitou a druhovou bohatostí lesních dřevin, si dopomohla matematickými simulacemi, aby se mohla zaměřit na časové měřítko století (Morin et al., 2011, Morin et al., 2014). V simulaci pracovali autoři se 30 druhy dřevin evropských temperátních lesů. Autoři pak provedli virtuální experiment podobný těm s travinami: různé druhy kombinace lesa v různých klimatických a půdních podmínkách odpovídající reálné situaci na různých místech Evropy nechali projít 2 000 let sukcese. Do modelu vstupovaly vazby dřevinného růstu na různé biotické a abiotické podmínky na těchto místech. Z biotických podmínek byla zahrnuta kompetice dřevin o světlo. Vztah mezi diverzitou dřevinného patra, produktivitou a její stabilitou je možno vidět na [obr. 6.1.6](#).



Obr. 6.1.5 Vztah mezi druhovou bohatostí stromů v lese a produktivitou příslušného ekosystému na základě rozsáhlé globální studie, kde datovým vstupem byly údaje z dlouhodobě monitorovaných lesních ploch. Barevně vyznačený rozptyl okolo křivky znázorňuje 95% interval spolehlivosti. (Upraveno podle: Liang et al., 2016.)



Obr. 6.1.6 Vztah mezi druhovou bohatostí dřevinného patra, produktivitou ekosystému a její variabilitou (boxploty) podle modelové studie simulující 2 000 let sukcese. Více rozvedeno v textu. (Upraveno podle: Morin et al., 2011.)

Z obrázku je patrné, jak se s růstem diverzity zmenšuje variabilita produktivity (projevuje se to zmenšováním boxů a nožiček u boxplotů). Jinými slovy zvyšuje se stabilita. Nutno poznamenat, že autoři se zaměřili na *Steady-state* dospělého lesa a na klimatické podmínky, které pouze oscillovaly kolem setrvalých hodnot. Nepočítalo se tedy s výraznými změnami souvisejícími s gradující klimatickou změnou.

Můžeme se ptát, co stojí za vyšší stabilitou, případně i vyšší produktivitou směsí. Co se týče vyšší produktivity, hojně se objevovala hypotéza, že s rostoucím počtem druhů roste také pravděpodobnost, že ve směsi bude přítomen i nějaký extra produktivní druh. Pokud by tato hypotéza *neplatila*, měly by směsi ve své produktivitě převážít nejvýkonnější monokultury (v zahraniční literatuře je tento jev zpravidla nazýván *transgressive overyielding*). Zprvu se ukazovalo, že tento jev se projevuje pouze u části směsí porostů. Čím více se však experimentální podmínky blížily těm přírodním, například tím, že nebylo bráněno v šíření hmyzích a půdních patogenů, tím se efekt *transgressive overyielding* stával častějším. Na jaký zajímavý jev to ukazuje? Stabilitu přírodních ekosystémů „testují“ především okolní podmínky se všemi svými fluktuacemi, jako je kolísání teplot a srážek, a disturbancemi ve formě větrů, požárů, hmyzích ataků atd. Pokud jsou směsi častěji produktivnější právě

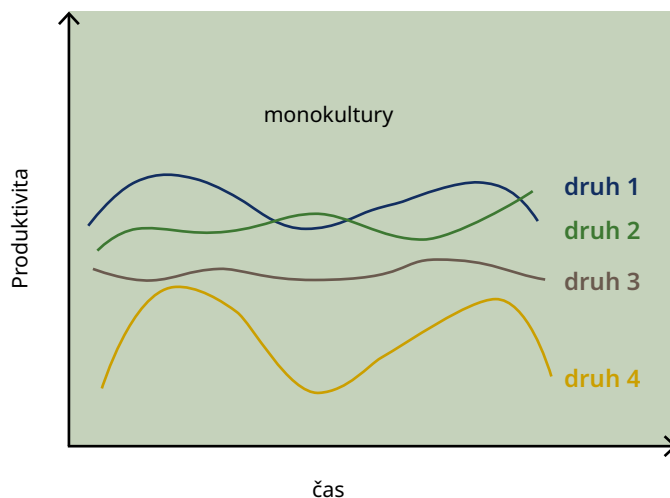
v podmínkách těchto zkoušek stability systému, je pravděpodobné, že růst stability a produktivity s diverzitou spolu úzce souvisí, tedy že alespoň část růstu stability a produktivity vysvětluje stejný mechanismus. Tento mechanismus by měl souviset s reakcí jedinců na fluktuace prostředí či disturbance. Provedme myšlenkový experiment a podívejme se, jak kolísá přírůst určité dřeviny v závislosti na tom, jaký je zrovna rok (například co do množství a rozložení srážek nebo teplot).

Při mírných fluktuacích prostředí je pravděpodobné, že jednotlivé druhy budou reagovat poněkud rozdílně, vzhledem ke svým různým ekologickým nárokům. Míru podobnosti odpovědí jednotlivých druhů na fluktuace prostředí nazýváme mírou synchronizace. Pokud druhy reagují rozdílně, hovoříme o **asynchronní odpovědi**. Pokud je odpověď jednotlivých členů společenstva dostatečně asynchronní, jednotlivé odchylky (ať už kladné, či záporné) se zeslabí, a tudíž pozorujeme stabilizaci sledované veličiny na úrovni celého společenstva, v tomto případě přírůstu lesa. Tento závěr je zobecnitelný pro všechny členy ekosystému, nikoliv pouze primární producenty. Nikoliv tedy pouze snížení variability sledované veličiny u jedinců, ze kterých pak skládáme variabilitu celého ekosystému, ale i rozdílné výchylky různých druhů ve stejném roce, vedou ke snížení variability na úrovni společenstva (obr. 6.1.7).

Jeden druh má v jednom roce vyšší přírůst, druhý naopak nižší a příští rok, pokud budou trochu jiné podmínky, může to být obráceně.

Francouzská přírodovědkyně Claire de Mazancourtová (2013) navrhla vztah, který dokáže předpovědět stabilitu společenstva/ekosystému na základě jeho biodiverzity a konkrétních vlastností přítomných druhů:

Redukce časové variability biomasy = asynchronní odpověď + vyšší biomasa + redukce chyby pozorování

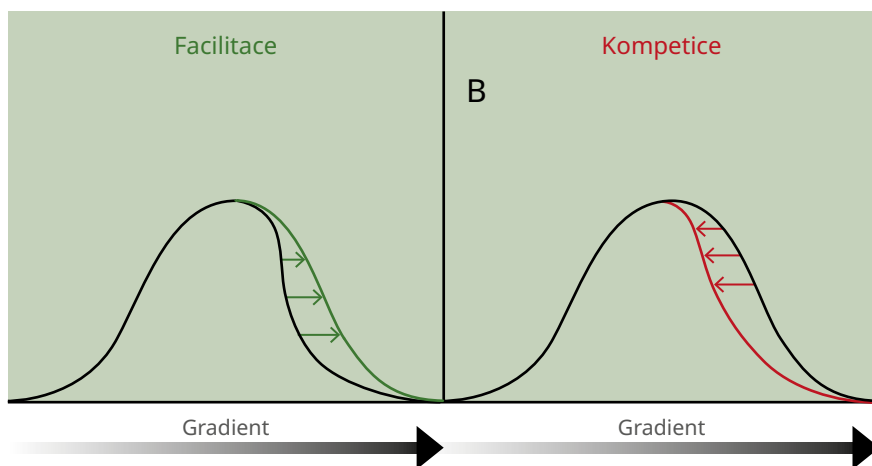


Obr. 6.1.7 Různé druhy reagují na fluktuace podmínek i na disturbance různě. Některé druhy reagují na určité fluktuace kvalitativně stejně, ale kvantitativně odlišně (druh 1 vs. druh 4),

některé reagují kvalitativně odlišně (druh 2 vs. druh 3). Dostatečný počet různých druhů proto může stabilizovat produktivitu na úrovni ekosystému. (Upraveno podle: orig. autor.)

Probereme pouze první dva členy v tomto vztahu, jelikož třetí je spíše metodický a týká se experimentálního designu, z něhož získáváme příslušná data. Asynchronní odpověď na environmentální výkyvy (fluktuace či disturbance) již byla rozebrána. Je zajímavé, že v předešle uvedeném vztahu jsou odpovědi celého společenstva skládány na základě odpovědí jednotlivých druhů v monokulturách, tedy opravdu tak, jako bychom přes sebe překládali odpovědi pro jednotlivé druhy z [obr. 6.1.7](#). Z vlastností částí tedy skládáme vlastnost celku. Druhý člen se týká již dříve zmiňované nadprodukce směsi oproti monokulturám. Diskuze o nadprodukcí směsí je ve vědecké komunitě stále otevřenou otázkou. **V současnosti se zdá, že zatímco u travinných ekosystémů je při stabilizaci významnější efekt nadprodukce, a tedy větší biomasy směsí, v případě lesních ekosystémů je významnější efekt asynchronní odpovědi.** Tento efekt se v lesních ekosystémech uplatňuje především při působení fluktuací a menších disturbancí. K tomu se přidává mechanismus různé odolnosti (rezistence) různých dřevin vůči disturbancím: například různé druhy dřevin, ale i různě staré dřeviny stejného druhu jsou různě náchylné vůči vývrátům. Vliv má ale i mechanismus různé regenerativní schopnosti (rezilience) těchto dřevin po odeznění stresového faktoru, můžeme hovořit například o návratu k normálnímu přírůstu po odeznění sucha. Všechny efekty související s asynchronní odpovědí se dají shrnout do věty, že **při působení stresu na ekosystém existuje v druhově a věkově bohatším společenstvu větší pravděpodobnost, že se zde nachází skupina jedinců dané trofické úrovně, která „podrží“ důležité ekosystémové funkce (produktivitu, klimatickou funkci, recyklaci živin atd.).** Můžeme tedy říci, že druhově a věkově bohatší ekosystémy jsou lépe „pojištěny“ proti výkyvům, v zahraniční literatuře se proto používá termín *insurance hypothesis*.

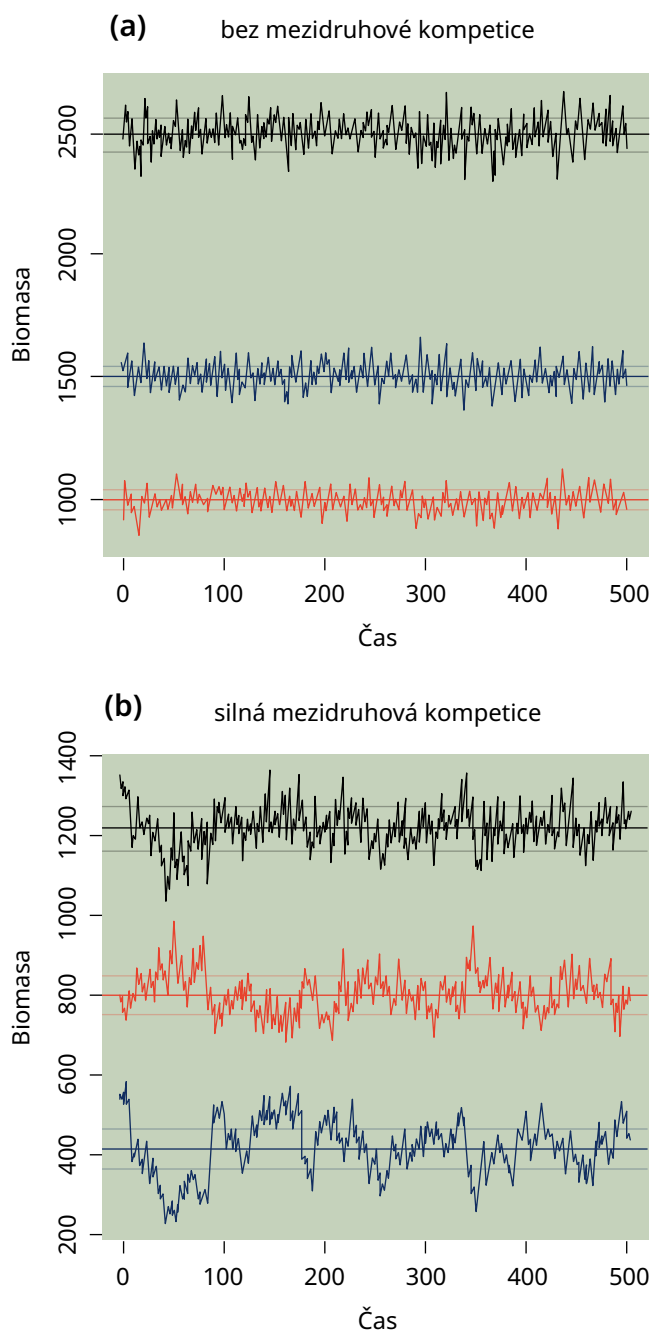
Výše uvedený vztah musíme chápat jako zjednodušený způsob, jak na základě měřitelných parametrů předpovědět stabilitu společenstva/ekosystému. Zatímco člen asynchronní odpovědi získáme v tomto zjednodušení z již zmíněných reakcí jednotlivých členů společenstva v monokulturách, biomasu směsi můžeme přímo odhadnout. Například v reálném smíšeném lese spolu přinejmenším sousední jedinci interagují a vzájemně se ovlivňují, a to i jedinci různých druhů, což však zmiňovaný vztah v členu asynchronní odpovědi nepostihuje. Je to dáno tím, že tyto vztahy jsou velmi složité a není snadné kvantifikovat a predikovat vliv okolních jedinců na reakci jedince na fluktuace prostředí a disturbance. Pojdme si však nyní alespoň kvalitativně popsat, co může zvyšovat stabilitu jedince v ekosystému. Vracíme se tedy k jednomu z prvních nápadů uvedených u vztahu pro S_T , a to již s konkrétním zaměřením pouze na stromové patro: Jakými stabilizačními mechanismy můžeme v lese snížit kolísání produkce jednotlivých stromů? Pro zjednodušení se zaměříme především na srovnání **kompetice a facilitace** (o nich na konkrétních příkladech více v [kap. 4.9](#)). **Vydvihneme však i stabilizační efekt mykorrhizní symbiózy** (viz také [kap. 3.2](#)).



Obr 6.1.8 Různé typy interakcí mají různý vliv na realizovanou niku druhu: facilitace může niku rozšířit, což způsobí, že se druh udrží v širším rozpětí podmínek (vlevo); naopak kompetice může niku zúžit: pak snese menší rozpětí podmínek (vpravo). (Upraveno podle: orig. autor.)

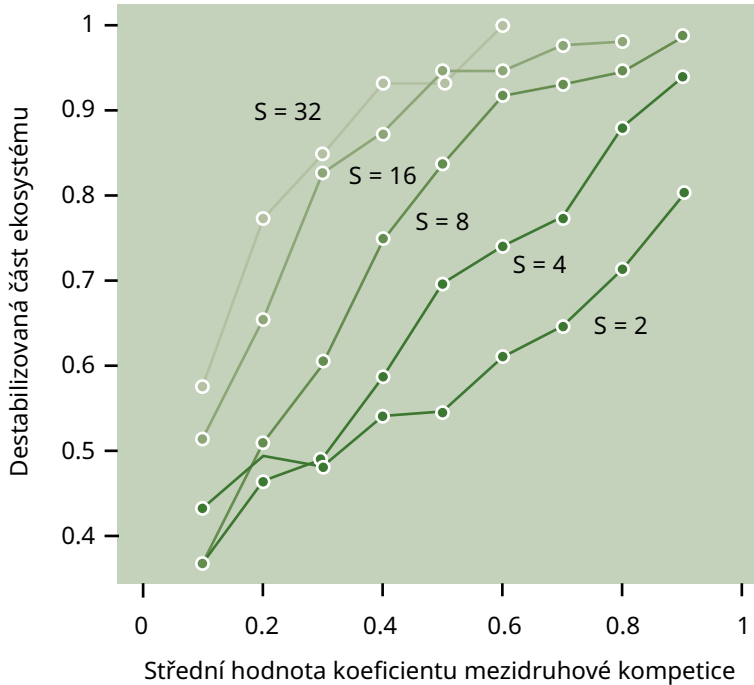
Jak víme, každý druh je v ekosystému reprezentován svou ekologickou nikou (viz také [kap. 4.1](#)). Konkurence představuje pro interagující jedince pochopitelně stres. Tím se zužuje gradient podmínek, v nichž je druh v ekosystému schopen přežít, a tedy i realizovaná nika druhu. U facilitační interakce je tomu naopak ([obr. 6.1.8](#)). Užší ekologická nika znamená větší citlivost na změnu podmínek, a tedy větší amplitudy výkyvů. Tento efekt je na úrovni jednotlivce i na úrovni společenstva/ekosystému destabilizační. Na druhou stranu v populární intuitivní hypotéze, inspirované klasickou kompetiční teorií, se předpokládá, že konkurence mezi druhy by měla generovat větší asynchronii reakcí jednotlivých druhů na fluktuace a disturbance. A to přesně v tom smyslu, že pokud jeden ze silně si konkurujících druhů chřadne, druhý této výhody může využít, což vede ke kompenzační dynamice, asynchronii odpovědí, což je mechanismus zodpovědný za stabilizaci na úrovni společenstva či ekosystému. Máme tedy dva efekty kompetice, z nichž jeden je na úrovni společenstva/ekosystému destabilizující a druhý stabilizující. Který z nich v souvislosti s nárůstem kompetice převládne? Opět je možno si pomoci modelováním (Loreau a Mazancourt, 2013). Jako vždy je při studiu dynamiky komplexních systémů s mnoha interagujícími prvky nutné přistoupit k četným zjednodušením. Četné simulace ukázaly, že kompetice v mnoha případech (v různých kombinacích parametrů v simulacích) opravdu vede k nárůstu asynchronie odpovědí, ale tento stabilizující efekt je vyrušen souběžně zvýšenými amplitudami výkyvů, a tedy větším rozptylem ([obr. 6.1.9](#)).

Rovněž u společenstev tvořených druhy, jejichž vlastnosti se liší různými parametry, roste se vzrůstající silou kompetice velikost destabilizované části ekosystému a zvyšující se biodiverzita tuto tendenci ještě prohlubuje ([obr. 6.1.10](#)).



Obr. 6.1.9 Efekt síly mezidruhové kompetice na časové fluktuace biomasy populací dvou

druhů (modrá a červená křivka) a jejich celková biomasa (černá křivka) predikovaná modelem. Silná mezidruhová kompetice zvyšuje asynchronii fluktuací u obou druhů, ale ne dostatečně na to, aby byl kompenzován souběžný jev nárůstu amplitudy fluktuací. Výsledkem je destabilizace na úrovni společenstva či ekosystému. (Upraveno podle: Loreau a Mazancourt, 2013.)



Obr. 6.1.10 Část ekosystému destabilizovaného mezidruhovou kompeticí (osa y) v závislosti na velikosti průměrné hodnoty mezidruhového koeficientu kompetice (osa x) a druhové bohatosti ekosystému (S). Konkrétní hodnoty jsou pouze ilustrační, jelikož velmi závisí na sadě zvolených parametrů – parametrizaci použitého modelu. (Upraveno podle: Loreau a Mazancourt, 2013.)

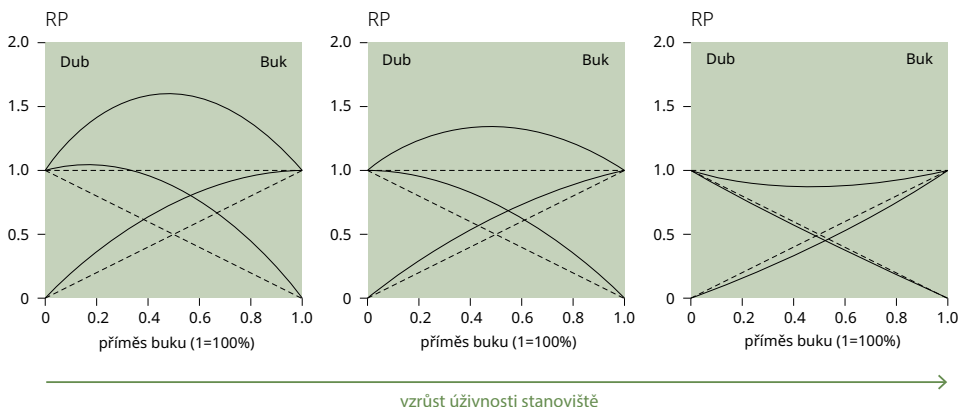
Nejedná se pouze o sílu mezidruhové kompetice, ale i o symetrii tohoto vztahu: například můžeme vzít dva druhy, které na sebe působí silně konkurenčně, a toto působení je reciproční. Můžeme si ovšem představit i situaci, kdy jeden druh působí na druhý silně konkurenčně a druhý je mu pouze slabým konkurentem. I tato situace vede k destabilizaci. Pak hovoříme o tom, že v jednotlivých párech jsou koeficienty mezidruhové kompetice asymetrické. Dle numerických simulací existuje jeden významný příklad, kdy kompetice vede ke stabilizaci, a to pokud vezmeme v úvahu dva druhy s výrazně odlišnou růstovou dynamikou, například rychleji a pomaleji rostoucí dřeviny. V tomto případě může rostoucí síla kompetičního vztahu

mezi nimi vést k růstu stabilizace na úrovni společenstva. Tento případ je však poměrně vzácný a vázaný na středně silné a silnější kompetiční působení. Navíc je tento efekt oslaben při silnějších environmentálních fluktuacích, což je přesně situace dnešních dnů. I tak si můžeme vybatit možné využití tohoto efektu při adaptaci na klimatickou změnu: stabilitu ekosystémů, podpořenou mozaikou plošek s dřevinami, jako jsou duby či buky, s koexistujícími ploškami rychleji rostoucích dřevin, jako jsou břízy, třešně nebo javory. Můžeme mluvit také o stabilizující koexistenci pomalejší (konzervativnější) a rychlejší (dynamičtější) dynamiky lesa (ve vztahu k biogeochemickým cyklům viz [kap. 5.2](#)).

Pokud je kompetice většinou destabilizující, pak snížení kompetice představuje důležitý mechanismus stabilizační. Kompetice je samozřejmě do značné míry nevyhnutelná, jelikož jedinci i druhy v každém ekosystému spolu vždy sdílejí část zdrojů a prostor. Zvláště v dlouhodobé evoluci však pravděpodobně právě destabilizující efekt kompetice vedl k vytvoření řady mechanismů, jak kompetici mírnit. U směsí dřevin se oproti monokulturám objevuje celá řada stabilizujících efektů, které jsou vzájemně provázány. Velká část těchto efektů souvisí s diferenciací nik, tedy s oslabením mezidruhové konkurence. Druhy se v průběhu dlouhodobé evoluce specializují (což je často provázáno tvorbou specifických znaků či modifikací těch stávajících) na různé způsoby, jak si zajistit příslušné zdroje. Hovoříme o **funkční komplementaritě**, kdy se jednotlivé druhy vyskytující se v daném ekosystému doplňují v prostorovém či časovém využívání jednotlivých zdrojů (v mezinárodní literatuře se v souvislosti s tím objevují termíny *complementarity between species*, *niche complementarity*, *resource partitioning* apod.), nebo dokonce dokážou využívat zdroje takovým způsobem, že to má na jejich sousedy i jistý pozitivní vliv. **V tomto případě už hovoříme o facilitaci.** Například olše hostí ve svých kořenových hlízkách bakterie, mající schopnost fixovat vzdušný dusík. Takto zachycený dusík potom velkou měrou využívá olše, ale je zřejmé, že díky opadu se časem stává dostupným i pro ostatní členy ekosystému, včetně sousedních dřevin. Dalším příkladem může být dvojice buk-jedle či buk-dub, kdy dochází ke zvýšení odolnosti buku nebo jedle proti negativním projevům sucha v přítomnosti jejich „facilitačního partnera“ (viz také [kap. 4.9](#)). Funkční komplementarita vede i k posílení recyklace prvků. Celá řada studií prováděných v rostlinných společenstvech prokázala, že rostoucí diverzita primárních producentů vede k těsnější recyklaci dusíku, což se projeví jeho nižším vyplavováním z ekosystému. Například zvýšení druhové bohatosti rostlin z 1 (monokultura) na 16 redukovalo koncentraci NO_3^- v půdním roztoku, redukovalo množství rozpuštěného organického dusíku (DON) a celkového rozpustného dusíku (TDN). Obsahy dusíku v nadzemních částech rostlin rovněž pozitivně korelují s druhovou bohatostí, což vypovídá o zvýšené schopnosti bohatšího rostlinného společenstva vychytávat či dolovat dusík z půdních zdrojů. K tomu se vážou rovněž dokumentované snížené ztráty anorganických forem dusíku z ekosystému vyplavováním (Dijkstra et al., 2007).

6.1.3 Význam stabilizačních mechanismů s ohledem na extrémnost stanoviště

Efektivnější využívání zdrojů stabilizuje společenstvo/ekosystém zvláště na chudých stanovištích či v případech, kdy se zdrojů nedostává například kvůli měnícím se podmínkám (klimatická změna – sucho). Efektivnější využívání zdrojů vede i k vyšší produkci (*overyielding*), kterou u směsí často (ale ne ve všech případech) pozorujeme. Nadprodukce rovněž stabilizuje společenstvo, jelikož vede k vyšší biomase. Máme zde však i další stabilizační mechanismus vyplývající z efektivnějšího využívání zdrojů, který souvisí s tím, jak organismus reaguje na souběžné působení více stresových faktorů. Nedostatek určitého zdroje představuje také stres, pokud však dojde ke zmírnění tohoto nedostatku díky vhodné smíšenosti společenstva/ekosystému, otevře se možnost přežití i za extrémnějších podmínek. Může dojít dokonce i k posílení rezistence vůči dalším stresovým faktorům (porovnej s [kap. 6.5](#)). Funkční komplementarita a facilitace u směsí jsou druhově, stanovištně či situačně podmíněné. Na bohatších stanovištích ustupují, a mohou se dokonce objevit efekty protichůdné (nižší produktivita oproti monokulturám; Steckel et al., 2020). Obrázek 6.1.11 ukazuje vliv úživnosti půdních podmínek na stanovišti na sílu efektu nadprodukce (a tedy stabilizace) ve směsi dubu a buku oproti jejich monokulturám (Pretzsch, 2013). Vidíme, že se vzrůstající bohatostí půdního prostředí na živiny se efekt nadprodukce u směsi překlápí až k efektu mírně nižší produktivity u příslušné směsi. Mizí i stabilizující efekt vyplývající z diferencovaného využití půdních zdrojů. Lze nabídnout následující vysvětlení: je nutné si uvědomit, že mezi dvěma jedinci se často vyskytuje komplementární využití zdrojů a zároveň facilitace i kompetice. U dřevin probíhá facilitace nejčastěji právě v půdním prostředí, do kompetice o světelné zdroje (které mimochodem nejdou recyklovat na rozdíl od prvků) vstupují naopak koruny stromů. Na stanovišti s bohatstvím prvkových živin koruny bují, a kompetice mezi nimi tedy roste, význam facilitace v půdě naopak klesá.



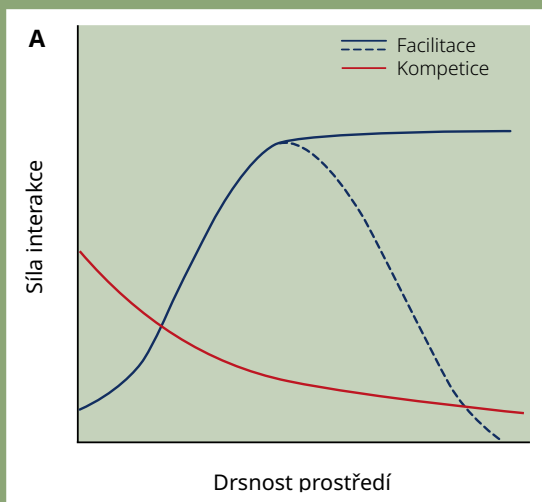
Obr. 6.1.11 Vztahy mezi dubem (zimním i letním) a bukem lesním pozorované podél gradientu od chudých k bohatým stanovištím. Produktivita příslušné monokultury = 1 na

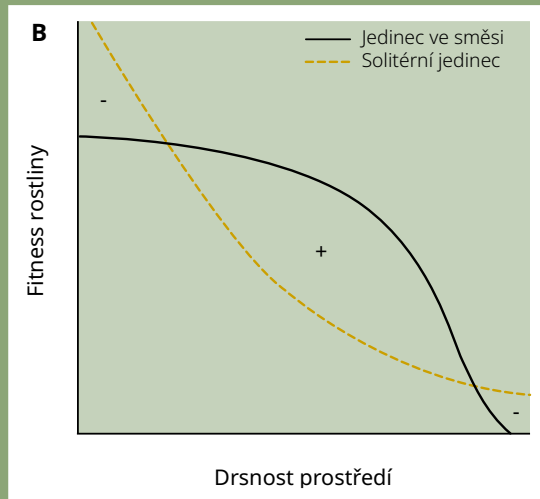
ose y. Postupným přimísením buku či dubu (osa x) se produktivita celku nemění lineárně (jak by odpovídalo šrafovaným křivkám spojujícím body 1 a 1, respektive 0 a 1), ale pozorujeme nadprodukcí, a to jak na úrovni jednotlivých dřevin, tak na úrovni celku (obrázek vlevo). Tento efekt však slábne směrem k úživnějším stanovištím (obrázek uprostřed) a obrací se v mírně negativní vliv smíšení na produkci v případě stanovišť velmi úživných. (Upraveno podle: Pretzsch, 2013.)

Změny v lesních půdách za posledních 60 let nás dovedly k podmínkám historicky zřejmě unikátní prvkové disbalance na rozsáhlých územích lesů temperátní zóny (podrobněji viz [kap. 6.5](#)). Výsledkem nevhodného hospodaření a kyselých dešťů přibýlo stanovišť se silnou limitací některých z prvků, nejčastěji fosforem, vápníkem či draslíkem. Naopak zásoby dusíku bývají výsledkem depozice luxusní až škodlivě vysoké. To vytváří vhodné podmínky pro uplatnění stabilizačních efektů vázaných na komplementární využití zdrojů či facilitace ve vhodných směsích. Klimatická změna pak přináší četnější období s časově omezenou dostupností vody. I v případech této dočasné limitace (někde se však s postupem klimatické změny bude měnit i limitaci trvalou, viz [kap. 6.2](#) a [6.3](#)) význam facilitačních efektů poroste, jak již dokládá řada terénních studií (del Rio et al., 2014, Thurm et al., 2016).

Box 1: STRESS GRADIENT HYPOTHESIS

Popsané výsledky empirických studií, kdy se význam facilitačních, ale i symbiotických interakcí prohlubuje v „drsném prostředí“, je v souladu s tzv. *stress gradient hypothesis*. Tato hypotéza byla studována především u rostlinných společenstev. Některé její predikce znázorňuje obrázek A a B.





Obr. 6.1.12 *Predikce stress gradient hypothesis: (A) síla mezidruhové kompetice klesá se vzrůstající extrémností abiotických podmínek, síla facilitace naopak asymptoticky roste, na druhou stranu v některých případech může za extrémních podmínek prudce klesat i síla facilitace; (B) v důsledku těchto vztahů při zhoršování abiotických podmínek klesá fitness jedince ve směsi pomaleji než fitness soliterně rostoucího jedince. (Upraveno podle: Mittelbach a McGill, 2019.)*

Na obrázku A vidíme měnící se sílu interakcí v závislosti na drsnosti podmínek prostředí. Síla facilitace roste se zvyšující se extrémností podmínek buď asymptoticky, nebo dosahuje v jistém místě gradientu vrcholu a pak opět klesá. Na obrázku B vidíme sílcí pozitivní vliv souseda, který se při rostoucí míře nepříznivosti podmínek projeví zpomalením poklesu fitness u jedince se sousedem oproti izolovanému jedinci bez souseda (soliterní růst). Za velmi příznivých podmínek, či za podmínek velmi nepříznivých, dle tohoto obrázku naopak přítomnost souseda škodí (srovnej s [kap. 4.9](#)).

6.1.4 Symbióza jako stabilizační mechanismus

Mezi další stabilizující interakce patří symbióza. Symbióza představuje těsnější, oboustranně prospěšný typ vztahu. Těsnost tohoto vztahu se projevuje v tom, že při jeho absenci se šance obou partnerů na přežití značně sníží. Oproti facilitaci probíhá symbióza nejčastěji mezi organismy různých trofických úrovní. Příkladem mohou být lišejníky, kde spolu těsně žijí sinice či řasy – tedy primární producenti a houby neboli

rozkladači. Časté jsou v tomto svazku i značné velikostní rozdíly mezi spolupracujícími organismy – opylovač a rostlina –, nebo ještě větší rozdíl střevní mikrobiom (důležitý minimálně pro trávení a správnou funkci imunitního systému hostitele) a jeho hostitel – živočich, včetně člověka. V případě lesního ekosystému připomeňme především dva druhy symbióz: symbiózu mezi mykorhizními houbami a kořeny rostlin a symbiózu mezi bakteriemi schopnými biogenní fixace dusíku (*Rhizobium*, *Azotobacter*, *Azospirillum* atd.) a kořeny některých rostlin (bobovité, olše, rakytník atd.; viz také kap. 3.2 a 4.3). Vzhledem k velkému významu mykorhizní symbiózy pro výživu a odolnost (rezistenci) stromu i ekosystému jí v této publikaci věnujeme samostatnou kapitolu (3.2). Na tomto místě proto pouze stručně shrneme vliv mykorhizy na stabilizaci společenstva. Tento stabilizující efekt spočívá především v tom, že mykorhiza zvyšuje příjem vody a prvků hostitelskou rostlinou, což podobně jako u facilitace činí tuto rostlinu rezistentnější vůči výkyvům podmínek (přes efekt rozšíření realizované niky). Dochází také ke zmírnění dopadů mezidruhovú kompetice. Druhy, které by obvykle byly v kompetici o zdroje méně zdatné (*inferior competitor*), se stávají závislejšími na rozšíření svých realizovaných nik díky spolupráci s mykorhizní houbou. Tato spolupráce ovšem umožňuje jejich udržení ve společenstvu, kde nejsou vytlačeny zdatnějšími konkurenty (*superior competitor*), což umožňuje koexistenci většího počtu druhů (Tedersoo et al., 2020). Udržení více druhů ve společenstvu/ekosystému podporuje stabilitu zajištěnou asynchronní odpovědí různých druhů na fluktuace či disturbance prostředí. V případě ektomykorhizy houba obaluje kořínky a tvoří houbový plášť, který je opravdu i jakýmsi ochranným pláštěm, chránícím buňky kořene před vniknutím patogenních organismů, například hyf václavky. Tento plášť navíc brání i proniknutí těžkých kovů či volného hliníku (uvolněného půdní acidifikací) do kořenových buněk. Ektomykorhizní rostliny temperátního a subtropického pásma jsou tak ve srovnání s těmi arbuskulárními méně zranitelné vůči působení půdních patogenů. V těchto podmínkách tedy ektomykorhiza poskytuje svým hostitelům lepší ochranu ve srovnání s arbuskulární mykorhizou. Na druhou stranu při oslabení mykorhizy, například nadbytkem reaktivního dusíku, je tato ochrana narušena a společenstva se stávají o to zranitelnějšími. Právě u ektomykorhizy často narážíme i na další zajímavý efekt, vyplývající z interakce mezi rostlinou a houbou: efekt pozitivního vlivu stromů stejného druhu. Tento efekt se většinou týká pozitivního vlivu staršího (mateřského) stromu na své či cizí potomstvo stejného druhu. Relativní síla tohoto efektu (vůči síle vnitrodruhovú kompetice) klesá s odrůstáním příslušného potomstva. Tento efekt známe především z čeledi borovicovitých (*Pinaceae*) a bukovitých (*Fagaceae*) a vede ke známému efektu vzniku plošek či celých ploch se silnou převahou těchto druhů ve stromovém patře. Tento efekt jde proti výše zmíněným vyrovnávacím mechanismům podporujícím koexistenci. Vzhledem k tomu, že koexistence je výhodnější za proměnlivých podmínek, je otázkou, jak bude tento efekt ovlivněn probíhající klimatickou změnou.

Další stabilizační efekty mykorhizy souvisejí s existencí mykorhizní sítě (*Common mycorrhizal network*, CMN). Podhoubí mykorhizních hub propojuje v lesích kořeny dřevin stejného druhu či různých druhů do tzv. mykorhizních sítí. Ektomykorhizní sít' je běžná mezi krytosemennými i nahosemennými stromy i keři v lesích temperátního i boreálního biomu. Arbuskulární mykorhizní sít' je častější mezi travinami či stromy,

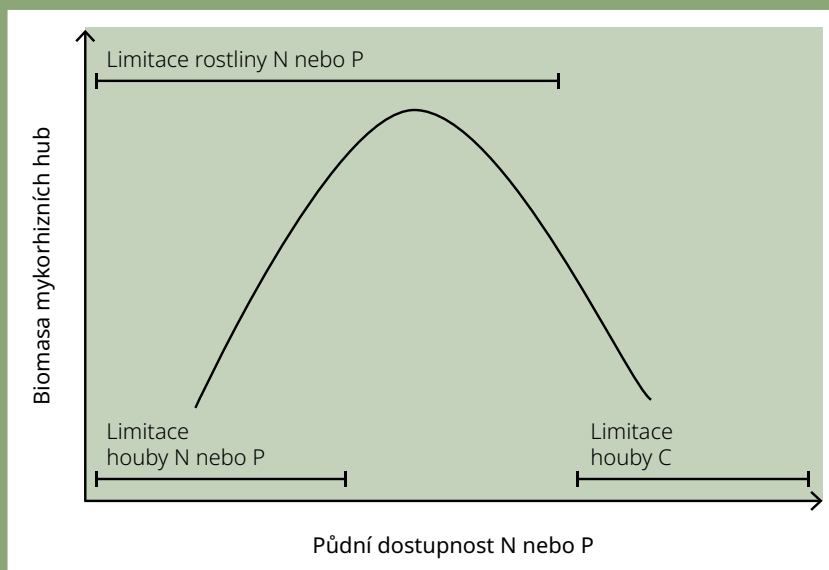
bylinami a travinami v tropickém biomu, ale například také u javorovitých v temperátních lesích (Simard, 2018). Některé rody rostlin jsou schopny vstupovat od obou typů sítí zároveň a mohou je tak propojovat. Týká se to například vrbovitých a eukalyptů (Molina a Horton, 2015). Tato síť mezi jedinci přenáší signály i látky, což bylo studováno nejčastěji v případě uhlíku. Metodou značení stabilními izotopy uhlíku bylo například prokázáno, že 40 metrů vysoký smrk mění svůj asimilovaný uhlík se sousedním bukem, borovicí a modřínem. Tento výměnný tok uhlíku mezi stromy činil dle odhadů 280 kilogramů na hektar za rok (Klein et al., 2016). Význam a relevantnost takové výměny ještě stále plně neznáme, připomíná nám však, že stromy spolu interagují komplexnějším způsobem, než je pouhá kompetice o zdroje. Schopnosti mykorhizních hub propojovat stromy zřejmě budou značné, například ve středoevropském lese bylo na kořenech buku identifikováno 75 taxonů ektomykorhizních hub, kde 29 % a 10 % těchto druhů buk sdílel s dalším jedním, resp. dvěma druhy dřevin. Oproti tomu 61 % taxonů, které byly druhově specifické pro buk, kolonizovalo pouze 20 % kořenových čepiček (Klein et al., 2016). Například holubinky budou pravděpodobně častými „tvůrci“ mykorhizních sítí, jelikož obvykle žijí v symbióze hned s několika druhy dřevin.

Příklady „efektu chůvy“, kdy mateřský strom zvyšuje prostřednictvím mykorhizní sítě životaschopnost svého potomstva či potomstva okolních stromů stejného druhu, poskytuje studie vědeckého týmu profesorky Suzane Simardové, který se efekty mykorhizních sítí nejčastěji v douglaskových ektomykorhizních ekosystémech Severní Ameriky dlouhodobě zabývá. Studie využívající značených izotopů N a C (^{13}C a ^{15}N) ukázala, jak se z dusíkem dobře zásobených jedinců douglasky přenáší současně dusík i uhlík do douglaskových semenáčků s nedostatečnou výživou dusíkem, což korespondovalo s vyšším přežitím těchto semenáčků v následujících dvou letech (Teste et al., 2009). Přístup semenáčků do sítě starších stromů nevedl pouze ke zvýšení ujmavosti semenáčků, ale semenáčky byly zároveň kolonizovány komplexnější komunitou hub, zahrnující více funkčních typů ve využívání zdrojů. U arbuskulárních mykorhizních sítí s bylinami (z této oblasti je opět více experimentů než z lesů, vzhledem ke snazší manipulovatelnosti a možnosti realizovat experimenty s bylinami či travinami za kratší čas) byly pozorovány zajímavé vyrovnávací efekty. Představme si dvě rostliny jako dva investory, kteří vkládají asimilovaný uhlík do mykorhizní sítě, aby obdrželi „zboží“ ve formě prvků jako N či P. Dle pravidel trhu, ke kterým je výměna mezi rostlinou a houbou často přirovnávána, by měla tato směna fungovat recipročně, to znamená, že ten, kdo více investuje, by měl více získat. Některé experimenty s arbuskulárním mykorhizním trhem však prokázaly, že reciprocita vždy neplatila: někdy ten, kdo investoval méně (jelikož měl menší produkci), obdržel většinu prvků, které mykorhizní síť uvolnila z půdy. Přesto byla v těchto případech průměrná produktivita směsi vyšší než průměrná produktivita monokultur (Walder et al., 2012). I houba má do jisté míry schopnost regulovat alokaci prvků do svých hostitelských stromů. Také zde byly nalezeny příklady, kdy vztah nebyl pouze reciproční, tj. houba byla schopná rozlišovat mezi partnery a preferenčně alokovat prvky do výkonnějších hostitelů (poskytujících více C), zároveň však alokovala P a N i do méně výkonných hostitelů a udržovala vysokou kolonizaci těchto rostlin (Bücking et al., 2016). Tyto mechanismy mohou mít potenciál udržovat v obdobích dostatku či stálých podmínek vyšší druhovou pestrost společenstva, což při výkyvech podmínek může

společenstvo naopak stabilizovat. U lesních ekosystémů byl mimo již zmíněných efektů redistribuce uhlíku zaznamenán rovněž přenos dusíku od stromů, které mají N_2 fixátory (olše lepkavá a šedá) směrem k N nefixujícím dřevinám (borovice), a rovněž redistribuce vlhkosti zprostředkovaná mykorhizní sítí po koncentračním spádu (Simard et al., 2015). Relevantnost zmíněných mechanismů při adaptacích lesů na klimatickou změnu je třeba dále zkoumat, nicméně s jejich možným stabilizujícím efektem by se v rámci principu opatrnosti mělo počítat.

Box 2: STABILITA MYKORHIZY A MĚNÍCÍ SE MECHANISMUS PŮD

Už bylo zmíněno, že stabilizační efekt ektomykorhizy může být ohrožen jejím ústupem v důsledku člověkem zapříčiněné změny chemismu lesních půd. V tomto boxu si představíme obecnější teorii, která nám umožní koncepčně přemýšlet o možných dopadech současných změn na mykorhizu v různých podmínkách. Jedná se v podstatě o rozvedení Liebigova zákona minima a principu reciproční směny mezi houbou a rostlinou.



Obr. 6.1.13 Investice rostliny do jejích mykorhizních partnerů (a tedy mykorhizní růst) jako funkce dostupnosti N a P v půdním prostředí. Více rozvedeno v textu. (Upraveno podle: Treseder et al., 2002.)

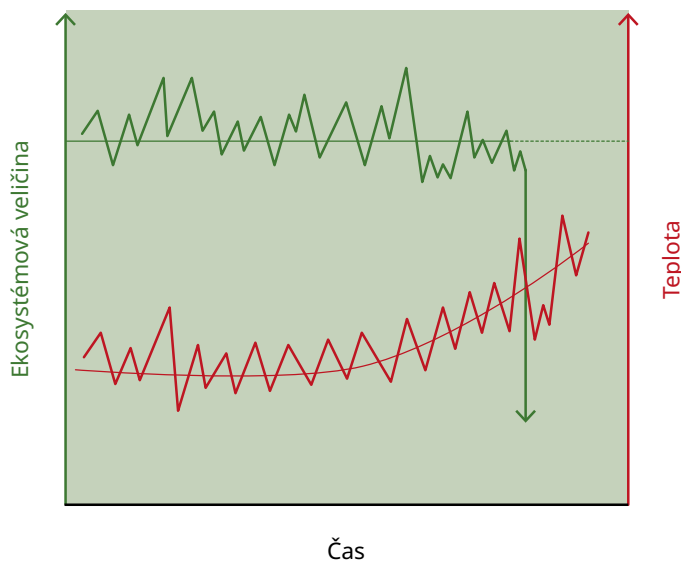
Na extrémně chudých stanovištích je fosforem a dusíkem (před antropogenní depozicí) limitována rostlina i houba. Vzhledem k silnému nedostatku zdrojů mykorrhiza neprosperuje (viz např. kořenové klastry jako adaptace na P extrémně chudé půdy, viz [kap 5.2](#)). Pokud se přesuneme na stanoviště, kde se N a P vyskytují ve větším množství, otevírá se prostor pro mykorrhizní směnu, která teoreticky dosahuje vrcholu při středních hodnotách dostupnosti. V tomto pásmu má houba prvky ke směně, avšak rostlina je těmito prvky stále limitovaná, jelikož nemá tak účinné nástroje (exudáty, velikost aktivního povrchu, slídění v půdě), jak prvky z půdy uvolnit. V tomto rozmezí je tedy mykorrhiza oboustranně nejvýhodnější. Pokud dostupnost N a P začíná být velmi vysoká, není rostlina „nucena“ investovat tolik C do mykorrhizy. Řečeno jazykem trhu, prvky z půdy, jako N a P, jsou velmi „levné“, je jich nadbytek a rostlina si je snadno může zaopatřit bez mykorrhizy (Treseder et al., 2002). Klíčovou otázkou zůstává, dostupnost kterého z prvků zrovna řídí investice do mykorrhizy. Pokud se jedná o dusík, pak vlivem antropogenní depozice řada mykorrhizních druhů opravdu ustupuje a diverzita klesá, jak pozorujeme u řady temperátních lesů. U hub pak můžeme pozorovat to, co u bylin, totiž jak původně bohaté společenstvo, kde byly zastoupeny i pavučince, čirůvky a klouzky ustupuje společenstvu s nižší diverzitou a silným zastoupením nitrofilních druhů hub, jako například holubinky hlínožluté, lakovky dvoubarvé, čechratky podvinuté, mochomůrky růžovky atd. (Lilleskov et al., 2019).

Velmi důležitou roli hraje mykorrhizní síť v meziorostlinné komunikaci, kdy síť přenáší infochemikálie, které slouží například jako varovné signály (viz také [kap. 3.2](#)). Například rostliny napadené mšicí produkují těkavé organické sloučeniny přitahující na listy přirozené nepřátele mšic. Dělají to i dosud nenapadené rostliny v okolí, ovšem pouze pokud jsou připojeny ke sdílené mykorrhizní síti, propojující je s již napadenými rostlinami.

V případech, kdy signalizace a sdílení prvků v sítích zvýhodňuje konkurenčně slabší jedince, se může jednat o významné vyrovnávací mechanismy, které snižují rozdíly ve fitness a mírní mezidruhovou kompetici, a tím pádem přispívají ke stabilizaci společenstva udržováním jeho vyšší diverzity. Vyrovnávací efekty mykorrhizní kolonizace byly prokázány v řadě experimentů s arbuskulárními či ektomykorrhizními rostlinami. Jak už to v živé přírodě bývá, známe ovšem i opačné příklady, kdy mykorrhiza či mykorrhizní síť vedou k posílení pozice už tak zdatných konkurentů, což znesnadňuje koexistenci. Pokud zde platí podobné trendy jako u facilitací, mohli bychom očekávat, že takové příklady budou nastávat na stanovištích s luxusními podmínkami pro některé druhy.

6.1.5 Lesní ekosystémy v podmínkách tranzitní dynamiky

Dokážeme už tedy odpovědět na otázku, proč se čisté bučiny dlouho jevily jako jednoduchý a zároveň stabilní ekosystém? Začneme tím, že už zřejmě tušíme, co přispělo ke vzniku jejich uniformního druhového složení. Určitě na tom má podíl ektomykorrhizní síť vedoucí k podpoře nové generace buku v širším okolí mateřských stromů. A rovněž jedinečné ekologické vlastnosti buku (snese stín a stres, je kompetičně zdatný), projevující se v prostorové dynamice růstu této dřeviny (viz [kap. 2.3](#)). Mohli bychom tedy říci, že bučiny obstojně odolávaly fluktuacím i disturbancím, které byly v rámci střední Evropy běžné v průběhu 20. století (viz [obr. 6.1.15 A](#)). I v jiných ohledech zde byly podmínky blízké optimu pro buk. Je to tedy spojení dynamiky šíření buku a ekologické odolnosti bučin za stávajících podmínek, co vedlo k úspěšnému šíření bučin, které v současnosti stále ještě pokračuje. Ovšem to, co především prověřuje stabilitu reálných společenstev, jsou výkyvy či změny podmínek. Dostupné predikce dalšího osudu buku v souvislosti s působením klimatické změny na většině území České republiky je poměrně pesimistická, a to zvláště po roce 2050 (viz rovněž [kap. 2.1](#) a [6.3](#)). Například plocha podmínek bukového vegetačního stupně, tedy stupně se stěžejním výskytem čistých bučin, se má mezi lety 2050 a 2070 zmenšit z 55 % na 6 % rozlohy České republiky (Mačhar et al., 2017, Mikita et al., 2016). Absence stabilizačních mechanismů směsí bude rezistenci čistých bučin v měnících se podmínkách velmi oslabovat. Příklad systému, který se chová rezistentně při obvyklých fluktuacích a disturbancích, ale při postupné změně podmínek v jednom okamžiku kolabuje, je uveden na [obr. 6.1.14](#).



Obr. 6.1.14 Ilustrační změny průměrných teplot v souvislosti s klimatickou změnou (červená křivka) – mění se průměr i síla výkyvů – a reakce ekosystému na tyto změny (zelená

křivka), v momentě překročení prahu rezistence systém kolabuje (naznačeno zelenou šipkou). (Upraveno podle: orig. autor.)

Obrázek znázorňuje pomyslný systém obstojně se vyrovnávající s běžnými fluktuacemi teplot. Od určitého roku však začne průměrná teplota stoupat. Již se nejedná o pouhé fluktuace, ale o měnící se podmínky. V určitém bodě již změna podmínek přesáhne **práh** (*threshold*) přirozené rezistence systému a systém se rozpadá. Jelikož se jedná o dlouhodobou a stále pokračující změnu, nemůžeme spoléhat na rezilienci, to znamená na to, že by se systém vrátil do svého původního stavu ve smyslu obnovy jeho druhové a prostorové struktury.

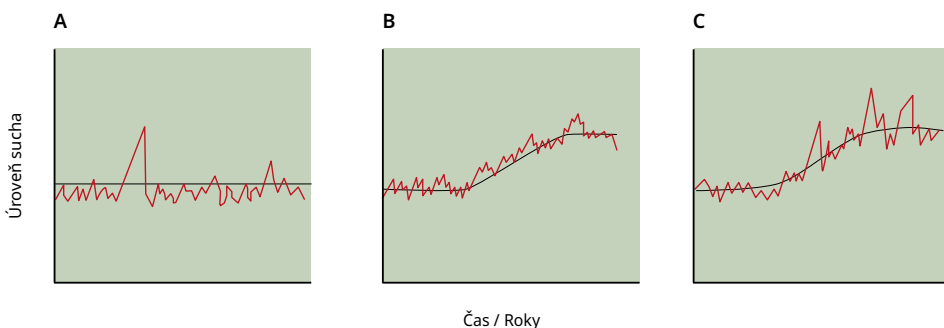
Pokud byly čisté bučiny za již minulých podmínek brány jako příklad jednoduchého a zároveň stabilního ekosystému, kulturní, převážně jednověké a jednodruhové porosty smrku měly problémy vždy. Již v průběhu 19. století se tehdy většinou na první generaci smrkového lesa věkových tříd vyskytovaly větrné kalamity, po první světové válce zachvátila značnou část těchto lesů na území tehdejšího Československa mnišková kalamita, následovaly kalamity lýkožroutové, výskyt hnilob atd. (viz [kap. 6.4](#)).

Ale i pokud se podíváme na dynamiku přirozených smrčín, dobereme se k velkému významu disturbancí pro přirozený cyklus lesa (jako ostatně i u jiných bezzásahových porostů). Události typu vývrátů či výskytu patogenů pomáhají se zmlazením a uvolněním místa nové generaci lesa. Přirozený porost je tak mozaikou plošek v různém stupni tzv. malého cyklu lesa (viz [kap. 2.3](#)). Disturbance je tedy naprosto přirozenou a častou součástí dynamiky takových porostů, což je předmětem studia disturbanční ekologie ([kap. 2.2](#)). I když to může znít zvláště, především slabší disturbance pomáhají udržovat vyšší stabilitu na úrovni větších ekosystémových celků. Disturbance způsobují mozaikovitost porostu, tedy jeho věkovou i výškovou rozrůzněnost v jakýchkoli ploškách. To formuje systém do stavu, v němž se vyskytuje určitá analogie stabilizačního efektu asynchronní odpovědi. U asynchronní odpovědi jsme popisovali různou odpověď různých druhů na působení fluktuací či disturbancí v daném časovém intervalu, což vedlo k částečnému vyrušení výchytek a menší variabilitě na úrovni společenstva. Rovněž plošky různě starých či různě vzrostlých jedinců stejného druhu mohou být různě odolné vůči fluktuacím či disturbancím. Tedy nikoliv pouze druhová bohatost, ale i věková či výšková bohatost porostu představuje významný stabilizační mechanismus. Příkladem mohou být i vzory (*pattern*) požárů v boreálních lesích. Na vzniku mozaikovitosti vyhořelých, částečně uchráněných a zelených míst se podílí i to, že pokud se podíváme na les ve větším prostorovém měřítku, najdeme zde výskyt plošek různého stáří, které jsou různě odolné proti vzplanutí. Plošky mladých stromů mají větší odolnost než plošky s vysokým podílem stromů starých, či dokonce mrtvého dřeva. Mladší stromy však bývají odolnější i vůči větru, suchu a mohou mít větší odolnost i vůči hmyzím kalamitám. Mozaikovitá struktura porostu tedy působí jako důležitý stabilizační mechanismus. Jelikož jsou mladší plošky zpravidla při působení disturbance zasaženy méně, tak sledovaná ekosystémová veličina (produktivita) na větší ploše při existenci mozaiky klesne mnohem méně, než kdybychom zde měli pouze dospělý, či dokonce přestárlý, věkově i strukturně homogenní porost.

Box 3: ŠÍŘENÍ PATOGENŮ A JANZEN-CONNELL HYPOTÉZA

Na počátku 70. let 20. století byla v tropických lesích zformulována hypotéza opírající se o předpoklad, že šíření patogenních organismů má velký vliv na přežití jedinců stromového patra a do značné míry vysvětluje neuvěřitelnou druhovou diverzitu těchto ekosystémů. Formulace této hypotézy zněla tak, že šance stromu na přežití roste s jeho vzdáleností od starších nebo i různě starých stromů stejného druhu. Je to zřejmě dáno tím, že v tropických lesích převládá arbuskulární mykorhiza. Bez ohledu na to, který typ mykorhizy v lese převládá, se však používá obecnější formulace, vyplývající z této hypotézy, že totiž pokud platí, že patogenní organismus je druhově specifický a jeho přítomnost zároveň podstatně zvyšuje mortalitu stromu, pak se nárůstem druhové bohatosti stromového patra klesá pravděpodobnost šíření především půdních, ale i dalších patogenních organismů, což představuje významný stabilizační mechanismus. Na základě toho, co už víme, můžeme předpokládat, že tento stabilizační mechanismus se uplatňuje především v časech, kdy jsou stromy oslabené, a tedy náchylnější vůči „nákaze“ patogenním organismem.

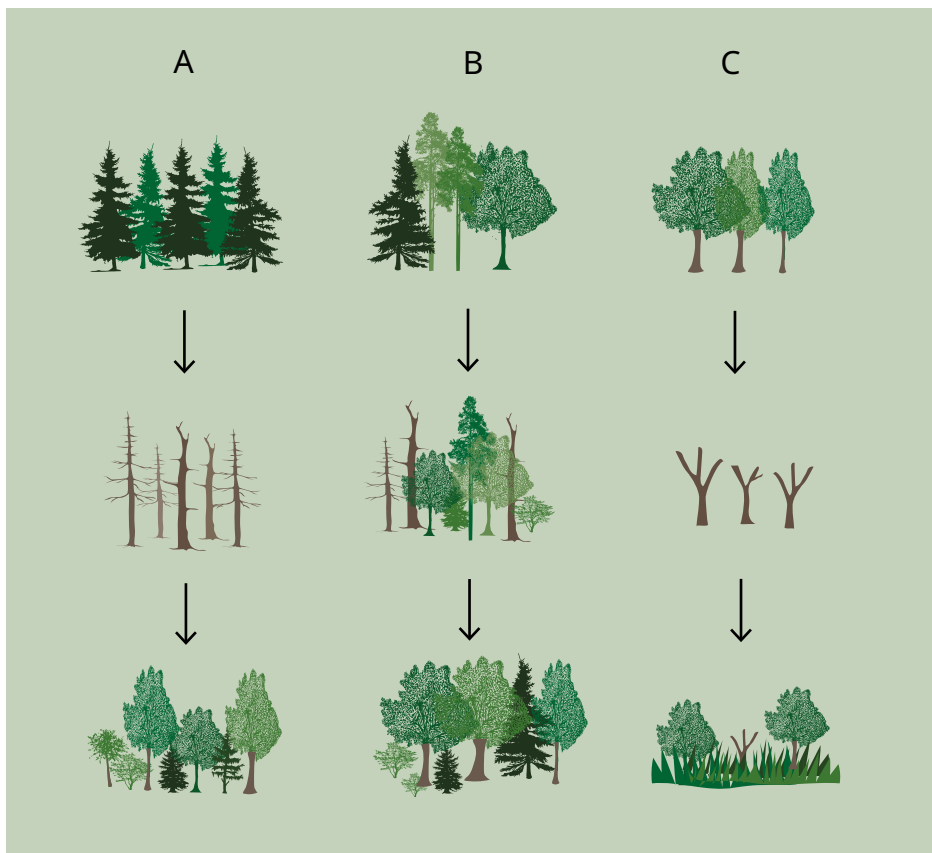
V této závěrečné části kapitoly se pokusíme shrnout, jak využít zde představené mechanismy při adaptaci lesů na klimatickou změnu, a to především v těch lesích, do nichž člověk cíleně zasahuje, tedy v lesích hospodářských. Nejdříve si však musíme uvědomit, co se děje. Na [obrázku 6.1.15](#) jsou znázorněny tři možné scénáře působení vnějšího prostředí na les nad rámec běžných fluktuací na příkladu míry sucha v jednotlivých letech. V případě A se jedná o působení disturbance, dlouhodobé podmínky se tedy nemění. Pokud byl překročen práh rezistence ekosystému, systém se vrátí samovolně rychlostí, která je určena jeho reziliencí, zpět do stavu s největší pravděpodobností velmi podobnému stavu výchozímu. Příklad B znázorňuje změnu dlouhodobých podmínek. Pokud dojde k překročení prahu rezistence, systém se pravděpodobně vyvine v jiný systém, lépe odpovídající novým podmínkám (pokud se tyto už ustálily). To, co pozorujeme v současnosti vlivem klimatické změny, je kvalitativně znázorněno v případě C. Dlouhodobý trend fluktuací podmínek se posouvá k nové hodnotě, které však ještě nedosáhl (jsme stále ještě někde ve střední části varianty C). Dle pozorování a predikcí zároveň roste a i nadále poroste také počet a síla disturbancí. Tato situace ještě zvyšuje pravděpodobnost překročení prahu rezistence u ekosystémů.



Obr. 6.1.15 Možné scénáře vývoje míry sucha: (A) míra sucha osciluje kolem dlouhodobé průměrné hodnoty s občasným výskytem disturbance – podmínky jsou přiměřeně stabilní; (B) průměrná hodnota sucha se zvyšuje, až dosáhne nové průměrné dlouhodobě stabilní hodnoty s fluktuacemi okolo ní; (C) průměrná hodnota sucha se zvyšuje, až dosáhne nové průměrné dlouhodobě stabilní hodnoty s fluktuacemi okolo ní, zvyšuje se ovšem i amplituda fluktuací. Jak se tyto změny mohou propsat do dynamiky ekosystému, je rozvedeno v textu. (Upraveno podle: orig. autor.)

Na příkladech plošných rozpadů a chřadnutí lesů v Evropě vidíme, že pro mnohé ekosystémy byl práh rezistence již překročen. Změny teplot, změny distribuce srážek atd. stále probíhají, a to z hlediska ekosystémů takovou rychlostí a s takovou intenzitou, že ani při hrubém zjednodušení nemůžeme hovořit o stabilních podmínkách. Mimo stabilní podmínky (reprezentované dlouhodobě stabilním průměrem s fluktuacemi okolo něj a s občasnými disturbancemi) nemůže existovat dynamická rovnováha. **Z toho vyplývá, že nutně bude docházet k samovolným přeměnám ekosystémů.** Obrazně se dá říci, že příroda bude hledat novou dynamickou rovnováhu, která ale může být nalezena teprve tehdy, až se nové podmínky ustálí, či se alespoň zpomalí rychlost změn. V této fázi ještě rozhodně nejsme. Vzpomeňme opět na buk. Dle predikcí víme, a zároveň to už jistou dobu můžeme pozorovat, že následující léta budou na mnoha místech prospívat buku. Můžeme z toho však něco usoudit? Například to, že podpora zmlazení buku, či dokonce jeho umělá obnova zajistí stabilní porosty do budoucna? Už nyní totiž víme o odhadech dramatického poklesu ploch vhodných pro buk po roce 2050, ale to jen díky velmi sofistikovaným modelům. Navíc se ukazuje, že reálné změny tyto odhady předbíhají, období rozmachu buku tedy skončí pravděpodobně ještě dříve (srovnej s [kap. 6.3](#)).

Z hlediska možné reakce lesního ekosystému, u něhož došlo k překročení prahu rezistence a zároveň je vystaven situaci z obrázku [6.1.15 C](#), může dojít k následující možnostem v **tranzitní dynamice** ([obr. 6.1.16](#)).



Obr. 6.1.16 Možné příklady přirozené tranzitní dynamiky lesních ekosystémů: (A) původní nestabilní les je po stadiu změnami vyvolaného rozpadu nahrazen porostem vhodnějším, (B) v původním lese dojde ke změnám v zastoupení některých druhů, mohou se objevit i druhy nové, kontinuita lesního zápoje však není velkoplošně porušena, (C) původní les se stává nestabilním a rozpadá se, podmínky se však změnily v natolik extrémní, že již není možný návrat lesa a vznikají různá společenstva s rozvolněným zápojem. Dále rozvedeno v textu. (Upraveno podle: orig. autor.)

Případ A: les se zcela rozpadne, na čas tedy dojde k naprosté ztrátě stability a funkcí ekosystému. Po čase však dojde k regeneraci lesa. Pokud už jsou podmínky ustáleny, dojde po určité době, která může být poměrně dlouhá, mechanismy sekundární sukcese k ustálení nového stavu dynamické rovnováhy, nového lesa, zpravidla druhově a strukturně odlišného od předchozího. Případ B: tranzitní dynamika nezahrnuje bezlesí, dochází sice k hlubokým změnám v porostu, ale část původních druhů se udrží. Mění se tedy relativní zastoupení druhů původních a do volných nik se mohou dostávat i druhy na dané lokalitě nové. I v období největších změn zůstávají

ekosystémové funkce alespoň částečně zachovány. Této formě tranzitní dynamiky pochopitelně napomáhají všechny stabilizační mechanismy představené v této kapitole. I z hlediska hospodářského lesa se jedná o nejpříznivější možnost, jak se přenést přes období měnících se podmínek. Produkce není alespoň u části sortimentů ztracena. K dosažení této varianty je vhodné udržovat vysokou diverzitu dřevinného patra nejlépe po skupinách či hloučcích druhů dřevin. Pokud budou uvnitř těchto hloučků či skupin druhy, které se vzájemně facilitují či mají funkčně stejný typ mykorrhizy, stabilitu to ještě podpoří. Nutné je rovněž pracovat s věkovou rozrůzněností mezi těmito hloučky či skupinami. Příklad C: změna podmínek je natolik významná, že po tranzitním stavu rozpadu lesa již neumožňuje jeho návrat. K takovým případům bude pravděpodobně v souvislosti s klimatickou změnou na části lokalit docházet i ve střední Evropě. V současné době takové případy již známe například z Austrálie či jihu vnitrozemí USA, kde eukalyptové lesy, resp. dubové lesy, nahrazují travnatá či keřová společenstva (Adams a Mark, 2013, Bendixsen et al., 2015).

Z hlediska výzkumu ekologické stability lesa tedy žijeme ve vzrušující době. Můžeme v přímém přenosu pozorovat destabilizaci řady ekosystémů. Bude velmi důležité mít dostatek lesů bez aktivního managementu, abychom mohli lépe pochopit procesy v tranzitním stavu, spějící k nové dynamické rovnováze. Jelikož je konec změn podmínek v nedohlednu, mohou lesy projít několika fázemi. Vzpomeňme si opět na buk. Vidíme, že v současnosti v řadě lokalit temperátních lesů expanduje. Již teď se dá ale s vysokou pravděpodobností říct, že po polovině století začne ze spousty lokalit ustupovat. Nebo se projeví jeho vysoká plasticita a vyselektují se odolnější jedinci? S jistotou nemůžeme potvrdit ani jeden ze zmíněných scénářů. Zprávy o chřadnutí bučin z různých míst Evropy ([kap. 6.5](#)) favorizují spíše první variantu. V souvislosti s hospodářskými lesy se otevírá obrovský prostor, jak využít znalostí představených do velké míry rovněž v této knize spolu s vlastním pečlivým pozorováním průběhů změn v lese pro lepší adaptaci porostů na klimatickou změnu.

6.2 LESY A GLOBÁLNÍ ZMĚNA KLIMATU

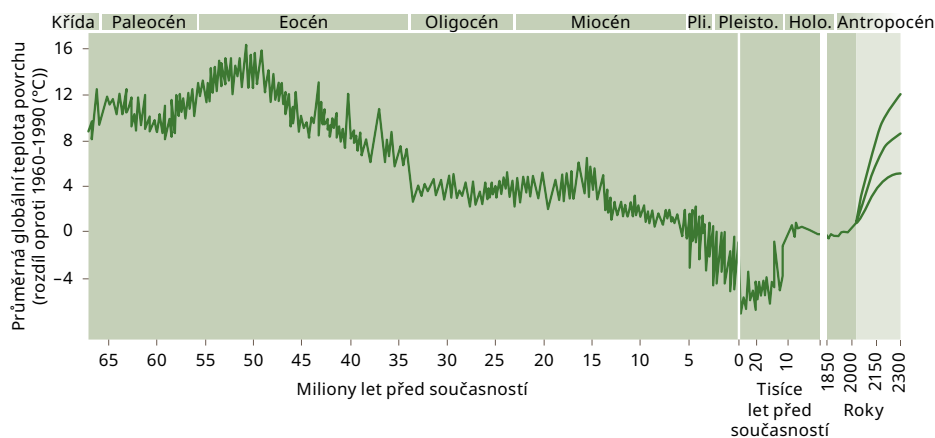
Alexander Ač

6.2.1 Úvod do problematiky

Jednou ze základních charakteristik určujících dlouhodobou stabilitu a vývoj ekosystémů, včetně ekosystémů lesních, je průměrná teplota. Ustálenost klimatu tvoří jeden z klíčových faktorů, které mají vliv na to, zda může příslušný lesní ekosystém dosáhnout na daném stanovišti ustáleného stavu se svým okolím. Tento stav charakterizuje rovnováha mezi příjmem a výdejem látek i energie. Právě klíčová role klimatu v tom, zda existuje alespoň hypotetická možnost tohoto stavu dosáhnout, se odrazila i v tradičním ekologickém pojmu klimax, popisujícím stav ekosystému v dynamické rovnováze. Klimax charakterizuje nejvyšší množství biomasy v kombinaci s nejvyšším počtem symbiotických (tj. vzájemně prospěšných) vztahů na jednotku přijaté energie.

Pod pojmem klima (tj. podnebí) rozumíme dlouhodobý, **nejméně třicetiletý průměrný stav teploty a srážek**. Z hlediska historického vývoje klimatu v geologické minulosti planety (desítky až stovky milionů let) lze konstatovat, že k přirozeným klimatickým změnám (ochlazování nebo oteplování) docházelo prakticky neustále. V horizontu posledních 67 milionů let jsou zdokumentována velmi teplá období zcela bez zalednění, kdy průměrná teplota atmosféry dosahovala o 12–16 °C více než dnes, a naopak období dob ledových, kdy byla hladina světového oceánu oproti současnosti nižší o více než 100 metrů a globální teplota byla oproti současnosti nižší o 4–5 °C (obr. 6.2.1). Pro průběh většiny těchto klimatických změn je typické poměrně dlouhé časové období, tedy pomalost, ať už ve smyslu oteplování, či ve smyslu ochlazování. Jakékoliv změny klimatu překračující rychlost změny globální teploty o 0,1 °C za století lze z evolučního hlediska považovat za **velmi rychlé** (obr. 6.2.1).

Případy, kdy docházelo k rychlejším proměnám podnebí, byly spojeny s masovým vymíráním rostlinných a živočišných druhů na souši i v oceánech. Čím rychlejší byla změna podnebí a s ní souvisejících životních podmínek, tím byly důsledky pro biosféru závažnější. Ekosystémy neměly dostatek času na úspěšné přizpůsobení se (adaptaci) rychlým změnám, a mnoho druhů proto vymřelo. Nejrychlejší změnu globální teploty za posledních 67 milionů let označujeme jako PETM (*Paleocene–Eocene thermal maximum*), tedy teplotní maximum paleocénu-eocénu. V tomto období před 56 miliony let došlo v průběhu asi 20 tisíc let ke zvýšení teploty o 5–8 °C. Ve svém maximu dosahovala rychlost uvolňování CO₂ do atmosféry přibližně 1,1 miliardy tun uhlíku za rok. I když nejde o období typické pro opravdu masové vymírání, došlo k dramatickým změnám ve složení fauny i flóry a podnebná pásma se posunula směrem na sever.



Obř. 6.2.1 Rekonstrukce a prognóza vývoje globální teploty za posledních 67 milionů let. Rekonstrukce teploty a objemu ledu v minulosti byla provedena pomocí analýzy izotopů kyslíku v hlubokomořských schránkách foraminifer (dírkonošců). Změna (odchylka) teploty je vztažena k průměru za třicetileté období v letech 1961–1990. Budoucí scénáře vývoje globální teploty do roku 2300 jsou definovány podle vývoje koncentrace CO₂, RCP2.6, RCP4.5 a RCP8.5 (Representative Concentration Pathways) znamenají, o kolik se zvýší radiční působení CO₂ v atmosféře vyjádřeno ve W.m⁻² do roku 2100. V případě naplnění vyšších emisních scénářů by se planeta v průběhu několika málo desetiletí dostala do klimatických podmínek panujících před desítkami milionů let. (Upraveno podle: Westerhold et al., 2020.)

6.2.2 Antropogenní změna klimatu

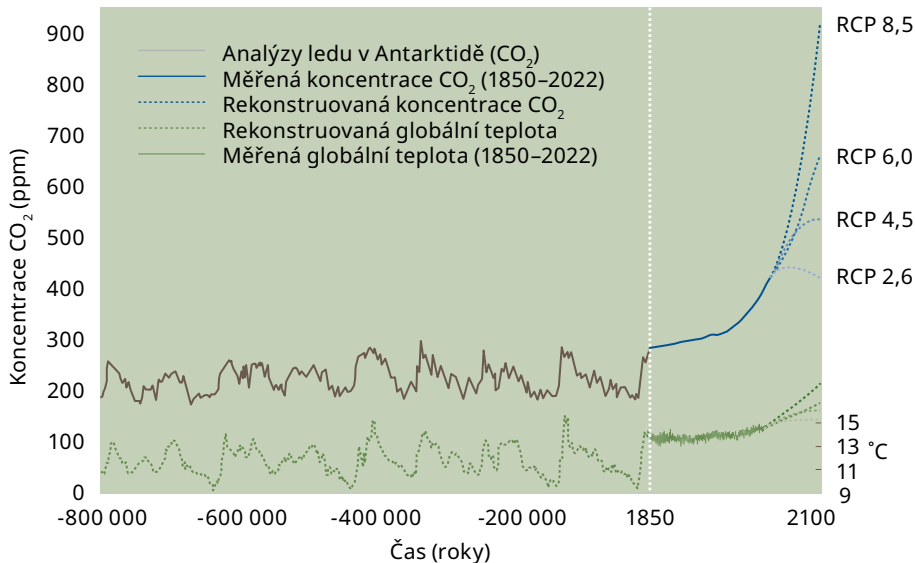
Současné rozložení klimatických pásem a odpovídajících biomů je výsledkem holocénu. Jedná se o období, které nastalo po konci poslední doby ledové a trvalo asi 11 tisíc let. Holocén se vyznačuje neobvyklou stabilitou globální teploty, která kolísala v rozmezí asi 0,5 °C. Stabilní vzorce počasí a předvídatelný chod čtyř ročních období (tj. jara, léta, podzimu a zimy) v mírném pásmu umožnil vznik prvních vyspělejších civilizací, které dokázaly produkovat přebytky potravin. Mnoho biomů planety dosáhlo rovnovážného stavu především díky neměnnému charakteru holocenního klimatu. Holocén byl ukončen příchodem průmyslové revoluce, kdy lidstvo začalo masivně využívat fosilní paliva a koncentrace CO₂ a dalších skleníkových plynů se začala prudce zvyšovat. Někteří geologové definují v důsledku funkčních a stratigrafických rozdílů nové geologické období jako „antropocén“ (viz [box 1](#)), nicméně zatím není oficiálně uznáván jako platná geologická epocha.

Box 1: ANTROPOCÉN

Název „antropocén“ zdůrazňuje období dominantního vlivu člověka nad přírodou. Existuje i samostatný vědecký časopis *The Anthropocene Review* (viz také web *anthropocene.info*). Názory na přesný začátek antropocénu se liší, vědci se však shodují na tom, že po druhé světové válce, přibližně kolem roku 1950, došlo k tzv. „velkému zrychlení“. Svět se stal svědkem bezprecedentního růstu globální populace, jejíž počet v roce 2022 překročil 8 miliard, růstu spotřeby energie a prakticky všech přírodních zdrojů, který však byl pouze pokračováním trendu započatého už průmyslovou revolucí před zhruba 250 lety. Nejranější období počátku antropocénu, tzv. časný antropocén, je spojován s rozšiřováním zemědělství, celkovou proměnou krajiny a odlesňováním, následuje éra mořeplavectví a výměna informací a biologických druhů mezi Novým světem a Starým světem, posléze průmyslová revoluce v polovině 18. století a nakonec velké zrychlení v polovině 20. století. Nedávné antropogenní stopy lze zaznamenat v podobě nových minerálů a typů nerostů, globální rozptyl nových materiálů včetně prvkového hliníku, betonu, plastů a dalších „technofosilií“. V současné době se již mikroplastové částice nacházejí od vrcholu hory Mount Everest až po Mariánský příkop. Spalování fosilních paliv způsobilo globální usazování sazí, anorganického popela či částic organického původu se synchronním zrychlením po roce 1950 na všech kontinentech. Následkem odlesňování a výstavby cest došlo ke zrychlení sedimentačních procesů, včetně eroze. Výstavba velkých přehrad způsobuje zvýšené zadržování sedimentů a urychluje pokles delt řeků. Naopak zvyšování hladiny světového oceánu již překračuje hodnoty odhadované v průběhu celého holocénu. Geochemické stopy se projevují ve zvýšených koncentracích polyaromatických uhlovodíků, polychlorovaných bifenyly či pesticidů, opět zejména po roce 1945. Následkem používání hnojiv se dvojnásobně zvýšil obsah dusíku a fosforu. Koncentrace skleníkových plynů (CO_2 , CH_4 , N_2O) je nejvyšší za posledních několik milionů let, přičemž rychlost jejich nárůstu je ve známé historii planety bezprecedentní a rychlost vymírání druhů překračuje přirozenou rychlost o několik řádů.“

Prakticky jedinou příčinou rychlého zvyšování globální teploty od počátku 20. století je zesilování skleníkového efektu atmosféry. Vlivem pouze přirozených faktorů, jako jsou změny sluneční nebo sopečné aktivity či astronomické faktory (tj. změny geometrie oběhu Země kolem Slunce), by globální teplota nerostla, nebo by dokonce mírně klesala. Za posledních asi 150 let se zvýšila průměrná teplota atmosféry o přibližně 1,2 °C a nadále se zvyšuje rychlostí asi 0,2 °C za dekádu ([obr. 6.2.2](#)).

Současná teplota se s vysokou pravděpodobností dostala nad úroveň přirozené proměnlivosti v průběhu holocénu a teplotou se přibližujeme k maximálním hodnotám posledního zemského interglaciálu před 120 tisíci lety. Globální koncentrace CO₂ se v roce 2022 přiblížila k hodnotě 420 ppm, což představuje bezprecedentní hodnotu za období nejméně 800 tisíc let ([obr. 6.2.2](#)) a podle většiny dalších rekonstrukcí koncentrace CO₂ i nejvyšší hodnotu za poslední nejméně dva až tři miliony let (více viz na [paleo-co2.org/](#)). Současná rychlost nárůstu CO₂ je 2,5 ppm ročně a rychlost spalování fosilních paliv představuje asi 36,4 miliard tun CO₂ ročně (údaj pro rok 2021). Takováto rychlost uvolňování CO₂ do atmosféry je přibližně 250krát rychlejší než nárůst při přechodu z glaciálu do interglaciálu (0,1 ppm/rok). Jedná se rovněž o více než desetkrát rychlejší změnu, než byla nejrychlejší zaznamenaná změna kdykoliv v období za posledních nejméně 67 milionů let. Na takto rychlou změnu chemismu atmosféry a s ní související změnu teploty a srážek v atmosféře musejí nevyhnutelně reagovat i lesní ekosystémy planety. Jak rychle bude oteplování podnebí pokračovat, záleží primárně na množství skleníkových plynů, které lidstvo do atmosféry nakonec vypustí, a také na klimatické citlivosti, tedy na celkové míře oteplení při dané úrovni koncentrace skleníkových plynů. Nejpravděpodobnější míra oteplení při zdvojnásobení preindustriální koncentrace CO₂ (tj. z 280 na 560 ppm CO₂) se pohybuje kolem 3 °C, s nejistotou odhadu v rozmezí 2–4 °C (viz [box 2](#)). Již při oteplení o 1,5 °C přitom s vysokou pravděpodobností může dojít k dosažení kritické hranice čtyř stabilizačních systémů, konkrétně Grónska, západoantarktického ledovcového štítu, korálových útesů a zamrzlé půdy za polárním kruhem (permafrostu).



Obr. 6.2.2 Vývoj globální koncentrace CO₂ a teploty za posledních 800 000 let s výhledem do roku 2100 v miliontinách objemu (parts per million per volume). Časová osa je po roce

1850 změněna. Časové rozlišení analýz před rokem 1850 je v desítkách až stovkách let. Takzvané RCPs (Representative Concentration Pathways) znázorňují čtyři různé scénáře budoucího vývoje podle panelu IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change – Mezivládní panel pro změnu klimatu) podle radiačního působení skleníkových plynů v roce 2100 (RCP2.6 a RCP8.5 = zesílení radiačního působení o $2,6 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ a $8,5 \text{ W}\cdot\text{m}^{-2}$ v roce 2100) a jim odpovídající nárůst globální teploty. (Zdroj dat pro CO_2 : Luthi a kol., 2008; zdroj dat pro rekonstruovanou globální teplotu: Hansen a kol., 2013; zdroj dat pro měřenou teplotu /1850 – červen 2022/: HadCrut5, přepočteno z relativních odchylek na absolutní hodnotu podle Jones a kol., 1999). (Časová osa má po roce 1850 jinou škálu.) Aktuální koncentraci CO_2 v atmosféře viz <https://scripps.ucsd.edu/programs/keelingcurve/>. Aktuální globální teplotu viz <https://crudata.uea.ac.uk/cru/data/temperature/>.

Box 2: KLIMATICKÁ CITLIVOST A KLIMA JAKO NELINEÁRNÍ DYNAMICKÝ SYSTÉM

Klimatická citlivost je jedním z klíčových parametrů změny klimatu (ECS – *Earth Climate Sensitivity*). Definuje, jak moc se podnebí oteplí s určitou úrovní hladiny skleníkových plynů v atmosféře za dané časové období. Nejčastěji se udává míra oteplení při zdvojnásobení koncentrace CO_2 z předprůmyslové hodnoty 280 ppm na 560 ppm CO_2 . Při tomto zvýšení koncentrace činí **střední odhad růstu teploty 3 °C**. Horní odhad klimatické citlivosti však s určitou pravděpodobností nevyklučuje ani oteplení o více než 5 °C. Standardně se v klimatických modelech uvažuje o horizontu 100 let od dosažení stabilizace skleníkových plynů. V případě delších časových období, tj. staletí až tisíciletí, se mluví o klimatické citlivosti systému Země (ESS – *Earth System Sensitivity*). V odhadu klimatické citlivosti panuje značná nejistota (rozptyl), protože **podnebí je dynamický nelineární systém**, řízený systémem propletených pozitivních (zesilujících) a negativních (zeslabujících) zpětnovazebných mechanismů. Příklad pozitivní zpětné vazby představuje tání mořského ledu v Arktidě. Teplejší podnebí způsobí zmenšení jeho plochy, to způsobí pokles odrazivosti (albeda) povrchu, protože bílý led většinu slunečního záření odráží a tmavá voda většinu pohlceného záření naopak pohlcuje, a proces oteplování se tím zrychlí. Příkladem negativní zpětné vazby je zvýšení srážek v podobě sněhu v důsledku zvýšeného výparu, a pokud leží bílý sníh na větší ploše a/nebo delší dobu, proces oteplování se zpomaluje.

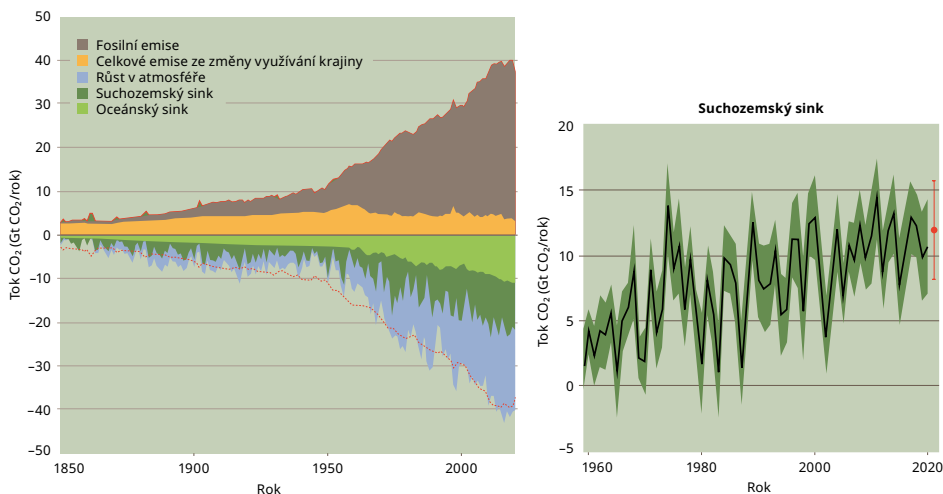
Existuje několik způsobů, jak počítat klimatickou citlivost. Nejprůběžnější variantou je výpočet pomocí energetické bilance atmosféry a měřené změny globální teploty za posledních 150 let.

Tyto metody donedávna poskytovaly nejnižší odhady klimatické citlivosti a na jejich základě zpráva IPCC z roku 2013 snížila dolní hranici míry oteplení v důsledku růstu CO₂ (na oteplení o 1,5 °C, tedy polovinu středního odhadu). Novější důkazy naznačují, že tento snížený odhad nemá svoje opodstatnění, jelikož nebere v úvahu vliv Arktidy, která se otepluje až čtyřnásobně rychleji než zbytek planety. Také další poznatky ukazují, že klimatická citlivost může být spíše vyšší (nejméně 2 °C pro 2xCO₂). Až donedávna nebylo jasné, jestli změny oblačnosti proces oteplování zesilují, nebo naopak tlumí. Globální analýza změn oblačnosti pomocí satelitních dat potvrdila její celkový mírně zesilující efekt. Kromě skleníkových plynů lidé vypouštějí do atmosféry i tzv. aerosoly, jde o antropogenní částice, které způsobují celkové ochlazování podnebí, protože odrážejí sluneční záření zpátky do atmosféry (uvolňují se zejména při spalování uhlí, spalování biomasy, těžebních procesech nebo automobilové dopravě). Řada studií naznačuje jejich poměrně silný ochlazující vliv v rozmezí **0,5 až 1 °C**. Čím výraznější ochlazující efekt aerosolů existuje, tím **větší je míra maskování** oteplovacího vlivu skleníkových plynů. Trend ochlazování následkem aerosolů se zvrátil a jejich snížená emise do atmosféry nyní **oteplování zrychluje**. Prakticky všechny analýzy podnebí v dávné minulosti naznačují „vysokou“ citlivost klimatu na změnu koncentrace CO₂. Klimatická citlivost systému Země (bere v potaz zpětné vazby opeřující v horizontu staletí až tisíce let) má obvykle dvojnásobnou úroveň oproti klimatické citlivosti za 100 let. Potvrdilo se také, že **čím je podnebí teplejší, tím vyšší je i jeho citlivost** – pravděpodobně jako důsledek aktivace dalších zesilujících zpětnovazebných vlivů, které v chladnějších podnebí neexistují. Pro úplnost je třeba uvést, že některé studie poukazují na méně výrazný ochlazující vliv aerosolů. Například výzkumy simulující složení atmosféry s doposud bezprecedentní přesností ukazují, že v atmosféře existuje více přirozených aerosolů, než se myslelo doposud, a že tyto aerosoly produkují jehličnaté lesy. Znamenalo by to, že vliv antropogenních aerosolů je nižší, než se předpokládá.

6.2.3 Od tropů k pólům: význam lesů pro globální uhlíkový cyklus

I když je ve známé geologické historii rychlost zvyšování atmosférické koncentrace CO₂ bezprecedentní, díky existenci lesů je tento nárůst výrazně pomalejší ([obr. 6.2.3](#)). Společně s tím, jak se zvyšuje množství uvolněného CO₂, se zvyšuje síla

suchozemského **sinku** (množství oxidu uhličitého, které pohltí ekosystém). Od roku 1960 se množství uhlíku, které dokázaly absorbovat suchozemské a lesní ekosystémy, zdvojnásobilo. Podle aktuálních poznatků získaných na základě metod mapujících sink lesních porostů na Zemi a na základě satelitních měření, dokázaly lesní ekosystémy za posledních 20 let pohltit přibližně 7,6 miliard tun CO₂ ročně. Nebýt odlesňování a dalších disturbancí, bylo by toto číslo ještě o 8 miliard tun CO₂ vyšší (tab. 6.2.1). Od 60. let minulého století se množství uhlíku, který pohlcují suchozemské a lesní ekosystémy, pravděpodobně více než zdvojnásobilo.



Obř. 6.2.3 Vývoj toků uhlíku v období 1850–2020 (vlevo). Spalování fosilních paliv společně s odlesňováním přidá do atmosféry přibližně 40 miliard tun CO₂ ročně. Suchozemské ekosystémy díky fotosyntéze a zvýšenému ukládání uhlíku do ekosystémů odčerpají přibližně 10–14 miliard tun CO₂ ročně (vpravo), oceán pohltí něco přes 10 miliard tun CO₂ ročně. V atmosféře skončí přibližně polovina množství CO₂ uvolněného člověkem. Červený bod je odhad sinku pro rok 2021. (Zdroj: Global Carbon Project, 2021.)

Z hlediska geografického rozšíření lesů zodpovídají lesy v tropických oblastech asi za pětinu (tj. asi 1,7 miliardy tun CO₂) celkového objemu pohlceného uhlíku, i když některé dřívější odhady ukazovaly, že tropické lesy mohou pohltit až polovinu uhlíku. Zhruba podobné množství pohltí lesy boreálního pásma, přičemž jejich rozloha je oproti tropickým lesům pouze poloviční. Celkové množství uhlíku uloženého v těchto lesích v posledních letech postupně klesá, protože zde dochází k nárůstu rozsahu a intenzity lesních požárů (viz kap. 6.2.6). Z hlediska množství pohlceného uhlíku jsou možná překvapivě **nejvýznamnější lesy mírného (temperátního) pásma**, které dokážou pohltit až polovinu množství uhlíku (tj. 3,6 miliardy tun CO₂), i když je jejich rozloha ve srovnání s tropickými lesy pouze třetinová a ve srovnání s boreálními lesy téměř poloviční. K nejvýznamnějším sinkům uhlíku patří rovněž

starší porosty ve srovnání s mladšími porosty, přičemž toto tvrzení platí pro všechny typy lesních ekosystémů. Mimo uhlíkovou rovnováhu jsou také nejstarší porosty, včetně vícealetých přirozených nebo přírodě blízkých porostů.

Metody odhadování množství pohlceného uhlíku na globální úrovni jsou různé a závisejí na záměru, definicích, předpokladech, míře transparentnosti či kompletnosti dat. Narušení uhlíkového cyklu změnou využívání krajiny a odlesňováním (zejména v tropických oblastech) se pravidelně hodnotí ve zprávách panelu IPCC nebo ve zprávách GCP (*Global Carbon Project*, [obr. 6.2.3](#)) za pomoci bilančních modelů a dynamických modelů globální vegetace. Jiný přístup spočívá v hodnocení uhlíkové bilance v národních inventarizačních zprávách, které každoročně vydávají jednotlivé státy jako součást úmluvy UNFCCC (Rámcová úmluva OSN o změně klimatu). Rozdíly mezi těmito metodami jsou poměrně značné a údaje o síle uhlíkového sinku podle národních inventarizací jsou se srovnání s modely IPCC o více než 4 miliardy tun CO₂ nižší. Navzdory existujícím nejistotám z pohledu přesného množství CO₂, které lesy pohltí, je obrovský význam lesních porostů pro zpomalování oteplování nesporný.

Tab. 6.2.1 Průměrné roční hrubé emise skleníkových plynů, hrubý a čistý tok v globálních lesích v období 2001–2019. Odhady ukazují pouze lesní ekosystémy, bez započítání produktů z vytěženého dřeva. Směrodatné odchylky ukazují nejistoty v odhadech. Velká nejistota v tocích skleníkových plynů je dána především tím, že výsledný odhad je sumou negativních a pozitivních emisí, čímž se komplikuje výsledný výpočet chyby odhadu. (Upraveno podle: Harris et al., 2021.)

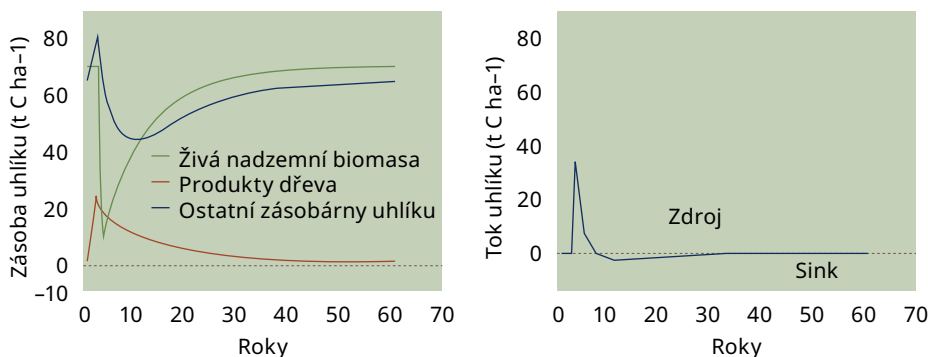
KLIMATICKÁ DOMÉNA	TYP LESA	GtCO _{2e} /rok, 2001–2019			
		Rozloha (mil. ha)	Hrubé emise	Hrubý sink	Čistý tok
Boreální	Primární	38	0,26	-0,044	0,22
	Starý sekundární (+20 let)	1030	0,60	-2,4	-1,8
	Mladý sekundární (-20 let)	22	0,015	-0,037	-0,022
	Plantáže	0,21	0,071	-0,14	-0,073
Celkem		1090	0,88 ±0,42	-2,5±0,96	-1,6±1,1
Temperátní	Primární	2,3	0,036	-0,0092	0,027
	Starý sekundární (+20let)	560	0,71	-4,2	-3,5
	Mladý sekundární (-20 let)	16	0,049	-0,039	0,0092
	Plantáže	12	0,071	-0,14	-0,073
Celkem		590	0,87±0,60	-4,4±48	-3,6±48

KLIMATICKÁ DOMÉNA	TYP LESA	GtCO _{2e} /rok, 2001–2019			
		Rozloha (mil. ha)	Hrubé emise	Hrubý sink	Čistý tok
Subtropická	Primární	3,6	0,0062	-0,0058	0,00035
	Starý sekundární (+20 let)	270	0,4	-0,84	-0,3
	Mladý sekundární (-20 let)	13	0,11	-0,067	0,040
	Plantáže	54	0,40	-0,71	-0,31
	Mangrovy	0,07	0,000066	-0,0040	-0,0040
Celkem		340	1,0±0,59	-1,6±0,56	-0,65±0,81
Tropická	Primární	1010	1,8	-1,9	-0,12
	Starý sekundární (+20 let)	880	1,9	-3,8	-1,9
	Mladý sekundární (-20 let)	47	0,76	-0,40	0,37
	Plantáže	47	0,89	-0,73	0,16
	Mangrovy	7,2	0,010	-0,16	0,15
Celkem		1990	5,3±2,4	-7,0±7,6	-1,7±8,0
Globální	Primární	1060	2,1	-2,0	0,13
	Starý sekundární (+20 let)	2750	3,7	-11	-7,7
	Mladý sekundární (-20 let)	99	0,9	-0,54	0,39
	Plantáže	113	1,4	-1,6	-0,23
	Mangrovy	8,7	0,012	-0,20	0,19
Celkem		4029	8,1±2,5	-16±49	-7,6±49

6.2.4 Zásoba uhlíku v prostoru a čase

Oproti roku 1990 se celková zalesněná plocha mírně snížila, objem biomasy na jednotku plochy se zvýšil ve všech regionech světa, v průměru ze 132 m³ na hektar v roce 1990 na 137 m³ na hektar v roce 2020. Zvýšení plošného objemu biomasy pravděpodobně do značné míry souvisí se zvyšováním koncentrace CO₂, která má za následek zvýšení účinnosti fotosyntézy ([kap. 6.3](#)). Nejvíce uhlíku v lesních ekosys-

témech je uloženo v živé (nadzemní) biomase (44 %) v podobě organického uhlíku v půdě (45 %) a zbytek je mrtvé dřevo (6 %) a hrabanka (4 %). Co se týče celkové zásoby uhlíku v lesích, nelze tvrdit, že ekosystémy, které mají nejvyšší míru **ukládání** uhlíku, mají také nejvyšší **zásobu** uhlíku. Platí spíše opačná úměra: lesy s nejvyšším množstvím uhlíku na plochu obvykle vykazují nižší míru jeho ukládání. Nejvíce uhlíku v nadzemní biomase je uloženo v lesích tropického pásma, hodnoty zde dosahují v průměru hodnot 100–200 tun na hektar, v lesích mírného pásma je to typicky mezi 30–90 tun na hektar a v lesích boreálního pásma kolem 25–75 tun na hektar (Pan et al., 2013; srovnej rovněž s [kap. 5.1](#)). Rovněž platí vztah, že mladší a hustější porosty obsahují méně biomasy než starší a řidší porosty.



Obr. 6.2.4 Idealizovaný vývoj nadzemní biomasy, produktů dřeva, ostatních složek ekosystému (podzemní biomasy, mrtvé biomasy, organického uhlíku v půdě) po těžbě (vlevo). Idealizovaný vývoj toků uhlíku po těžbě (pozitivní bilance znamená zdroj, negativní bilance znamená sink). (Upraveno podle: Houghton, 2005; pozn.: Platí pro porosty nenarušené změnou klimatu.)

Vývoj změny biomasy a toku uhlíku v čase po těžbě, nebo případně po nějaké disturbanci, zachycuje schematický obrázek ([obr. 6.2.4](#)). Nejvíce poklesne množství živé nadzemní biomasy, o více než 80 %, v horizontu přibližně 60 let se množství biomasy v ekosystému obnoví na původní úroveň. Objem produktů dřeva se po těžbě prudce zvýší a posléze postupně klesá. Zásoba uhlíku v podobě mrtvé biomasy, podzemní biomasy, zbytků dřeva po těžbě či obsah organického uhlíku v půdě dočasně vzroste, následkem rozkladných a půdních procesů však začne klesat a obnova zásoby uhlíku dosáhne rovnováhy až po 60 letech. Co se týče toků uhlíku, je vývoj opačný než v případě živé biomasy, a po těžbě se ekosystém stane celkovým zdrojem CO₂, i když v relativně krátkém čase (několik let) se opět stane celkovým sinkem. Nárůst rozsahu disturbancí, zkracování časových intervalů mezi nimi a posun podnebných pásem však mohou tento typický vývoj lesních ekosystémů narušovat (viz [kap. 6.2.6](#)).

6.2.5 Dochází k saturaci uhlíkového sinku?

Suchozemské a lesní ekosystémy z pohledu změny klimatu poskytují Zemi neocenitelnou službu pohlcováním velkých objemů CO_2 . I když se objem pohlceného CO_2 zelenými rostlinami (a oceány) zvyšuje (příklad negativní zpětné vazby), klíčovou otázkou zůstává, jestli dochází k saturaci (zpomalování) uhlíkového sinku, a pokud ano, jak výrazný pokles uhlíkového sinku na globální úrovni může nastat do budoucna.

Zásadní pozitivní vliv na uhlíkovou bilanci lesních porostů má samotný nárůst koncentrace CO_2 , který představuje zvýšení o 50 % od začátku průmyslové revoluce. Podle některých odhadů je tento efekt zodpovědný regionálně až za 70 % uhlíkového sinku, a to zejména v tropických oblastech. Dalšími pozitivními faktory jsou prodloužování vegetační sezóny v chladnějších oblastech a ve vyšších nadmořských výškách a posun (rozšiřování) vegetačních pásem. Tyto doposud převládající pozitivní globální změny však začínají být nahrazovány stále výraznějšími negativy.

Jedním z integrálních ukazatelů intenzity uhlíkového sinku je sezónní amplituda v koncentraci CO_2 , a to zejména na severní polokouli, kde se nachází většina globální vegetace. Od 60. let minulého století docházelo ke zvyšování této amplitudy, což je v souladu s rostoucí intenzitou sinku a odpovídá to většímu množství meziročně pohlceného CO_2 . Nicméně citlivost této amplitudy s časem klesá a v roce 2015 se regionálně dostala na nulu (viz Peñuelas et al., 2017). Znamená to, že další zvyšování CO_2 již nevede k dalšímu zvýšenému pohlcování. Analýzy obsahu stabilních izotopů (C^{13}) v letokruzích stromů za posledních 40 let pokrývající hlavní typy biotů naznačují zpomalující pozitivní trend růstu dřevin. Řada dalších studií dokládá zpomalování růstu dřevin v tropických či boreálních oblastech v kombinaci s rostoucí mortalitou, a to jak v přirozených, tak i v manažerovaných (řízených) ekosystémech. Jedním z možných vysvětlení je zvyšování nočních teplot, které způsobuje nárůst respirace, případně nárůst výparu a s ním spojené zvyšování vláhového deficitu v půdě. Zatímco ne všechny studie dokládají univerzální hnojící vliv zvyšování koncentrace CO_2 , řada studií dokládá negativní vliv růstu teplot a sucha na množství uloženého uhlíku v lesích. Ten se projevuje v situacích, kdy zvýšený výpar a nedostatečná dostupnost vláhy v půdě zvyšují stres suchem a úmrtnost dřevin (viz [obr. 6.2.5](#)). Přibývá důkazů o tom, že zvyšování rozdílu (deficitu) v tlaku par (VPD) začíná negativně působit na růst dřevin globálně, a to i v tradičně vlhkých tropických oblastech. Nárůst hodnot VPD způsobuje zavírání průduchů, a pokud trvá dlouho, jeho následkem je zrychlené vyčerpávání zásob uhlíku a v extrémním případě vede k „vyhladovění“ jedince. Pokud je VPD spojeno s nedostatkem vláhy v půdě ([obr. 6.2.5](#)), může dojít k narušení vodního sloupce v těle dřeviny a ke vzniku kavitací, jejichž výsledkem je vyschnutí a uhynutí dřeviny. Parametr VPD je také významný prediktor lesních požárů v suchých oblastech a může také vysvětlovat pozorovanou zvýšenou úmrtnost sazenic v přirozeně regenerujících nebo uměle vysazených porostech, zejména v okrajových (tj. sušších a teplejších) částech lesních ekosystémů. Například v regionu Skalnatých hor až u třetiny plochy lesních porostů nedošlo k regeneraci lesa, který byl nahrazen květenou nebo keřovitou vegetací.

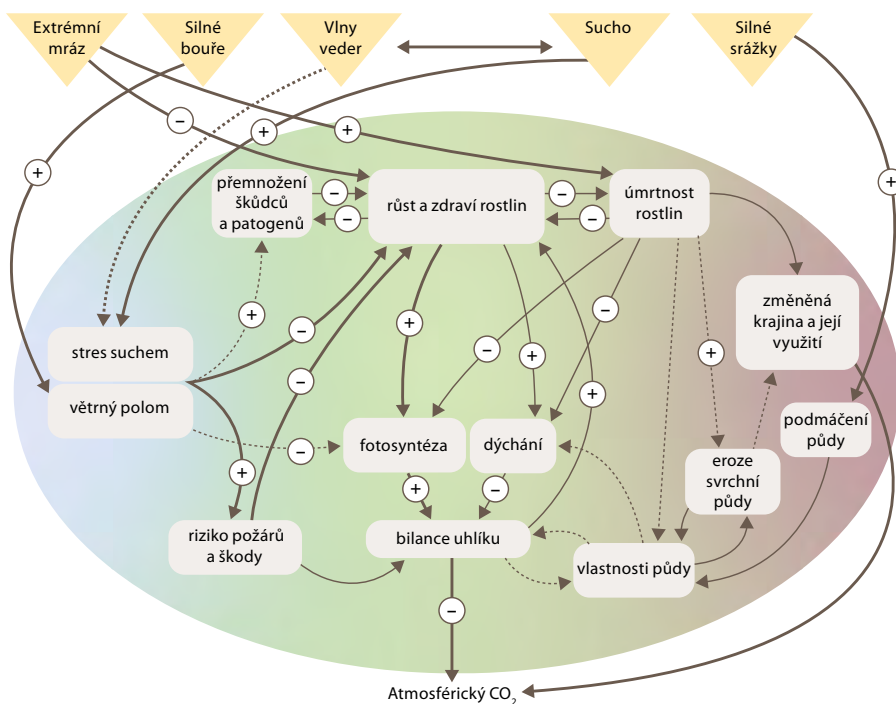
Dalším limitujícím faktorem pro pokračující posilování uhlíkového sinku je dostupnost živin v podobě dusíku (N), fosforu (P), a draslíku (K). I když antropogenní vliv zahrnuje i zvýšenou až nadměrnou dostupnost dusíku, v kombinaci s limitující dostupností fosforu je pozitivní vliv minimalizován. Výzkum pro oblast tropických lesů ukázal, že zahrnutí fosforu jako limitujícího prvku do ekosystémových modelů sníží množství naakumulované biomasy v průběhu 15 let pouze na polovinu ve srovnání s modely, které uvažují pouze s CO₂ a dusíkem. Je pravděpodobné, že zvýšené nároky rostlin na dostupnost fosforu budou vyšší, než možnosti okolního prostředí tuto živinu poskytnout i v případě, že teplejší klimatické podmínky povedou k vyšší mineralizaci fosforu (o limitech zvýšeného přírůstu v souvislosti s antropogenní depozicí dusíku rovněž v [kap. 6.5](#)).

Dochází také ke snižování citlivosti dřevin na prodlužování vegetační sezóny. V listnatých ekosystémech Evropy došlo v letech 1980 až 2013 k poklesu citlivosti (vyjádřené jako počet dní s rozvinutými listy na 1 °C oteplení) o 40 %. Pravděpodobným faktorem hrajícím roli v tomto poklesu je limitace fotoperiodou, která se stává více limitující s dřívějším nástupem fenofází. Zvyšování minimální noční teploty, které postupuje rychleji nežli nárůst maximální denní teploty, je v negativní korelaci s normalizovaným indexem zelenosti vegetace (NDVI – *Normalized Difference Vegetation Index*) v boreálních lesích severní polokoule. Pokračující růst noční teploty může být významný faktor do budoucna, protože vede k celkovému zvýšení dýchání ekosystému, a přispívá tak ke ztrátám uhlíku.

Globální analýza s využitím satelitních dat za období 1982–2009 ukázala dominantní trendy prodlužování vegetační sezóny a kumulativní zvyšování indexu listové plochy (LAI – *Leaf Area Index*), kdy 25–50 % globální vegetace ukazovalo na zvyšování celkové zelenosti, zatímco pouze 4 % vegetace vykazovalo opačný, tedy hnědnoucí trend. Využití podobné metodiky, avšak se zahrnutím delšího časového období 1981–2017, ukázalo, že trend zelenání vegetace se zpomaluje zejména v posledních dvou dekádách. Naopak trend hnědnutí vegetace se zvyrazňuje a zasahuje stále větší území. Tento negativní vývoj je navíc výrazně rychlejší, než naznačuje většina současných modelů růstu vegetace. Modely vývoje vegetace v podmínkách budoucího klimatu nezahrnují ani pozorovaný pokles účinnosti vlivu fertilizace CO₂, čím nadále potenciálně nadhodnocují sílu uhlíkového sinku v budoucnosti.

6.2.6 Disturbance a změna klimatu

Pod pojmem *disturbance* (narušení) se rozumí dočasná a rychlá změna okolních podmínek, která způsobí zásadní a často nevratnou změnu v ekosystému. Z hlediska původu působení se rozlišují disturbance biotické a abiotické. Změna klimatu znamená chronické (tj. systematické a trvalé) působení abiotických vlivů (klimatu), které je přerušováno extrémními (akutními) podmínkami. Schéma možných pozitivních (+) a negativních (-) působení důsledků změny klimatu a jejich vzájemný relativní význam na fyziologické procesy v lesních ekosystémech a krajinu znázorňuje [obr. 6.2.5](#).

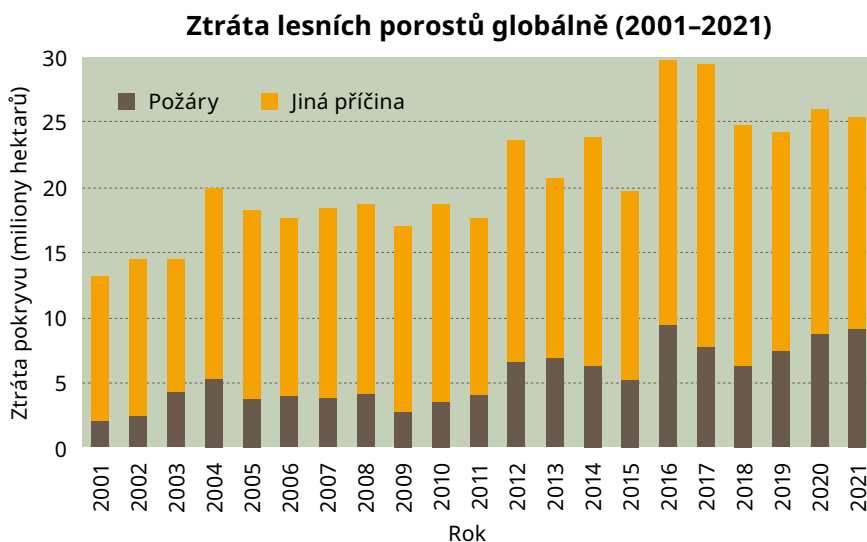


Obr. 6.2.5 *Procesy a zpětnovazební mechanismy vyvolané klimatickými extrémy. Diagram znázorňuje vliv sucha, vln veder, silných větrných bouří, srážek a poškození mrazem. Plná čára znázorňuje přímý vliv, přerušovaná čára nepřímý vliv. Silnější čára znázorňuje větší význam daného působení. Pozor, tyto mechanismy nelze zaměňovat s působením pozitivních a negativních zpětných vazeb ve vztahu k samotnému oteplení. (Upraveno podle: Reichstein et al., 2013.)*

Teplejší klima má za následek častější výskyt vln veder a suchého počasí, které se vyskytuje na větším území (viz [box 3](#)). Tento typ klimatických extrémů má přímý vliv na toky CO₂, protože jak fotosyntéza, tak respirace reagují na vyšší teplotu ([obr. 6.2.12](#)) a limitaci půdní vlhkosti. Tyto dva stresové faktory navíc působí synergicky (tj. vzájemně se posilují) na úrovni listu, ekosystému a regionu následujícími způsoby: sucho vede k zavírání průduchů listů, následně klesá transpirace a ochlazování odpařováním vody, a tím se znásobuje negativní vliv vysoké teploty. Podobným způsobem na regionální úrovni zvyšuje vazba mezi půdní vlhkostí a teplotou riziko vln veder v situaci půdního sucha. Sucho, vysoké teploty a snižování minimálních teplot v zimě mají za následek přidružování disturbancí biotického původu, zejména kalamitní přemnožování hmyzu či dalších patogenních druhů se silným potenciálem proměny lesního ekosystému z celkového sinku na celkový zdroj uhlíku (viz [kap. 6.2.7](#)). Podobně jako intenzivní sucho může lesní ekosystém proměnit i silný vítr. Data v Evropě naznačují, že po roce 1990 došlo až ke ztrojnásobení intenzity rozsáhlých větrných bouří, při-

čemž přímé poškození lesní biomasy se oproti období 50. let minulého století zvýšilo trojnásobně až čtyřnásobně. Podobně jako v případě sucha větrné kalamity rovněž podporují kalamitní přemnožení hmyzu, které má potenciál proměnit charakter lesních ekosystémů na úrovni celých regionů na celá desetiletí.

Všechny zmiňované disturbance, tedy vlny veder, sucha i větrné a kůrovcové kalamity, zvyšují rovněž riziko vzniku velkých požárů. Zatímco mnohé lesní ekosystémy jsou na pravidelný výskyt požárů přizpůsobené, požáry začínají pronikat i do oblastí, kde tomu tak není. Zároveň rostoucí dynamika (rychlost šíření, množství spálené biomasy) a destruktivita požárů v kombinaci s teplejšími podmínkami ohrožuje i lesy těmito extrémním projevům počasí v minulosti dobře přizpůsobené. Důkazy naznačují, že navzdory snahám velké požáry hasit, nebo jim případně předcházet, se plocha shořelých lesních porostů v globálním měřítku zvyšuje (obr. 6.2.6).



Obr. 6.2.6 Vývoj globální rozlohy ztráty lesů v období 2001–2021. Zřejmý je rostoucí trend v ploše lesů spálených lesním požárem. Celková spálená plocha nemusí korespondovat s celkovým množstvím uvolněného uhlíku. (Upraveno podle: World Resource Institute, 2022.)

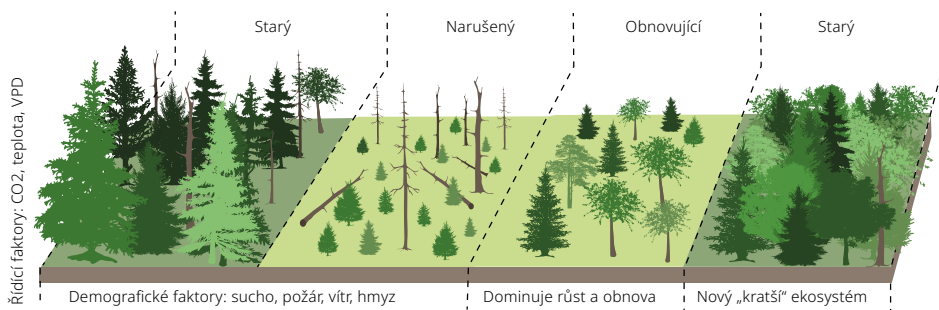
Řada studií prokazuje úzkou spojitost mezi výskytem lesních požárů a změnou klimatu. Plocha lesních požárů na západě USA je v důsledku teplejšího počasí, častějšího výskytu sucha a poklesu délky trvání sněhové pokrývky dvojnásobná. Některé oblasti ztratily sezónní charakter lesních požárů a hořet zde může celoročně. Nárůst nočních teplot způsobuje intenzivní šíření lesních požárů i v noci a dochází k častějšímu vzniku tzv. „pyrokumulonimbů“, tedy oblačnosti pyro-konvektivního původu, které mohou napomáhat dalšímu šíření požárů prostřednictvím blesků a zakládáním tzv. „spotových“ nebo sekundárních požárů. Častější výskyt rozsáhlých požárů navíc dále umocňuje úbytek sněhové pokrývky a zkracuje počet dní se sně-

hem. Při rekordní sezóně lesních požárů v Austrálii v sezóně 2019–2020 se uvolnilo odhadem více než 0,5–0,8 miliardy tun CO₂ a kombinace sucha a častějších lesních požárů může vést k dlouhodobému snížení uloženého uhlíku v lesích. Požáry v Austrálii byly natolik rozsáhlé a intenzivní, že existující klimatické modely zahrnující vliv lesních požárů takový rozsah nepředpovídaly ani na konci tohoto století. Rekordně teplé léto v Evropě v roce 2022 přispělo k rozsáhlým lesním požárům v Evropě, kdy v průběhu prvního čtvrtletí roku shořelo 750 tisíc hektarů lesů, což představuje téměř trojnásobek průměru za období 2006–2021. Česká republika rovněž zaznamenala nejrozsáhlejší lesní požár v moderní historii o rozloze více než 1 600 hektarů v národním parku České Švýcarsko, který souvisel s vlnou horkého a suchého počasí. Plocha lesních požárů se zvyšuje i v boreálních ekosystémech a podle některých indikátorů je rozsah lesních požárů v současnosti nejvyšší za posledních několik tisíc let. V globálním měřítku se rozloha lesů potenciálně vystavených riziku požáru oproti minulosti přibližně zdvojnásobila.

6.2.7 Ekosystémy jako zdroje CO₂

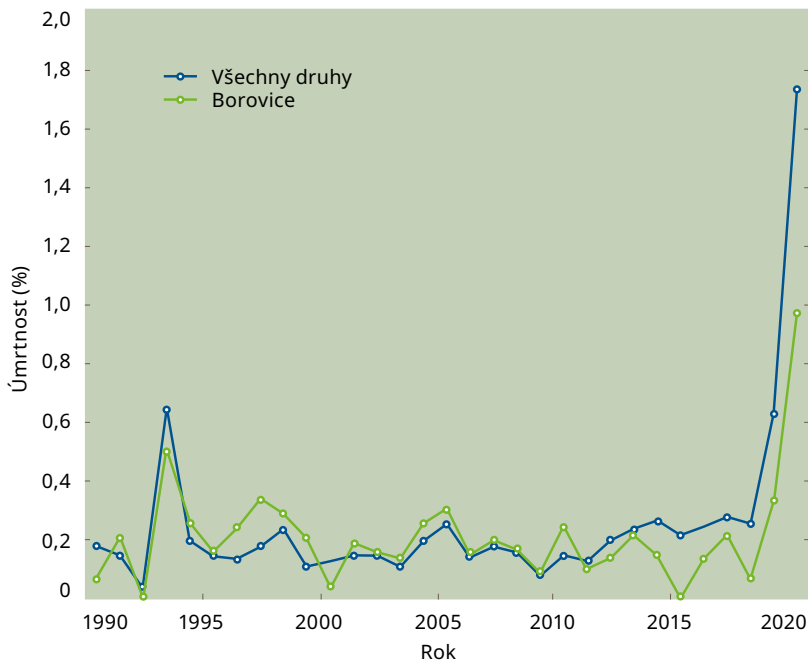
Za normálních (tj. stabilních) okolností není les ani významnějším zdrojem, ani významnějším sinkem CO₂. Abiotické a biotické disturbance se vyskytují pouze zřídka, případně v malém rozsahu, a dlouhodobou (v horizontu dekád až staletí) bilanci toků látek a energie v ekosystému nenarušují. Doposud (globálně) působily lesní ekosystémy jako zrychlující brzda oteplování. V současné době však následkem frekvence a intenzity disturbancí dochází ke zkracování životního cyklu mnoha lesních ekosystémů ([obr. 6.2.7](#)).

Učebnicovým příkladem rozsáhlé disturbance byla kůrovcová kalamita, které počátkem tisíciletí postihla obhospodařované lesy kanadské provincie Britské Kolumbie. Šlo o nejrozsáhlejší kalamitu v moderní historii lesnictví, kterou způsobilo přemnožení druhu *Dendroctonus ponderosae*, přičemž postižené byly porosty na ploše téměř milionu hektarů lesa. Hlavní příčinou masivního přemnožení hmyzu byl nárůst průměrné teploty v zimě v důsledku změny klimatu, kdy mírnější zimy znamenaly zvýšení míry přežívání larev. V počátcích kalamitního působení se ekosystém stal celkovým **zdrojem uhlíku**, nicméně počáteční odhady celkového množství uvolněného uhlíku z postiženého ekosystému mohou být ve střednědobém horizontu nižší. Pokud by došlo k postupnému obnovení lesních porostů, produktivita ekosystému může dosáhnout předkalamitního stavu a dlouhodobý vliv na uhlíkovou bilanci může být minimální. Rozsáhlá kalamita každopádně změnila druhovou a věkovou strukturu borovicových monokultur a regenerující porosty tvoří druhy s vyšší tolerancí ke stínu a s vyšší věkovou, a tedy i strukturální diverzitou. Analýza vlivu působení škůdců na lesy v Severní Americe ukázala, že přeživší porosty vystavené působení hmyzu akumulovaly až o 70 % uhlíku méně a v případě nemoci byl tento pokles 30%.



Obr. 6.2.7 Schematický diagram složek dynamiky vývoje lesa a disturbancí, které v něm hrají roli. Panel vlevo znázorňuje dospělý ekosystém, který je řízený zejména lokální úmrtností stromů, a demografické změny způsobují CO₂, teplota, a rozdíl v tlaku par (VPD – vapour-pressure deficit). Další panel znázorňuje systém narušený požárem, přemnožením hmyzu nebo jinou rozsáhlou disturbancí, která odstraní většinu nebo všechny stojící stromy. Poté rychle nastoupí druhy přizpůsobené na post-disturbanční období. Třetí panel znázorňuje obnovu a růst nových stromů se souběžným nárůstem mortality jako výsledek kompetice druhů a přirozené samo-probírky. Poslední panel znázorňuje dospělý ekosystém s novými druhy, které nahradily původní, jako důsledek chronického působení environmentálních změn. (Upraveno podle: McDowell et al, 2020.)

Zásadní transformací v současnosti prochází i obhospodařované smrkové porosty v České republice, ale i jinde v Evropě (obr. 6.2.8). Na základě dat z národních inventarizací jsou české lesy od roku 2018 celkovým zdrojem uhlíku, i když v nejbližších letech by se mohl tento stav zase zvrátit.



Obr. 6.2.8 Graf vývoje mortality (úmrtnosti) borovic (zeleně) a ostatních druhů (modře). Vložená mapa ukazuje plošné rozšíření anomálie půdní vlhkosti (soil moisture index) v září roku 2019. Úmrtnost dřevin vzrostla po extrémně suchém období u druhu *Pinus sylvestris* desetinásobně a u ostatních druhů sedminásobně. (Upraveno podle: Hartmann et al., 2022.)

Box 3: EXTRÉMNÍ SUCHO V LETECH 2003, 2010 A 2018 V EVROPĚ

V roce 2003 postihlo západní a část střední Evropy rozsáhlé a v moderní historii lesnictví bezprecedentní teplo a sucho. Podle analýz vývoje podnebí v minulosti šlo o nejméně extrém za posledních nejméně 500 let. Tato významná událost přispěla ke zvýšenému zájmu o vliv změny klimatu na lesní ekosystémy u laické i odborné veřejnosti. Analýzy využívající data dálkového průzkumu v kombinaci s pozemními měřeními uhlíkové bilance prokázaly, že následkem vysokých teplot a sucha došlo na velkém území k výraznému poklesu čisté primární produkce CO₂ asi o třetinu a lesní ekosystémy v Evropě se staly v letním období zdrojem uhlíku.

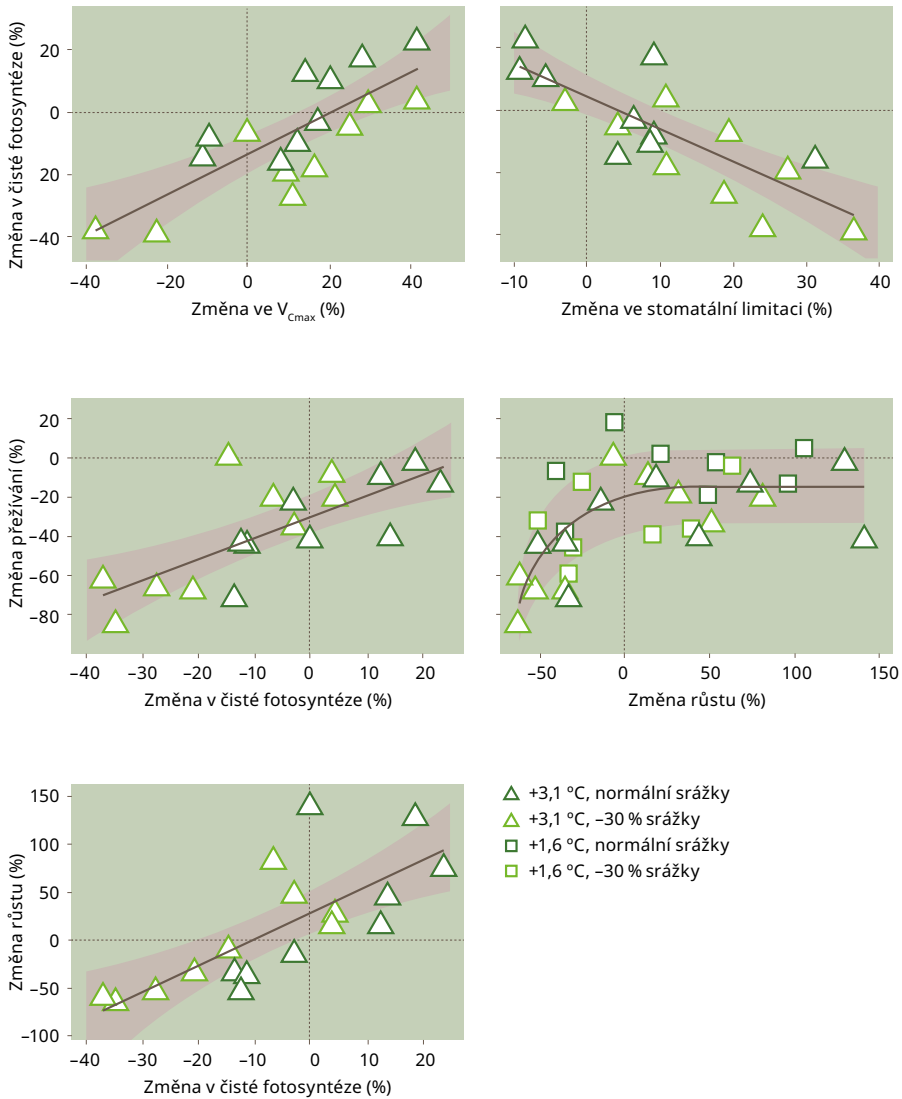
V průběhu jedné sezóny došlo k uvolnění takového množství uhlíku, které tyto ekosystémy ukládají v průměru čtyři roky. Podrobnější analýza příčin poklesu primární produkce ukázala, že hlavní důvod nespočívá především ve vysokých teplotách, ale v nedostatku vláhy, tedy ve stresu způsobeném suchem. Ještě extrémněji, i když v jiném regionu, postihly vlny veder a suché počasí Evropu i v letech 2010 a 2018. Srovnávací analýza důsledků tří extrémů z roku 2020 ukázala, že nejvýraznější negativní vliv na uhlíkovou bilanci měl rok 2010, kdy sucho postihlo východní část evropského kontinentu. Naopak lesy v České republice se staly čistým zdrojem uhlíku v roce 2018, následkem kulminace několikaletého období sucha a následně kůrovcové kalamity (další aspekty rovněž v [kap. 6.3](#)). Evropský kontinent jako celek zaznamenal trendový pokles síly uhlíkové sinku lesních ekosystémů.

6.2.8 Předpokládané důsledky změny klimatu

V současné době existuje celá řada experimentů manipulujících růstové podmínky dřevin podle možných scénářů oteplování v budoucnosti. I když konkrétní výsledky jsou samozřejmě závislé na specifických podmínkách a nastavení experimentů, sledovaných druhích dřevin, délce experimentu či kontrolovaných parametrech (teplotě, srážkách, živinách atd.), začíná se rýsovat konsensuální názor rostlinných fyziologů či lesních ekologů, že schopnost adaptace rostlin a lesních ekosystémů na probíhající a zejména **očekávané důsledky** změny klimatu je výrazně limitovaná. Tento pohled je výsledkem jak řady experimentálních studií, tak i prognóz klimatických modelů propojených s ekofyziologickými modely fungování rostlin a modely uhlíkového cyklu. Tento pohled také vede k důkazům z paleoklimatologie (viz [kap. 6.2.1](#)), kdy rychlé změny chemismu atmosféry a následně klimatu znamenaly zásadní přeorganizování fungování ekosystému a masové vymírání mnohých rostlinných a živočišných druhů.

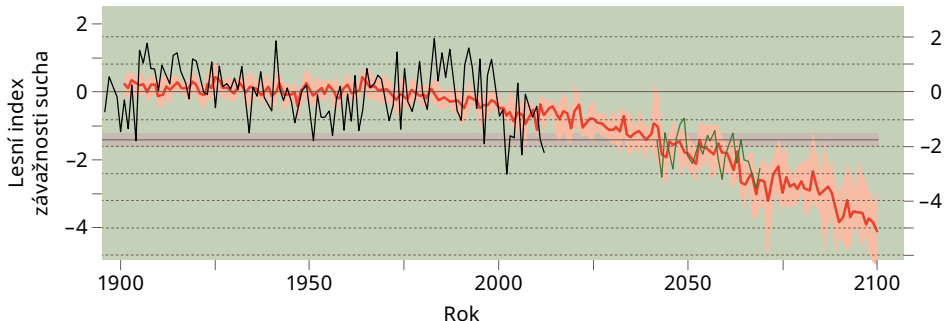
Experimentální impaktové studie poukazují na vysokou citlivost dřevin a významné negativní působení již při relativně malých změnách klimatických podmínek ([obr. 6.2.9](#)). Pětiletý experiment týkající se druhů typicky se vyskytujících v jižních oblastech boreálního pásma Severní Ameriky naznačuje nárůst úmrtnosti mladých stromů v rozmezí 10–80 % prakticky u všech studovaných druhů, obzvláště u těch dominantních. U mnoha druhů byl také zaznamenán pokles rychlosti růstu a významný pokles rychlosti fotosyntézy, přičemž relativně lépe si vedly druhy vyskytující se i v mírném pásmu. K nejvýraznějším změnám došlo v teplejších a sušších podmínkách. Specifické experimentální podmínky (zvýšení teploty o 1,6 °C a 3,1 °C) přitom představují poměrně mírnou změnu klimatu, zejména vzhledem ke skutečnosti, že průměrná letní teplota v roce 2022 byla v Evropě vyšší o více než 2,5 °C ve srovnání s obdobím let 1881–1910. Pokles míry přežívání jednotlivých druhů dřevin v ekosystému v desítkách procent znamená zásadní reorganizaci struktury a posky-

tovaných funkcí ekosystému a tyto změny jsou ve středně, či dokonce dlouhodobém horizontu téměř s jistotou nevratné.



Obr. 6.2.9 Vztahy mezi parametry vlivu změny klimatu (tj. změna srážek a teploty) na růst, přežívání a fotosyntézu vybraných dřevin. Čára a 95% konfidenční intervaly jsou buď lineární, nebo exponenciální fit. Vztahy jsou platné pro následující dřeviny: *Abies balsamea* (n=87), *Acer rubrum* (n=75), *Acer saccharum* (n=63), *Betula papyrifera* (n=94), *Picea glauca* (n=78), *Pinus banksiana* (n=95), *Pinus strobus* (n=88), *Quercus macrocarpa* (n=88), *Quercus rubra* (n=79). (Zdroj: Reich et al., 2022.)

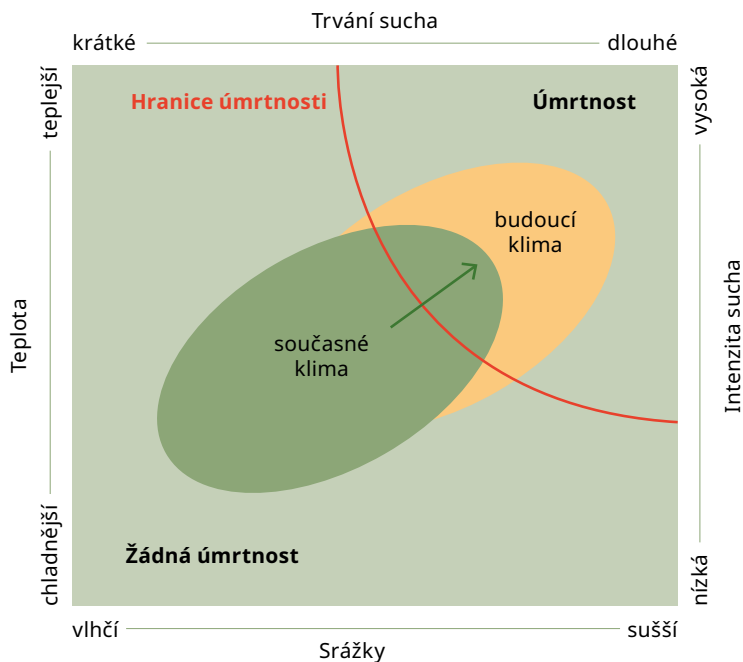
Rozsáhlá analýza druhu *Fagus sylvatica* v Evropě, zahrnující několik tisíc jedinců buku lesního z 324 různých lokalit a reprezentujících plný rozsah geografického zastoupení a klimatických podmínek v kombinaci s modely klimatu, naznačuje, že ke konci století poklesne růst dřevin v rozmezí 20–50 %. Nejvýraznější pokles produktivity je viditelný v jižních oblastech rozšíření druhu. V těchto regionech se očekává nejvýraznější nárůst intenzity sucha. Bez okamžité adaptace je nutno očekávat závažné ekologické a ekonomické důsledky pro lesní ekosystémy s výskytem tohoto druhu. Očekávané ekonomické ztráty lesní půdy v Evropě budou podle různých scénářů do konce století v rozmezí 20–60 % v důsledku posunu klimatických pásem hospodářsky významných druhů dřevin. Velmi podobné závěry lze vyvodit i z prognózy očekávaných klimatických podmínek v oblasti jihozápadní části USA a z případové studie dominantních druhů dřevin (borovic) v této oblasti. Kombinace analýzy letokruhů z více než 300 lokalit, rekonstrukce podmínek sucha vztažených k lesním ekosystémům za posledních tisíc let a prognózy klimatických modelů do konce století naznačuje příchod bezprecedentních změn pro lesy již v polovině století (obr. 6.2.10). Již stávající sucho ve svých maximech přesahuje přirozenou variabilitu podnebí za období nejméně tisíc let. Pokračování trendu oteplování by znamenalo, že již v polovině století by více než polovina populace dřevin byla vystavena extrémním hodnotám sucha a VPD, s nimiž nemají stávající generace lesů zkušenost a zřejmě ani vyvinuté adaptační mechanismy. Velmi pravděpodobně by došlo k významné prostorové, druhové a strukturální proměně současných porostů prostřednictvím zvýšeného působení biotických a abiotických disturbancí způsobených rostoucím suchem a vysokými teplotami.



Obr. 6.2.10 Vývoj lesního indexu sucha (FDSI – Forest Drought Severity Index) v období 1900 až 2100. Černá čára jsou pozorování, červená čára průměrná prognóza klimatických modelů (viz <https://www.wcrp-climate.org/wgcm-cmip/wgcm-cmip3>). Zelená čára ukazuje výstup klimatického modelu zaměřeného na lokální podmínky. Horizontální hnědá čára znázorňuje extrémní hodnoty indexu FDSI ve druhé polovině 16. století. (Upraveno podle: Williams et al., 2013.)

Působení biotických disturbancí na lesní ekosystémy je komplexní, a ne vždy platí přímočará závislost, že teplejší podnebí s častějšími extrémny způsobuje častější

a závažnější rozsah kalamitního přemnožení hmyzu či jiných patogenů. Řada studií však poukazuje na pokračování rozšiřování areálu výskytu hospodářsky významných dřevokazných druhů hmyzu. Prognóza šíření dřevokazného druhu *Dendroctonus frontalis*, jehož původní areál rozšíření byl ve Střední Americe, Mexiku a jižních částech USA, naznačuje, že s pokračováním růstu zimních teplot se do poloviny 21. století vhodný areál rozšíří do oblasti severní části východních USA až k oblasti jiho-východní Kanady. Jelikož se v těchto oblastech tento druh doposud nevyskytoval, porosty nemají vytvořené obranné mechanismy. S jeho šířením jsou tudíž spojená ekologická rizika, včetně narušení místních ekosystémových služeb, posun ve struktuře lesů a ohrožení původní biodiverzity.



Obr. 6.2.11 Konceptuální diagram znázorňující působení a proměnlivost (variabilitu) parametrů stávajícího podnebí (zeleně), tedy srážek a teploty, a s nimi související délku trvání a intenzitu sucha. V současném klimatu je pouze malá část populace vystavena podmínkám překračujícím hranici přežití. Pokračující změna podnebí přináší významnější části populace i posun hranice úmrtnosti zejména následkem častějších a extrémnějších disturbancí a jejich vzájemného působení. (Upraveno podle: Allen et al., 2010.)

Vliv pokračující změny klimatu na lesní ekosystémy, pokud nedojde k zásadnímu omezení emise skleníkových plynů do atmosféry, shrnuje [obr. 6.2.11](#). Posun proměnlivosti teploty a srážek bude znamenat rostoucí podíl populace dřevin žijících mimo své klimatické optimum. K novým klimatickým podmínkám se přidruží biotické disturban-

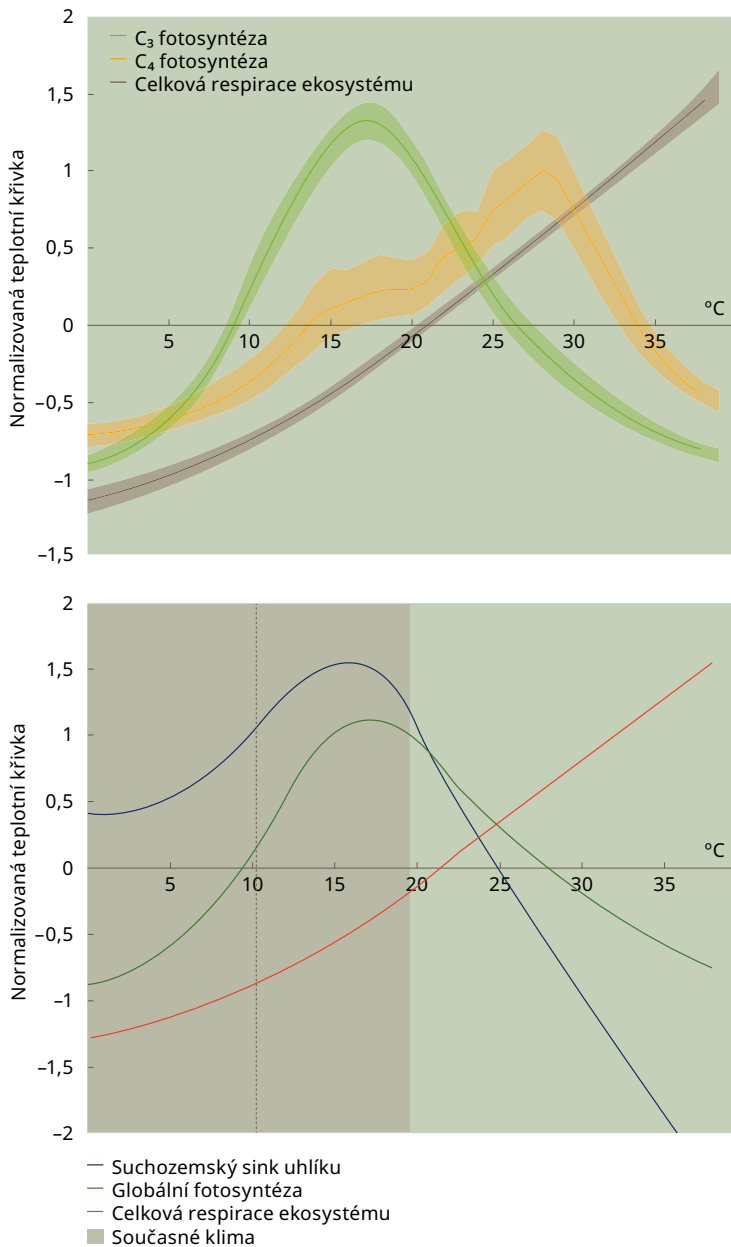
ce, které společně s klimatickými extrémny výrazně posunou hranici úmrtnosti mnoha druhů dřevin. Schopnost migrace lesů je mnohonásobně pomalejší, než vyžaduje současná a budoucí rychlost oteplování. Bez vhodných adaptačních opatření, které ovšem mají své limity, je nutno počítat s rostoucím tlakem na vymírání rostlinných druhů.

6.2.9 Přežijí lesy do příštího století? aneb Omezené možnosti adaptace lesních ekosystémů

Globální rovnováha a síla uhlíkového sinku je v zásadě určena rovnováhou mezi fotosyntézou a respirací. Rozdíl mezi hrubou primární produkcí a celkovou respirací ekosystému (viz [kap. 5.1](#)) je definován jako čistá ekosystémová produktivita. Zásadní roli v této rovnováze hraje průměrná teplota. Jak fotosyntéza, tak respirace jsou teplotně závislé, nicméně při překročení kritické hranice míra účinnosti pohlcování CO₂ klesá ([obr. 6.2.12](#)), protože růst respirace se vzrůstající teplotou je rychlejší, než je tomu v případě fotosyntézy. Při pokračujícím růstu teploty začne rychlost fotosyntézy po dosažení teplotního optima klesat, nicméně respirační ztráty dále exponenciálně zrychlují.

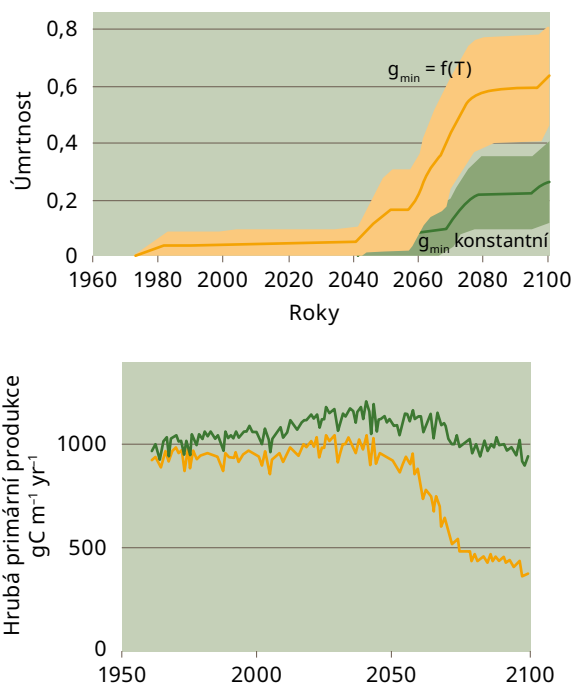
Definovat, kdy může nastat „globální“ bod zlomu, při kterém ztráty uhlíku v důsledku dýchání převýší zisky v důsledku fotosyntézy, je složitá záležitost, protože každý ekosystém a jednotlivé druhy dřevin a rostlin (jak v případě fotosyntézy C₃, tak C₄) mají samozřejmě různá teplotní optima, a to jak v prostoru, tak i v čase. Nicméně zatím jediná analýza kvantifikující globální průměr rychlosti fotosyntézy a dýchání suchozemských rostlinných ekosystémů s využitím globální sítě konstantně monitorující výměnu uhlíku mezi ekosystémy a atmosférou naznačuje, že síla uhlíkového sinku je velmi blízko svého teplotního inflexního bodu ([obr. 6.2.12](#)) a s dalším navýšením globální teploty o několik stupňů může začít poměrně prudce klesat. Pokud bude pokračovat stávající trend růstu emisí, síla uhlíkového sinku může klesnout již počátkem 40. let 21. století téměř o polovinu. Prognóza výrazného zeslabení uhlíkového sinku již v první polovině tohoto století je v rozporu s většinou jiných prognóz klimatických modelů spojených se zpětnou vazbou uhlíkového cyklu a její závěry budou podléhat dalšímu podrobnému výzkumu. I když má globální síť FLUXNET v současnosti více než 1 000 měřících stanic, které pokrývají většinu klimatických zón a biomů, určité omezení představuje jejich distribuce, neboť většina z nich se nachází v Severní Americe a v Evropě a jen malý zlomek v Jižní Americe a v Africe. Nicméně právě na těchto kontinentech prokázal nezávislý terénní výzkum již probíhající výrazné zeslabování uhlíkového sinku v neporušených lesních porostech tropického pásma (Hubau et al., 2020). Rovněž i odhady vegetačních klimatických modelů je potřeba brát s rezervou, protože různé modely mají poměrně výrazný rozptyl v prognózách. Často stačí změna nastavení pouze jednoho, byť klíčového, parametru a předpověď se může zásadně (až o 100 %) změnit ([obr. 6.2.13](#)). Pokud hydraulický model prognózující vývoj úmrtnosti dřevin do konce století předpokládá neměnnou teplotní stabilitu kutikuly (vnější obal listů nepropustný pro vodu), nedochází v důsledku změny klimatu ani k zásadnějšímu poklesu hrubé primární produkce, respektive nárůstu úmrtnosti dřevin. Pokud se však zohlední teplotní nestabilita

ochranné vrstvy listů, jejímž výsledkem je ztráta kompaktnosti a nepropustnosti, dojde k dramatickému zvýšení úmrtnosti dřevin již počátkem druhé poloviny tohoto století.



Obr. 6.2.12 Teplotní závislost globálních toků uhlíku. Normalizovaná teplotní závislost fotosyntézy C₃ (zeleně), s maximem při 18 °C, fotosyntéza C₄ s maximem při 28 °C a cel-

ková ekosystémová respirace (dýchání). Teplotní křivky jsou normalizovány na okolní teploty dané lokality, přičemž výsledná křivka s 90% konfidenčním intervalem zachycuje průměr lokalit spadajících pod síť FLUXNET (viz www.fluxnet.org, horní graf). Teplotní závislost suchozemského (terestrického) uhlíkového sinku. Integrovaná teplotní závislost fotosyntézy (zeleně), respirace (červeně) a výsledná bilance uhlíkového sinku (modře), kde suma křivek je rovná nule. Hnědá plocha znázorňuje průměrné roční teploty v období 1991–2015 a vertikální šedá čára znázorňuje současný průměr globální teploty na lokalitách sítě FLUXNET (dolní graf). (Upraveno podle: Duffy et al., 2021.)



Obr. 6.2.13 Prognóza mechanistického hydraulického modelu vývoje mortality dřevin následkem sucha do konce století. Horní graf ukazuje vývoj mortality, spodní graf korespondující vývoj hrubé primární produkce (GPP). Model je kalibrován na typickou populaci jehličnatých druhů mírného pásma. Graf ukazuje srovnání prognózy v případě předpokladu neměnné termostability kutikuly (g_{min} constant) a pokles termostability kutikuly s rostoucí teplotou ($g_{min} = f(T)$). (Upraveno podle: Brodribb et al., 2020.)

Stávající modely růstu vegetace v podmínkách změny klimatu vykazují z pochopitelných příčin výrazný rozptyl ve scénářích budoucnosti. Od scénářů, které předpokládají pokračování zesilování uhlíkového sinku a trendu „zelenání“ i v průběhu tohoto století, až po studie naznačující poměrně rychlý kolaps mnoha lesních ekosystémů a jejich transformaci na nelesní vegetaci již v nadcházejících desetiletích.

tích. Srovnávací studie zabývající se velkým rozptylem uhlíkového cyklu identifikovala jako příčinu tohoto jevu rozdíly v teplotním optimu fotosyntézy. Zároveň ukázala, že nejistota v reakci „globální vegetace“ je srovnatelná s nejistotou vyplývající z reakcí oblačnosti, hlavním faktorem „rozostřujícím“ prognózy klimatických modelů. Vyjádřeno v koncentraci CO₂, rozdíl na konci století může být i více než 300 ppm CO₂! Jak vyplývá i z textu v této kapitole, stačí změna v jednom zdánlivě nedůležitém parametru či zahrnutí limitů živin do modelů růstu vegetace a výsledky se mohou diametrálně lišit (srovnej s [kap. 6.5](#)). Vzhledem k rychle se objevujícím důkazům o rychlejších změnách celých ekosystémů na regionální a někdy i nadregionální úrovni, než předpokládaly mnohé modelové prognózy, lze předpokládat, že s pokračujícím zrychlováním důsledků a v některých ohledech i počínajících nevratných nelinearit (viz např. skokový nárůst mortality) bude tento trend nadále pokračovat. Čím větší citlivost vegetace se nakonec realizuje a čím méně úspěšná bude adaptace lesních ekosystémů, tím větší bude i růst globální teploty. Ohrožení lesních ekosystémů představuje ohrožení biodiverzity a v konečném důsledku i ohrožení lidí.

6.2.10 Klimatický management lesních porostů

Jako logická reakce na rychle se měnící podmínky, kterým musejí čelit prakticky všechny lesní ekosystémy planety, je snaha zavádět udržitelnější způsoby hospodaření. Tento dynamicky se rozvíjející obor lesnictví lze souhrnně nazvat klimaticky chytrým hospodařením (CSF – Climate Smart Forestry). I když jednotná vědecká definice zatím neexistuje, v zásadě jde o využití všech dostupných opatření pěstitelů lesa, které zvyšují odolnost dřevin vůči očekávaným klimatickým podmínkám (tj. klimatickým extrémům a přidruženým disturbancím), minimalizují ztráty a maximalizují zisky uhlíku (tj. podporují sekvestraci uhlíku), zvyšují jeho setrvání v lesích a lesních půdách a zároveň berou v potaz zachování biodiverzity a dalších mimoprodukčních funkcí lesa, včetně funkcí sociálních. Jde o nadstavbu tradičnějších postupů udržitelného hospodaření (SFM – Sustainable Forest Management). Úspěšné CSF je jednou z podmínek splnění emisních mitigačních závazků Pařížské (klimatické) dohody, jejímž cílem je udržení růstu globální teploty v rozmezí 1,5–2 °C oproti období před průmyslovou revolucí.

Pouhá výsadba porostů není pro úspěšnou klimatickou adaptaci a mitigaci dostačující, vyžaduje další péči i po založení porostu. CSF by rovněž mělo být integrální součástí širší strategie péče o krajinu, jako je například agrolesnictví či péče o půdu a vodní zdroje, v návaznosti na lokální socio-ekologické potřeby lidí. V současné době je identifikováno více než 30 parametrů, které jsou důležité pro hodnocení úspěchu CSF, nicméně již nyní existují poměrně přesvědčivé důkazy, že zcela základním výchozím indikátorem potřebným ke zvýšení adaptačního a mitigačního potenciálu lesa je udržení a/nebo zvýšení druhové, strukturální a věkové diversity. Celá řada studií prokazuje zvýšení účinnosti pohlcovat a skladovat uhlík v pestřejších lesích, které jsou zároveň odolnější vůči abiotickým i biotickým disturbancím. Samozřejmou podmínkou je vhodná druhová skladba určená pro lokální (mikro)klimatické a půdní podmínky.

Při aplikaci CSF rovněž nelze zapomínat na biofyzikální vlastnosti lesa, protože v mnoha případech ovlivňují teplotu významněji než samotná sekvestrace uhlíku. V některých případech dochází k pozitivnímu a zároveň také k negativnímu vlivu na teplotu. Při nevhodně navržených projektech může být snaha o mitigaci oteplování dokonce kontraproduktivní. Z globálního hlediska mají lesy v tropickém pásmu celkový ochlazující vliv. Zvýšená evapotranspirace vede ke zvýšení oblačnosti a zvýšení albeda má za následek ochlazování. Nejlepší praxí je zde tedy zamezení odlesňování a snaha o reforestaci. Boreální pásmo představuje opačný extrém. Rychlost sekvestrace uhlíku je zde v průměru pomalejší v důsledku nižší teploty, menší intenzity slunečního záření a dalších limitujících faktorů. Nezalesněný povrch je také po většinu roku pokryt sněhem. Změna povrchu na tmavé koruny stromů a následný pokles albeda vede na regionální úrovni ke zvýšení teploty potenciálně v rozmezí stovek až tisíců kilometrů. Celkový klimatický efekt zde tedy spočívá v urychlení procesu oteplování, přičemž pozitivní vliv na zmírňování mikroklimatických extrémů je patrný i zde. Výrazný oteplovací vliv albeda, který eliminuje vliv pohlcování uhlíku, je patrný i v případě potenciálního zalesňování v současnosti nezalesněných rozsáhlých sušších oblastí planety, a lesy tudíž mohou přispět pouze k minimálnímu omezení antropogenních emisí. Biofyzikální vliv lesních porostů v mírném pásmu je přibližně mezi těmito extrémy tropického a boreálního pásma. Zalesňování má mírný ochlazující účinek, protože sekvestrace uhlíku převládá nad oteplovacím vlivem snížení albeda, obzvláště pak v případě smíšených nebo listnatých porostů ve srovnání s celoročně tmavšími jehličnatými lesy.

V podmínkách České republiky i s ohledem na probíhající kalamitní stav zejména ve smrkových monokulturních lesích je důležité především snížit podíl smrku, zvýšit hranici nadmořské výšky výsadby, zvýšit podíl smíšených, případně listnatých, porostů a zvýšit druhovou i věkovou pestrost lesů. Vzhledem k probíhajícímu prudkému oteplování, které bude nejspíše trvat ještě nejméně několik desetiletí, nelze ani při zavedení těchto opatření vyloučit velké ekonomické a ekologické škody. Při absenci jakékoliv reflexe této nové reality však mohou být potenciální škody opravdu katastrofální a v mnoha ohledech nevratné.

6.3 LES A LESNÍ DŘEVINY V NASTÁVAJÍCÍCH PODMÍNKÁCH ZMĚNY KLIMATU

Radek Pokorný, Jan Krejza

Lesy v České republice pokrývají více než jednu třetinu území, jsou nezbytné pro udržení vyrovnané vodní bilance, vyrovnanosti mezoklimatických parametrů a funkčnosti celé krajiny. Jsou její nedílnou součástí, poskytují společnosti řadu funkcí a služeb od produkce dřeva přes regulaci koloběhu vody a podnebí až po ochranu půdy a ukládání uhlíku. Zabezpečení těchto důležitých funkcí lesa vyžaduje, aby byly jednotlivé stromy, porosty i celé lesní komplexy vitální. Udržet je v takovém stavu je úkolem nejen moderního lesnictví postaveného na ekologických základech, ale i vědeckého sektoru, který by měl dokládat aktuální a vědecky podložené informace o stavu lesních ekosystémů.

Srážky, teplota a sluneční svit patří mezi základní klimatické parametry prostředí, spoluurčující výskyt, životaschopnost, funkčnost a dynamiku vývoje lesních ekosystémů. Těmto podmínkám odpovídá i rozložení biomů na Zemi, od převážně jehličnatých lesů tajgy přes opadavé smíšené lesy mírného pásma, monzunové a vřzdyzelené vavřínové lesy až po biom tropického deštného lesa (Boisvenue a Running, 2006). Z historických údajů vyplývá, že poslední dva až tři tisíce let byly klimaticky poměrně velmi stabilní (Min et al., 2011, Steinhilber et al., 2012, Zhan et al., 2013). Z doložených měření klimatických stanic z posledních několika desítek let je však zřejmé, že odchylky od dlouhodobých průměrů a trendů klimatických parametrů Země (viz [kap. 6.2](#)) výrazně narůstají (např. odchylky teplot, srážek, rychlosti proudění větru aj.). Tyto změny, označované jako globální změna klimatu, se začínají projevovat se stále větší intenzitou (Marek et al., 2011). Předpoklad trendu jejich vývoje sice záleží na emisních scénářích, ale již nyní lze s vysokou mírou pravděpodobnosti uvést, že za nejzávažnější rizikové faktory negativně ovlivňující zdravotní stav a stabilitu lesních ekosystémů lze považovat redistribuci srážek, sucho, změny teploty a bořivé větry (Johnston a Hesseln, 2012, Pachauri et al. 2014, Lai et al., 2020, Jourdan et al., 2021). Vždyť v letech 1960–2020 vzrostla průměrná teplota vzduchu v České republice o 2 °C (viz www.chmi.cz). K největším nárůstům teplot oproti normálovému období (1961–1990) dochází v létě (v měsících červenci a srpnu) a v zimě (prosinci a lednu; CHMI 2022). Předpokládá se, že ke konci tohoto století dojde k navýšení průměrné roční teploty vzduchu o další 1,1– 3,7 °C dle použitého emisního scénáře (Nazarenko et al., 2015). Podle klimatického modelu SMHI RCA4 vzroste také počet tropických dní (Štěpánek et al., 2019), a to pravděpodobně z dnešních 10–20 na 30–50 ke konci století (při emisním scénáři RCP8.5; viz [kap. 6.2, obr. 6.2.1](#)). Srážky podle stejného modelu a emisního scénáře v globálním měřítku vzrostou, jsou však předpokládány významné rozdíly pro jednotlivá roční období a prostorová měřítka. Pro blízkou budoucnost je předvídan nárůst ročních úhrnů srážek o cca 20–40 mm, avšak pro vzdálenější budoucnost (2071–2100) je již predikován naopak jejich úbytek, a to o cca 20 mm ročně dokonce bez rozdílu použitého RCP scénáře. To znamená, že se růstové

podmínky dosud vyskytující se vegetace ještě více zhorší a požadavky na výpar budou velmi vysoké (vyšší teplota a přitom nižší vlhkost půdy i vzduchu). Dalšími významnými stresovými faktory jsou změna chemismu prostředí, a to jak atmosféry, tak půdy (zvyšování koncentrací skleníkových plynů v atmosféře, změna pH půd, změna dostupnosti živin, vysoké depozice dusíku aj.), které mohou dále ovlivňovat příjem vody dřevinami, vnitrodruhové i mezidruhové vztahy, vodní bilanci lesních porostů aj. Problematice lesa a lesního hospodářství v podmínkách změny klimatu se podrobněji věnuje publikace *Jiné klima – jiný les* (Fanta a Petřík, 2021).

6.3.1 Rizikové faktory

Nejdůležitější rizikové faktory současného lesnictví byly identifikovány a shrnuty spolu s následnými hlavními adaptačními opatřeními v Katalogu lesnických adaptačních opatření (viz www.frameadapt.cz) nebo v brožurě a manuálu projektu FORRISK (viz https://www.at-cz.eu/cz/ibox/po-4-udrzitelne-site-a-institucionalni-spoluprace/atcz251_forrisk). Tyto rizikové faktory vycházejí z historického přístupu k využívání lesů. Kvůli vytěžení lesů a nedostatku dříví na trhu se od 19. století znovu zakládaly porosty a uměle zalesňovaly i opuštěné zemědělské půdy a pastviny. Cílem tohoto úsilí bylo vyprodukovat dostatečné množství dřeva s požadovanou jakostí, tedy zabezpečit maximální ekonomický výnos z lesa. Vlastníci a správci lesů proto vysazovali především dřeviny s vysokým objemovým přírůstkem (to platilo pro tehdejší vlhčí a chladnější klima), širokým upotřebením a nejvyšší prodejností s vysokou návratností, jmenovitě smrk ztepilý a borovice lesní, a to i na nevhodných stanovištích mimo podmínky jejich přirozeného výskytu. Zároveň se často používal semenný materiál bez ohledu na jeho původ. Pro efektivnost a jednoduchost hospodaření byly tyto lesní porosty zakládány dle pěstebního modelu lesa věkových tříd, tedy jako monokultury s umělou obnovou, obhospodařované pasečným způsobem s holosečnou formou jako převládajícím pěstebním systémem. V posledních desetiletích i v současnosti se stále více se projevující globální změnou klimatu byly tyto lesy, a zejména jehličnaté porosty na nevhodných stanovištích, vystaveny vysokému riziku narušení a shledány nejlabilnějšími ve srovnání s lesem přírodě blízkým (tab. 6.3.1).

Pokud bychom se snažili porovnat náchylnost dřevin k poškození abiotickými či biotickými činiteli, pak nejrizikovějšími abiotickými faktory u nás jsou vítr a sníh. Dřeviny lze seřadit podle jejich klesající náchylnosti k poškození větrem (tedy od nejvíce náchylných po nejméně náchylné) do následující řady: smrk, jedle, bříza, osika, topol, douglaska, borovice, třešeň, modřín, buk, dub, habr, olše, jasan. Pro riziko poškození sněhem můžeme uvést následující, opět sestupnou, řadu: borovice, smrk, jedle, douglaska, bříza, modřín, olše, osika, topol, jasan, buk, habr, dub. Pokud bychom se pokusili o obdobné řazení rizikovosti dřevin z hlediska výskytu a počtu druhů hmyzích škůdců na různých orgánech stromu (listy/jehlice, letorosty, větve, šišky/plody), pak by toto řazení bylo následující (dle Klimetzek a Pelz, 1992): borovice, smrk, dub, topol, vrba, jedle, modřín, buk, bříza, olše, jilm, douglaska, jasan, javor, habr. Nelze si nevšimnout, že na prvních místech jsou vždy smrk a borovice.

Tab. 6.3.1 Rozdíly ve vybraných parametrech mezi lesem přírodě blízkým (tedy např. lesem obhospodařovaným dle nepasečných principů) a klasickým lesem věkových tříd (umělým). Zvýrazněné (červeně) jsou zásadní parametry ve vazbě na ekologickou stabilitu.

PARAMETR	LES PŘÍRODĚ BLÍZKÝ	LES UMĚLÝ
Hnací síla	příroda	člověk
Princip pěstování	maximální využití přírodních sil	přírodní síly silně usměrňované člověkem
Druhé složení	dáno stanovištěm a biotickými interakcemi	dáno ekonomickými cíli
Energetická vyváženost	vyvážený	nevyvážený
Tok látek	autoregulovaný optimalizací ke stanovištním podmínkám	neoptimalizovaný / ztrátový
Rezistence	vysoká	nízká
Rezilience	vysoká	nízká
Využití	výběrné (nepasečné) způsoby	pasečný les věkových tříd
Udržitelnost	lesní porost	větší lesní celky

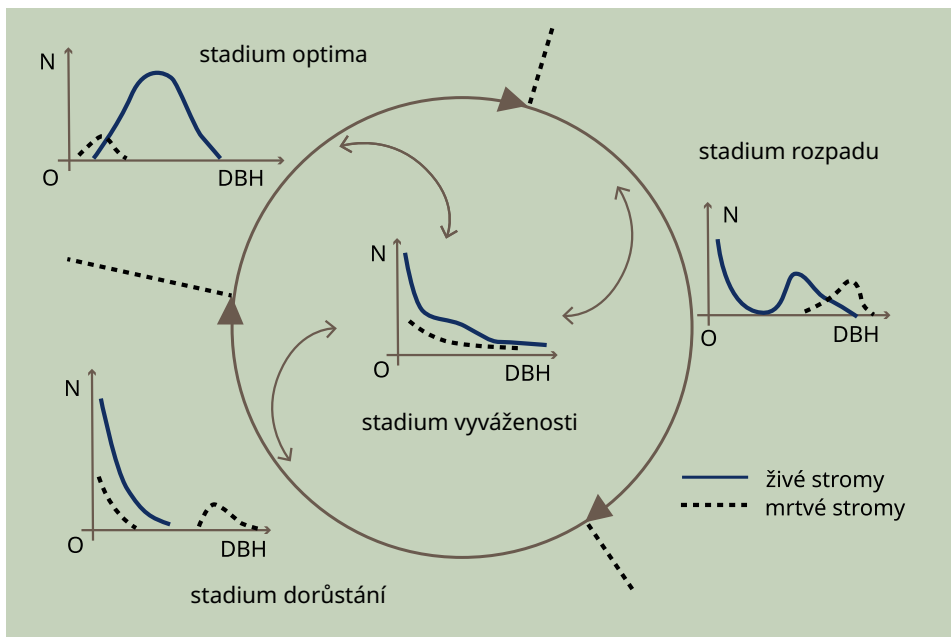
Box 1: ŠTÍHLOSTNÍ KOEFICIENT A ODOLNOST VŮČI VÝVRATŮM

Náchylnost k poškození porostu větrem stoupá také s jeho věkem, zvyšující se výškou a malou vertikální rozrůzněností. Jednotlivé stromy z hlediska mechanické stability lze posuzovat jako nosníky vetknuté do půdy. Jejich stabilita je posuzována štíhlostním kvocientem, tedy poměrem výšky (H) a výčetní tloušťky kmene (DBH), kdy štíhlostní kvocient = $H/DBH * 100$. Pokud jsou hodnoty nižší než 80, jedná se o velmi stabilní jedince, 80–100 stabilní, 100–120 labilní a nad 120 velmi nestabilní jedince. Vliv na mechanickou stabilitu má samozřejmě také kořenový systém (především kosterní kořeny s tloušťkou větší než 2 cm), jeho typ, hloubka zakořenění, objem, rozvinutost v půdním prostoru a také zavětvení koruny, výška nasazení koruny, resp. výška těžiště stromu.

A jaké je současné druhové zastoupení dřevin v lesích České republiky? Z inventarizačních dat Ústavu pro hospodářskou úpravu lesa (viz www.uhul.cz) a každoročně zpracovávané hodnotící tzv. Zelené zprávy, přesněji Zprávy o stavu lesa a lesního hospodářství ČR, vydávané každoročně Ministerstvem zemědělství České republiky (viz www.mze.cz) vyplývá, že stále přetrvává vysoké zastoupení smrku ztepilého i borovice lesní oproti jejich přirozenému rozšíření (zaokrouhleně smrku 50 % oproti 11 %, borovice 16 % oproti 3 %).

Po poslední době ledové, přibližně před deseti tisíci lety, se lesní ekosystémy vyvíjely směrem ke klimaxovému společenstvu (viz [kap. 2.1](#)). Pro území České republiky byla například klimaxovým společenstvem pro rozsáhlá území vrchovin a nižších horských poloh hercynská směs. Nyní tuto situaci mění klimatická změna. Přesto porosty hercynské směsi, pokud se někde zachovaly, stále vykazují vysokou míru ekologické stability. Tato stabilita je stále zkoumána na úrovni všech trofických a energetických vazeb mezi prostředím, rostlinami, živočichy a také mezi nimi navzájem. Uvědomit si je třeba, že kromě známého často zmiňovaného klimaxu v podobě struktury lesa na různých stanovištích a v různých klimatických podmínkách došlo k utvoření stavu dynamické rovnováhy také v půdě (viz [kap. 5.2](#)). Ekologickou stabilitu je třeba chápat jako schopnost systému udržovat se v jeho dynamické rovnováze (rovnováha závislá na výměně energie a látek s prostředím), nikoliv v rovnovážném stavu (tedy stavu bez dějů). Základní podmínkou ekologické stability je proto adaptabilita jednotlivých organismů, populací a společenstev, schopnost či udržování vyvážených mezidruhových vztahů a efektivní cyklické propojení producentů, konzumentů a rozkladačů, což znamená víceméně zachování fungujících toků energie, látek a živin. S ekologickou stabilitou jsou neodmyslitelně spojeny termíny **rezistence** a **rezilience** (viz [kap. 6.1](#)).

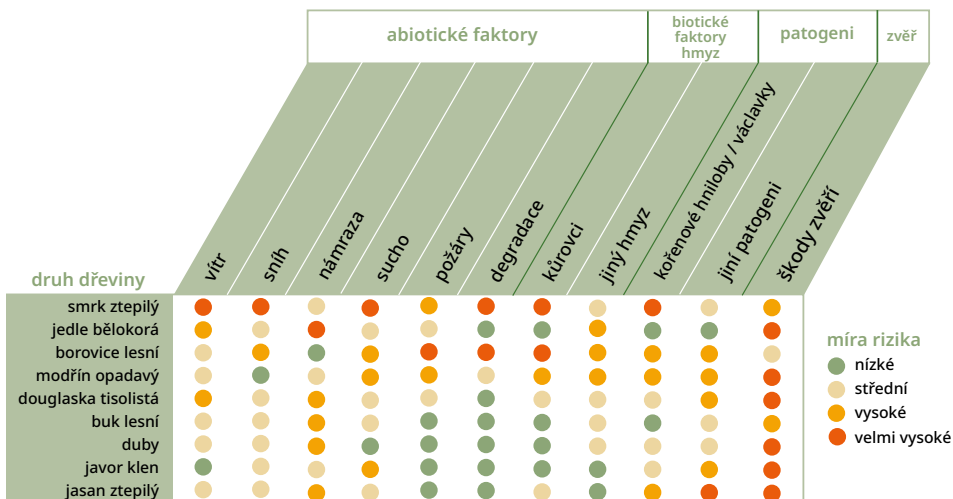
Z hlediska hledání parametrů ekologicky stabilní struktury lesa a její dynamiky je možné využít výzkumu v zachovaných přírodě blízkých, či dokonce téměř přirozených lesních ekosystémech (např. Král et al., 2010). Bez vlivu člověka by se smíšené lesy mírného pásma vyvíjely při výskytu disturbancí do stavu, kde by plošně převládalo stadium vysoké stability (*Steady state*; srovnej s [kap. 2.2](#) a [2.3](#)). Vzácně by přicházely disturbance (větrné, sněhové, těžká námraza, požáry atd.) ve velkém prostorovém měřítku (řádově desítky až tisíce hektarů). Především by se v této fázi do porostů dostávaly druhy s pionýrskou strategií růstu (r-stratégové). V následném asynchronním vývoji těchto vzácně vznikajících velkých disturbančních ploch by se v lese opět obnovovala mozaika stadií, klasicky řazených k tzv. malému vývojovému cyklu – tedy stadium dorůstání, optima, rozpadu a plošně převládající stadium *Steady state*, které obsahuje všechny fáze ([obr. 6.3.1](#)). V těchto stadiích se dominantně uplatňují disturbance malého rozsahu (řádově arý, desítky arů): nejčastěji se rozpadávají jednotlivé stromy či skupinky stromů. Pomocí inventarizace tloušťkové struktury živých i mrtvých stromů lze zjistit, v jaké vývojové fázi se porost či porostní skupina nachází ([obr. 6.3.1](#)).



Obr. 6.3.1 Znárodnění četnosti stromů (N – početnost; ks/ha) v rozložení tloušťkových tříd kmenů (DBH – výčetní tloušťka kmene; cm) různých vývojových stadií porostu (dorůstání, optima, rozpadu) včetně nejstabilnějšího stadia vysoké stability steady state neboli stadia vyvážení. (Upraveno podle: Král et al., 2010.)

Nejstabilnější stadium – *Steady state* – vykazuje rozložení tlouštěk stromů, blížíci se struktuře výběrného lesa, kde toto rozložení nabývá tvaru tzv. Liocourtovy křivky, s nejvyšším zastoupením stromů nejmenších dimenzí a následným exponenciálním poklesem zastoupení ve vyšších tloušťkových třídách. *Steady state* křivka (obr. 6.3.1) vykazuje navíc zvýšenou četnost stromů středních tlouštěk, k níž lze kupodivu dobře dospět při převodu lesa věkových tříd s normálním rozložením (tzv. Gaussova křivka) četností tlouštěk jednotlivých stromů. Porostní stadium optima – relativně stejnověkého porostu – vykazuje minimální ekologickou stabilitu. Naproti tomu stadium dorůstání (relativně nestejnověké, s tendencí ke stadiu zralosti) a pomalého rozpadu (nestejnověké, ve „výběrné“ fázi s návratem ke stadiu zralosti) jsou ekologicky stabilnější.

Aby se minimalizovala rizika rozpadu lesních ekosystémů, tedy nepředvídatelné reakce, je nutné, aby lesníci věnovali více pozornosti právě vytváření odolných a stabilních lesů se zaměřením na preventivní opatření a byli připraveni operativně zvládat rizikové momenty. Každá dřevina (dokonce i její varieta) má vlastní ekologické nároky, stress-toleranci, dynamiku růstu, symbiotické, facilitační a kompetiční vazby atd., proto je volba stanovištně vhodných dřevin s ohledem na jejich vzájemné kombinace, stanovištní parametry a míru rizika jednotlivých druhů dřevin klíčová (obr. 6.3.2).



Obr. 6.3.2 Vybrané druhy dřevin a míra jejich ovlivnění rizikovými faktory. (Upraveno podle: www.at-cz.eu/forrisk.)

Současné problémy lesního hospodářství tedy souvisejí s těmito ohroženími a riziky:

- těžbou lesů v historii,
- běžným používáním holosečí,
- umělou obnovou jako hlavní metodou obnovy lesa,
- nevhodnou dřevinnou skladbou (s ohledem na stanovištní podmínky a jejich změny současné i budoucí – klimatická změna + půda),
- zakládáním nestabilních stejnorodých homogenních porostů jehličnanů (smrku ztepilého a borovice lesní),
- zanedbanou výchovou (opožděnost, nízká intenzita případných prořezávek a probírek),
- sníženou biologickou rozmanitostí,
- vysokou populační hustotou volně žijící zvěře,
- změnou chemického složení ovzduší a půdy,
- globální změnou klimatu obecně zatěžující lesy a vedoucí ke změně režimů poškození,
- zvyšujícím se napadením hmyzem a (zejména houbovými) patogeny,
- zavlečením invazních nepůvodních druhů rostlin, hmyzích škůdců a stromových patogenů,
- nižší plodností dřevin, chybějícím nebo nedostatečným množstvím vhodného reprodukčního materiálu mnoha druhů dřevin,
- vlastnickou strukturou s mnoha malými vlastníky, často s chybějícími znalostmi a infrastrukturou pro vhodné obhospodařování lesa.

Při úvahách o adaptaci lesa je klíčové zjištění, že tyto rizikové faktory jsou při působení na destabilizaci porostu ve vzájemných vztazích, často synergických (nelineární zesílení jednoho druhým – např. dusík a klimatická změna), či ve stavu, kdy jeden kauzálně spouští jiný (např. klimatická změna, stejnověké, stejnorodé porosty; viz [kap. 6.5](#)).

Za spouštěcí faktor globální změny klimatu je považován „uhlík“, resp. nárůst koncentrace skleníkových plynů v ovzduší, především oxidu uhličitého (CO₂) a metanu (CH₄). Z pohledu vývoje planety Země se klimatický systém začal utvářet poměrně brzy. Udává se, že 3,5–3,8 miliardy let jsou zde na Zemi již organismy schopné poutat vzdušný uhlík ve formě CO₂ v prvních procesech podobných fotosyntéze (např. sinice *Cyanobacteria*, ruduchy *Rhodophyta*, hnědé *Phaeophyceae* a zelené řasy *Chlorophyta*) s tím, že první sinice uvolňující kyslík v oxygenním procesu fotosyntézy se objevily asi před 2 miliardami let. Výkonnost fotosyntézy a následná produkce biomasy živých organismů stoupla se vznikem organel (především chloroplastů) eukaryot a následným vývojem rostlin.

V procesu fotosyntézy tedy docházelo k odnímání vzdušného CO₂ z atmosféry, vzniku uhlikatých sloučenin s energetickými vazbami jako produktů fotosyntézy a jejich následnému ukládání do organismů a těl rostlin a živočichů. Z nich se postupem času staly fosilní zbytky – uhlí, ropa, zemní plyn –, které jsou využívány v opačném procesu, tedy procesu oxidace (spalování), k energetickým účelům současné populace lidí pro pokrytí jejích potřeb. Tím se ovšem onen CO₂ dostává zpět do atmosféry, a to nebyvalým tempem (viz [kap. 6.2](#)). Současná koncentrace CO₂ v ovzduší se pohybuje již kolem cca 430 ppm, kdy v preindustriální době oscilovala téměř milion let kolem hodnoty 280 ppm (Luthi et al., 2008). Přestože jsou pro rostliny a fotosyntézu koncentrace CO₂ v ovzduší kolem 800–1000 ppm dokonce optimální (několik milionů až miliard let zpět zde tyto koncentrace panovaly), a jejich dosažení je dokonce predikováno scénářem pro rok 2100 (Luthi et al., 2008), tento nárůst je nyní až drasticky rychlý (probíhá asi desetitisíckrát rychleji, než tomu bylo v minulosti).

6.3.2 Predikce potenciálního rozšíření dřevin a posunu lesních vegetačních stupňů

Máme tu tedy hned několik výrazných a velmi rychlých změn faktorů prostředí. Rostliny jsou sice schopny se přizpůsobit stresu, neboť stres vyvolává změny i v genomu a vede k zásadním vývojovým změnám organismů, ale dominantou klimaxových společenstev jsou dřeviny stromovitého vzrůstu s životním cyklem často přesahujícím 100 let. S ohledem na nástup reprodukčního věku u lesních dřevin lze předání informace následující generaci do genetické výbavy, a tedy možnost adaptovat se, očekávat v řádu 10–20 let u rychle rostoucích dřevin, jako jsou topoly, osiky, olše, břízy, borovice, akát, modřín, 20–30 let u středně rychle rostoucích, jako jsou lípy, habr, javory, 30–40 let u pomaleji rostoucích, jako jsou dub, jasan, jilm, smrk, 40–50 let u pomalu rostoucích, jako je například buk, a až 50–70 let u jedle. Akce pro

záchranu jedle, dřeviny s výjimečnou strategií růstu, se tak mimo jiné jeví z tohoto pohledu jako nanejvýše naléhavé a potřebné. Podmínky prostředí, a to především teplota vzduchu a úhrn srážek, se navíc za posledních padesát let změnily natolik, že z hlediska vertikálního gradientu klimatických podmínek došlo z typologického hlediska (Plíva, 1987; nově viz vyhláška č. 298/2018 Sb. – vyhláška o zpracování oblastních plánů rozvoje lesů a o vymezení hospodářských souborů) dle charakteristik lesních vegetačních stupňů (dále jako lvs; charakterizovaných kromě nadmořské výšky průměrnou roční teplotou, ročním úhrnem srážek a délkou vegetační doby) k jejich posunu o dva lvs směrem k vyšším nadmořským výškám. To je vertikální posun v řádu desítek až stovek metrů, takže je celkem snadno představitelné, že toto by naše domácí (autochtonní) druhy dřevin byly schopny zvládnout za století. Vážné problémy však u nás zasáhnou zejména první dva lvs (dubový a bukodubový, tj. oblasti s nadmořskými výškami přibližně do 300 m n. m.), kde se počínají vyskytovat klimatické podmínky, které z hlediska horizontálního posunu, byly dosud typické pro oblasti vzdálené 500–700 kilometrů jižním směrem. Již Kopecká a Buček (1999) uváděli, že rozsah území s podmínkami 1. a 2. lvs se rozšíří až téměř na polovinu území České republiky, z toho 1. lvs na celou třetinu území. Namísto je tedy úvaha o asistované introdukci především do „bývalého“ 1. a 2. lvs, nejprve především dřevin geograficky blízkých a až poté i geograficky vzdálených, či dokonce geograficky nepůvodních, neboť adaptace domácích druhů dřevin v těchto stupních je málo pravděpodobná.

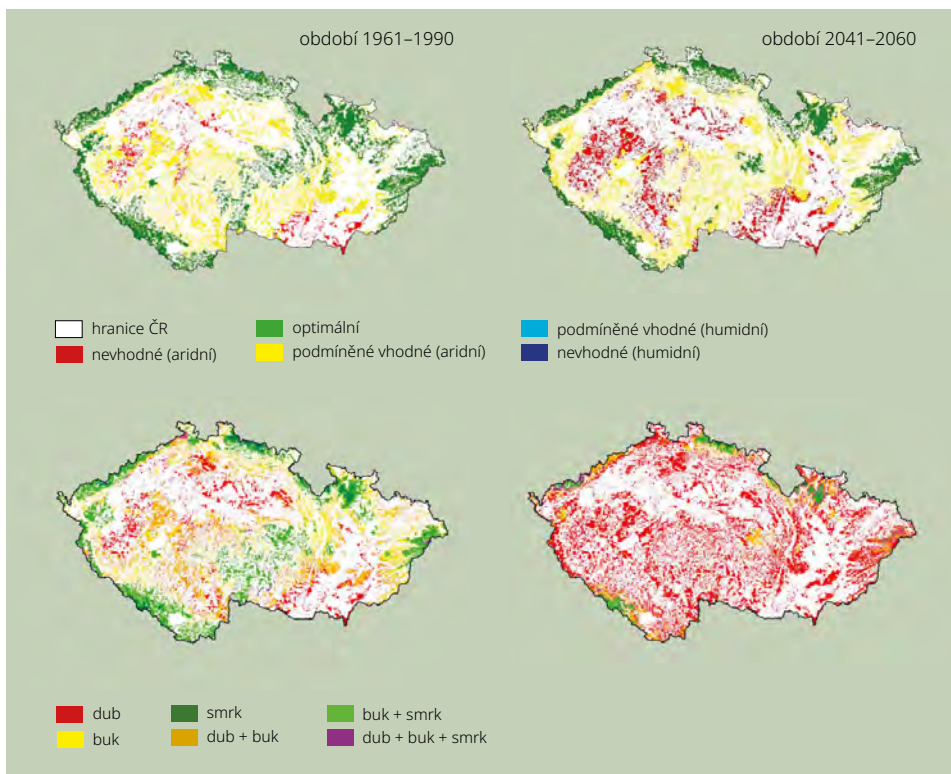
Příklady potenciálně vhodných podmínek pro pěstování smrku, buku a našich dvou nejzastoupenějších dubů (zimního a letního) na území České republiky uváděl modelově již dříve také Mikita (2016) ([obr. 6.3.3](#)). Tyto podmínky byly modelovány na základě skutečného rozšíření a zastoupení těchto dřevin podle dat Oblastních plánů rozvoje lesů (OPRL) k roku 1990 a na základě ekologických nároků těchto dřevin (na teplotu a srážky, klasifikováno de Martonneovým indexem aridity), a to pomocí validovaného klimatického modelu IPSL pro Českou republiku s emisním scénářem RCP 4.5 pro roky normálového období (1961–1990) a predikované podmínky klimatu období let 2041–2060 ([obr. 6.3.3](#)). Modelování vhodných podmínek pro pěstování dubu pouze na základě de Martonneova indexu aridity může být poměrně konzervativní, jelikož je založeno pouze na dvou parametrech: průměrných ročních srážkách a průměrné roční teplotě. Pokud autoři zahrnuli i další klimatické charakteristiky (např. počet dnů s maximální teplotou 30 °C) a jejich vliv na dřeviny, včetně predikce tohoto vývoje, došli k mnohem „radikálnější“ mapám ([obr. 6.3.3](#)). Zajímavé mapy dostaneme i tehdy, pokud si vezmeme poměrně konzervativní odhad na základě de Martonneova indexu aridity a ke klimatickému faktoru přičteme působení dalších stresorů (Rotter et al., 2021). Potenciál pro rozšíření či pěstování hlavních hospodářských druhů dřevin pro celou Evropu uváděli podle predikcí vývoje klimatické změny, tj. růstových podmínek, Hanewinkel et al. (2013) nebo také Thurm et al. (2018). S vysokou pravděpodobností tak budou v Evropě i České republice převažovat podmínky vhodné převážně pro pěstování smíšených porostů s dubem.

Box 2: LESNÍ VEGETAČNÍ STUPNĚ

Lesní vegetační stupně (lvs) v rámci České republiky vylíčil na základě svého výzkumu v geobiocenologickém pojetí profesor Alois Zlatník (Zlatník, 1976, Buček a Lacina, 1999). V současné době jsou lvs vylíšeny mírně odlišně dle vyhlášky č. 298/2018 Sb. K abiotickým faktorům s možným vlivem na vegetační stupňovitost patří vedle těch známých, tj. průměrné roční teploty a ročního úhrnu srážek, také solární radiace, topografická exponovanost, expozice, sklon terénu, zakřivení reliéfu, vzdálenost od toků, geologické podloží a vyvinutý půdní typ. O posunu či změně rozšíření lvs na území České republiky pojednávají například Kopecká a Buček (1999), Buček a Vlčková (2009), Vahalík (2012) či Matějka (2017).

Tab. 6.3.2 Lesní vegetační stupně. (Upraveno podle: <https://www.uhul.cz/na-se-cinnost/lesnicka-typologie/lesni-vegetacni-stupne-podrobneji/>.)

VEGETAČNÍ STUPEŇ	NADMOŘSKÁ VÝŠKA (M)	PRŮMĚRNÁ ROČNÍ TEPLOTA (°C)	PRŮMĚRNÉ ROČNÍ SRÁŽKY (MM)
0. – borová stanoviště	310–470	7,5–7,9	605–680
1. – dubový	210–330	8,3–9,1	525–605
2. – bukodubový	290–400	7,9–8,5	550–630
3. – dubobukový	345–460	7,5–8,1	595–735
4. – bukový	450–540	7,1–7,6	645–830
5. – jedlobukový	550–670	6,4–7,0	690–940
6. – smrkobukový	655–850	5,4–6,4	720–1005
7. – bukosmrkový	800–1010	4,6–5,7	795–1120
8. – smrkový	940–1170	3,8–4,8	960–1280
9. – klečový	1205–1390	2,8–3,6	1090–1300
10. – alpský	1300–1420	2,6–3,1	1095–1290



Obr. 6.3.3 Potenciální podmínky (zeleně – optimální, žlutě – podmíněně vhodné z hlediska aridity, světle modré – podmíněně vhodné z hlediska humidity, červeně – nevhodné aridní, tm. modře – nevhodné humidní) pro pěstování smrku ztepilého v normálovém období let 1961–1990 (vlevo nahoře) a v predikovaných klimatických podmínkách na období let 2041–2060 (vpravo nahoře). Potenciálně vhodné klimatické podmínky pro pěstování smrku ztepilého, buku lesního, dubu zimního i dubu letního na základě vícerozměrné statistické analýzy významných klimatických proměnných v normálovém období let 1961–1990 (vlevo dole) a v predikovaných klimatických podmínkách na období let 2041–2060 (vpravo dole). Červeně – vhodné podmínky pro dub (zimní i letní); žlutě – vhodné podmínky pro buk lesní; tmavě zeleně – pro smrk; oranžově pro dub a buk; světle zeleně pro buk a smrk; fialově pro dub, buk a smrk. Klimatická predikce učiněna modelem IPSL při emisním scénáři 4.5. (Upraveno podle: Mikita, 2016)

Výše uvedené predikce (obr. 6.3.3) je ovšem třeba brát s jistou „rezervou“, resp. je nutné vzít v potaz nedokonalost a generalizaci modelů, a to především co se týče regionálních či menších územních měřítek, nereflexování dalších abiotických faktorů pro výskyt a dobré odrůstání dřevin, jako jsou expozice, blízkost vodního zdroje či toku ovlivňující vlhkost půdy i ovzduší, možnou „inverznost“ lokality nebo aklimatizační a adaptační možnosti dřevin, například na základě epigenetických mechanismů aj. Navzdory predikcím (obr. 6.3.3) proto stále existuje naděje, že na

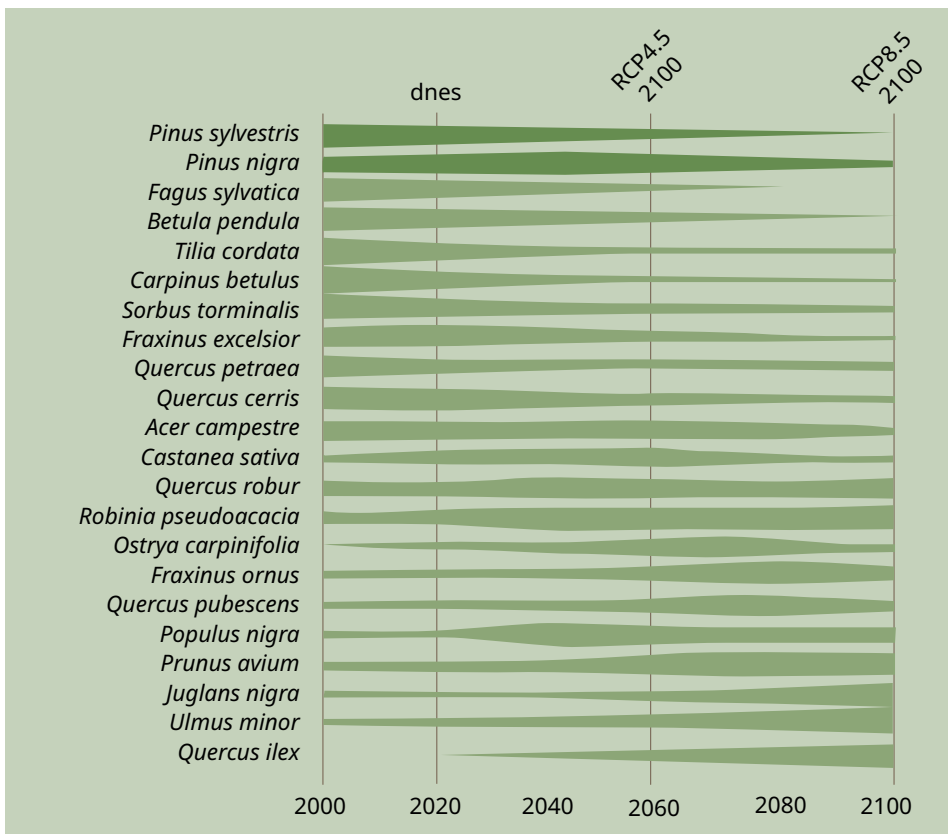
severně exponovaných svazích, ve žlebech či v inverzních údolích vyšších partií vrchovin bude možné smrk do konce století pěstovat i nadále, ovšem vždy ve formě smíšených porostů (od 5. lvs se zastoupením do 30 %, s vyšším lvs lze zastoupení zvyšovat). Pravděpodobně obdobně jako dub či jiné dřeviny nebudou tyto smrky dosahovat tak vzrůstných forem a dimenzí a jejich absolutní výšková bonita bude nižší. Za velmi nepříznivých, ale pro přežití snesitelných podmínek budou dřeviny na svých původních stanovištích dosahovat jen keřovitých vzrůstových forem. Rezervu v těchto predikcích je možné shledat také v tom, že není zohledněno, jak dřeviny reagují na změny podmínek a jak mění svoje vlastnosti (anatomickou i morfologickou stavbu, chemické složení atd.) i chování (fyziologické funkce, protektivní mechanismy, dynamiku a strategii růstu atd.) právě v reakci na narůstající koncentrace CO₂ v ovzduší, depozice dusíku apod.

Na druhou stranu s ohledem na to, že reálně zaznamenávaný nárůst průměrných ročních i sezónních teplot a nárůst počtu tropických dnů podle jiných zdrojů (data společnosti ASITIS, analýzy Euro-CORDEX, model SMHI RCA4) vykazují shodu trendu spíše s predikcemi za použití emisního scénáře RCP 8.5, tedy scénáře, který počítá s nejrychlejším tempem oteplování, je opravdu třeba vzít v úvahu velmi nepříznivé růstové podmínky a připustit zásadnější změny v druhové skladbě našich lesů i asistovanou introdukci. Problémem se jeví být hlavně aridita, tedy nedostatek vod (Fanta a Petřík, 2021 Cílek a kol., 2022). Z tohoto důvodu bude třeba přehodnotit kategorizaci lesů a upustit od prvořadé funkce dřevoprodukční (povede ke snížení podílu kategorie lesů hospodářských) na úkor funkce klimatické, vodohospodářské, meliorační či půdoochranné, což povede ke zvýšení podílu lesů zvláštního určení.

Jako příklad na základě více než šedesátiletého monitorování vývoje porostů v síti trvalých výzkumných ploch (TVP) na území Školního lesního podniku Masarykův les Křtiny lze uvést změny vhodných klimatických podmínek pro vybrané druhy dřevin pro TVP Babice z oblasti Jižní Moravy (obr. 6.3.4). S ohledem na skutečnost, že následujeme spíše trend změny klimatu dle scénáře RCP 8.5, je zřejmé, že dřeviny z horní poloviny grafu zde klimaticky vhodné růstové podmínky až zcela ztratí a naopak dřeviny z dolní poloviny grafu je zde již koncem tohoto století s vysokou pravděpodobností získají.

Současné sítě pro monitorování stavu lesa jsou založeny ponejvíce na tradiční inventarizaci a stanovení přírůstu (např. Národní inventarizace lesů nebo Inventarizace krajiny CzechTerra) nebo na hodnocení zdravotního stavu, výživy i chemismu prostředí (např. ICP Forests). Tyto přístupy jsou založeny na opakovaném manuálním sběru a záznamu dlouhodobých řad dat s četností opakování měření nejčastěji od jednoho do deseti let. Proto nejsou tato data schopna poskytnout dostatečně kontinuální informace o stavu a vývoji lesních ekosystémů v době, kdy probíhá rychlá a intenzivní změna podmínek prostředí vlivem klimatické změny. Nové technologie (např. *internet of things* – IoT) umožňují integrovaný sběr dat využitelný také v sektoru lesnictví. Technologie IoT zahrnuje nejen automatizovaný sběr dat pomocí senzorů, ale umožňuje také přenos těchto dat (téměř) v reálném čase (Zweifel a kol., 2021). Tyto nové technologické přístupy umožňují zakládat monitorovací sítě a systémy včasné výstrahy zaměřené na sledování růstové reakce dřevin na aktuálně se měnící podmínky prostředí, včetně například dopadů sucha. Sítě využívající tyto

nové technologie jsou budované po celé Evropě (Salomón a kol., 2022) a Česká republika v tomto ohledu není výjimkou. Příkladem je síť DendroNetwork ([box 3](#)).



Obr. 6.3.4 *Vhodnost klimatických podmínek pro pěstování dřevin pro rok 2100 pro Jiho-moravský kraj pro dva reprezentativní směry vývoje koncentrací skleníkových plynů – RCP 4.5, RCP 8.5. Použité scénáře: RCP 4.5 – střední emise – tzv. přechodný scénář budoucího vývoje, kdy emise nebudou striktně omezeny, ale zároveň bude regulován jejich růst; RCP 8.5 – vysoké emise – scénář s velmi vysokými emisemi oxidu uhličitého v budoucích letech, které nebudou nijak omezeny. (Upraveno podle: Mette et al., 2021, LWF– Bayerische Landesanstalt für Wald und Forstwirtschaft, projekt ASFORCLIC.)*

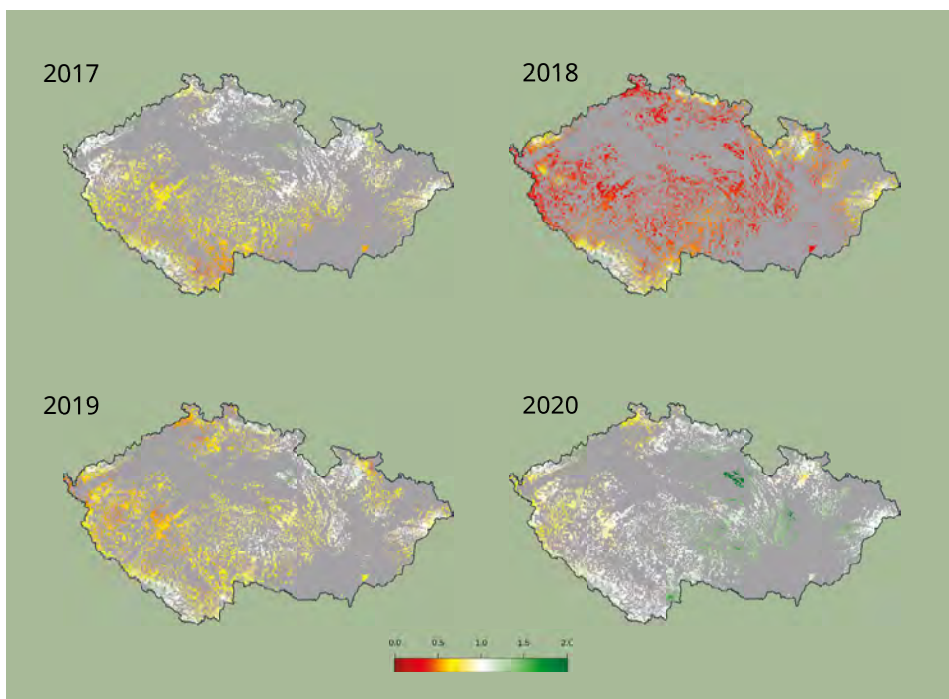
V současnosti se stal pro lesnictví globálním problémem stres suchem, přičemž sucho je pro dřeviny faktorem mortalitním. Přestože je smrk ztepilý (i většina ostatních domácích druhů dřevin) považován za dřevinu plastickou, schopnou se v rámci svých adaptačních strategií vypořádat se změnami prostředí, změna klimatu od roku 1990 je natolik rychlá a intenzivní, že si s ní dřeviny náročnější na vodu – zejména právě smrk – nedokážou poradit.

Box 3: DENDRONETWORK

Jedná se o výzkumnou a monitorovací síť, jejímž cílem je shromažďovat a analyzovat data s vysokým časovým rozlišením v celorepublikovém prostorovém měřítku (Krejza a kol., 2021). V současné době síť DendroNetwork (viz <http://dendronet.cz>) pojímá více než 90 výzkumných ploch a zahrnuje hlavní hospodářské dřeviny České republiky (smrk, borovice, buk a dub). Biologický monitoring stavu lesních ekosystémů představuje efektivní nástroj poskytující přehledné, časově a místně aktuální informace o stresu suchem, vitalitě a produkci lesních ekosystémů. Unikátnost této sítě spočívá v automatickém sběru dat a jejich online přenosu, což umožňuje kombinovat měření s jinými parametry v reálném čase a na základě toho modelovat a posuzovat aktuální situaci v lesních ekosystémech celé České republiky. Možné aplikace této sítě sahají od monitorování stromů pro běžné hodnocení rizika úmrtnosti, požárů, napadení škůdců až po kvantifikaci důležitých ekosystémových funkcí, jako je klimatická efekt nebo produkční funkce. Jedinečnost této sítě nespočívá pouze v prostorovém měřítku a frekvenci měření, ale především v rychlosti poskytování využitelných dat koncovému uživateli (téměř v reálném čase). Cílem je tedy zjištění aktuálního plnění vybraných ekosystémových funkcí a poskytnutí know-how pro rozhodovací procesy lesnického managementu. Aktuální informace o intenzitě působení stresu suchem ve spojení s vhodným prostorovým rozmístěním těchto přístrojů pomáhá odhalit kritické oblasti a umožňuje soustředění intenzivní pozornosti na tyto ohrožené oblasti. Výstupy biologického monitoringu sucha v lesních ekosystémech je možné využít pro kvantifikaci přímých škod suchem v lesním hospodářství. Tato platforma poskytuje unikátní a exaktní nástroj pro vymezení území a následnou možnost vyčíslení výše dotací za ztráty na produkci nebo omezení plnění ekosystémových služeb jako za přímé škody způsobené suchem v lesním hospodářství.

Výzkumné a monitorovací aktivity v rámci sítě DendroNetwork tak přinášejí další důkazy o tom, že mění se klimatické podmínky v České republice mají závažný vliv na zdravotní stav a pěstování smrku i dalších druhů dřevin. Poprvé se tak naskytla možnost kvantifikovat přímý vliv klimatických podmínek na ztrátu v produkci dřevin v lesním hospodářství České republiky. Intenzivní sucho mělo negativní dopad na plnění produkční funkce smrkových porostů, a to zejména v letech 2017–2019. Nevhodné klimatické podmínky (sucho) v letech 2017 a 2018 mělo za následek snížení přírůstu oproti měřením v roce 2016 (klimatické charakteristiky roku 2016 byly shodné s dlouhodobým normálem let 1961–2010) o 22 %, resp. 39 % na národní úrovni. Za ohrožené smrkové lesy bylo možné v roce 2018 považovat pouze část horských smrčín

v nadmořských výškách nad 900 m n. m. Ve srovnání s rokem „normálovým“ (rok 2016) bylo pozorováno snížení přírůstu až o cca 90 % v nižších nadmořských výškách. Přírůst v roce 2020 nebyl schopen kompenzovat ztrátu na produkci v letech předchozích. Kumulativní deficit míry plnění produkční funkce smrkových ekosystémů za období let 2016–2020 se na většině území České republiky pohyboval dle záznamů v intervalu -1 až -1,5, což znamená, že v tomto období byla zaznamenána ztráta v produkci více než jednoho průměrného ročního přírůstu smrkových porostů. Hranice mezi pozitivní a negativní reakcí na klimatické podmínky ve zmíněných letech se nacházela v intervalu nadmořských výšek 800–900 m. V nadmořské výšce klesající pod tuto hranici byl zaznamenán výrazný pokles v produkci těchto porostů. Pokles produkce je v úzkém vztahu s vitalitou a predispozicí těchto porostů k napadení sekundárními škůdci. Ukazuje se však, že sucho samo o sobě může v oblastech pod 800 m n. m. působit jako produkčně limitní, mortalitní faktor.



Obr. 6.3.5 Mapa plnění produkční funkce smrkových porostů v jednotlivých letech (2017–2020). Hodnota 1 značí stejnou výši produkce, jaké bylo dosaženo v referenčním roce 2016 (klimatická data shodná s dlouhodobým normálem 1961–2010; bílá barva). Hodnoty > 1 značí lokality s vyšší než průměrnou produkcí (zelená barva), naopak hodnoty < 1 odkazují na pokles produkce (žlutá až červená barva) oproti referenčnímu roku 2016. Šedá barva odkazuje na pozemky bez zastoupení jehličnatých lesů. (Upraveno podle: orig. autor.)

Pěstování smrku v nižších polohách tedy je a bude velmi riskantní, s téměř nulovou perspektivou ekologické stability a ekonomické rentability takového přístupu. Ve středních nadmořských výškách pak bude velmi náročné smrk zachovat a nezbytností bude adekvátní strategie managementu (např. volbou mikrostanoviště, vhodného zastoupení a smíšení). Výsledky (obr. 6.3.5) neidentifikují pouze lokality, kde je nevhodné smrk v jakékoli formě pěstovat, ale také lokality ekonomicky rizikové z důvodu ztrát. Nejlépe jsou tyto lokality patrné z měření v roce 2018 (obr. 6.3.5), kde smrkové porosty v nadmořských výškách nad 900 m n. m. vykazovaly normální či slabě nadprůměrný přírůst. Naopak smrkové lesy pod touto kritickou nadmořskou výškou vykazovaly pokles produkce přímo úměrný klesající nadmořské výšce. Smrkové porosty v těchto lokalitách zcela přestávají plnit produkční funkci. Roční přírůst dříví, resp. šířka letokruhu, je parametr, který úzce souvisí s celkovou produkcí a konečným výnosem z prodeje dříví, jako hlavními položkami příjmu finančních prostředků v lesním hospodářství.

6.3.3 Vliv zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ na lesní dřeviny a možné konsekvence

Jak je to konkrétněji s možným přizpůsobením se lesních dřevin stresu způsobenému navýšeným CO₂ v atmosféře? Experimentů s uměle navýšenou vzdušnou koncentrací CO₂ v atmosféře probíhá spousta v různém měřítku, sazenice – strom – porost, a to díky používaným technologiím od větrových vaků, růstových komor, komor s otevřeným vrchem, skleníků s nastavitelnými okny až po tzv. face systémy, kdy je přímo do prostoru lesa systematicky vstřikován plynný CO₂ s testovanými koncentracemi nejčastěji mezi 550–750 ppm. Tyto koncentrace byly totiž predikovány s největší pravděpodobností pro konec 22. století v 90. letech minulého století, kdy se s experimenty v mnoha zemích začínalo, na téměř 150 druzích dřevin. Novější predikce uvádějí až 900 ppm (Luthi et al., 2008).

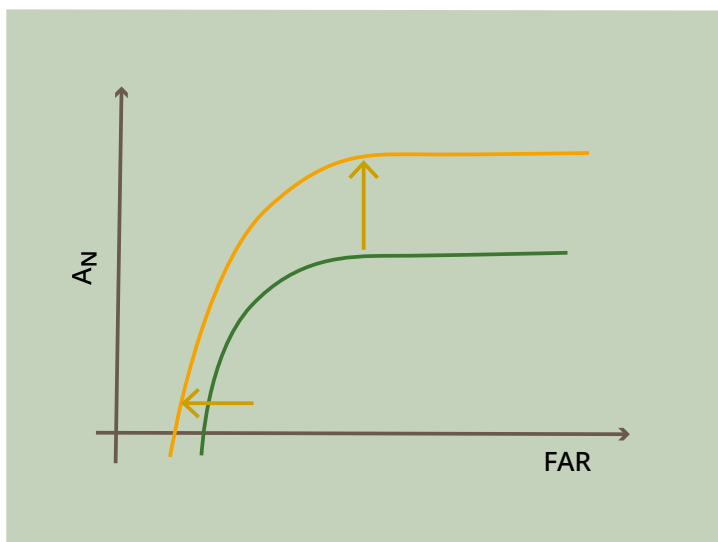
Reakce lesních dřevin na navýšenou vzdušnou koncentraci CO₂ probíhá jak na biochemické, tak na morfologické úrovni (Urban, 2003). Tyto reakce probíhají v jisté posloupnosti časoprostorového měřítka (tab. 6.3.3). Lze je rozdělit na primární – kdy probíhají změny na úrovni biochemických, enzymatických a fyziologických reakcí –, na sekundární – kdy již dochází k aklimaci (dočasnému přizpůsobení neovlivňujícímu genom) – a na terciární, kdy již dochází ke změnám růstu, morfologie orgánů a adaptaci v pravém slova smyslu.

Tab. 6.3.3 Časoprostorová odezva různých úrovní ekosystému na změnu faktoru prostředí – navýšenou vzdušnou koncentraci CO₂.

	Sekundy / minuty	Hodiny / dny	Týdny / měsíce	Roky / desetiletí	Století
Buňka	aktivace enzymů, fluorescence, karboxylace	kinetika enzymů, struktura organel	aklimace buněčných procesů		
List/výhon		asimilace, transpirace, stomatální reakce	aklimace, asimilace, fenologie		
Strom			růst, alokace C, přísun živin, kořen/výhon	vlastnosti koruny, větvení, kompetice, těžební index	
Porost		fotosyntetické, transpirační a radiační vlastnosti korunové vrstvy	přísun živin, efektivita využití vody, produkce	struktura korunové vrstvy	
Ekosystém				výnos, obměty, vodní bilance	přirozený výběr, využití půdy, druhová skladba

Zvyšování vzdušné koncentrace CO₂ ([CO₂]) jako substrátu pro fotosyntézu vede u lesních dřevin ke zvýšené rychlosti fotosyntézy a produkci asimilátů. Nahromadění asimilátu v listoví však může způsobit snížení fotosyntetické kapacity (především u jehličnanů) a může zpětně zasahovat i do vlastní funkce chloroplastů porušením tylakoidní membrány nebo znesnadňováním výměny metabolitů a plynů difuzí mezi chloroplastem a cytosolem. Toto funkční narušení, označované jako tzv. aklimační deprese fotosyntézy, vzniká pravděpodobně kvůli chybějícímu aktivnímu spotřebiči, tzv. sinku, a nahromadění asimilátů (cukrů a škrobů) v listoví. Schopnost jejich rozvedení a spotřeby v rostlinném těle je stimulována aktivním růstem a tvorbou sekundárních struktur (větvení, kořenů apod.), tedy morfologickou změnou. Pouze pokud je morfologická změna vyvolaná vyšší produkcí asimilátů větší než změna biochemická, dochází k dlouhodobému udržení vysokých rychlostí asimilace a asimilační kapacity (Luo et al., 1999). Aklimační deprese se výrazně a brzy rozvíjí především u jehličnanů. Listnáče jsou totiž více růstově stimulovány každoroční náhradou veškerého asimilačního aparátu (což funguje jako sink). Zaznamenáno je také rozdílné působení zvýšené [CO₂] na slunný a stinný asimilační aparát, kdy je velmi výrazně

stimulován slunný typ (Lhotáková et al., 2012). Výsledky experimentů potvrdily počáteční hypotézy, že dlouhodobé působení zvýšené $[\text{CO}_2]$ stimuluje fotosyntetickou produkci stinných letorostů (jako by CO_2 nahrazoval světlo), ovšem ještě výrazněji navyšuje denní průběh asimilace CO_2 při slunečních ozářenostech nad $250 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ slunného typu listoví (Špunda et al., 2005). Schematicky lze zobrazit popsanou stimulaci fotosyntézy působením zvýšené $[\text{CO}_2]$ následující křivkou (obr. 6.3.6).



Obr. 6.3.6 Stimulace světelné křivky fotosyntézy zvýšenou koncentrací CO_2 v ovzduší (např. u smrku ztepilého). AN – rychlost asimilace CO_2 v procesu fotosyntézy, FAR – intenzita dopadající fotosynteticky aktivní radiace. Zelená křivka – průběh rychlosti fotosyntézy v závislosti na FAR při běžné koncentraci CO_2 v ovzduší (cca 350 ppm), žlutá křivka – průběh rychlosti fotosyntézy v závislosti na FAR při navýšené koncentraci CO_2 v ovzduší (cca 700 ppm). (Upraveno podle: orig. autor.)

Je patrné (obr. 6.3.6, znázorněno žlutými šipkami), že kompenzační bod ozářenosti (bod, v němž křivka rychlosti fotosyntézy protíná osu X, tj. v němž jsou vyrovnány ztráty respirací příjmem asimilací) se mírně posouvá k nižším ozářenostem vlivem zvýšené $[\text{CO}_2]$ a také že v oblasti s vyšší intenzitou dopadající fotosynteticky aktivní radiace rychlost asimilace narůstá až dvojnásobně při vyšší vzdušné koncentraci CO_2 . To může v lesnické praxi vést k dvojitmu závěru: 1) bude možné pěstovat porosty s mírně větší hustotou a 2) probírkový zásah, prosvětlení porostu, pěstování řídkých porostů bude mít větší růstově-stimulační efekt na uvolněné jedince v porostu. S ohledem na sucho a potřebu zvýšit podíl čistých porostních srážek se jistě bude v praxi třeba přiklonit k bodu 2.

Výsledky experimentů kultivace dřevin při zvýšené vzdušné koncentraci CO₂ lze přehledně shrnout následovně:

Vliv zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ na fotosyntézu:

- rychlosti fotosyntézy, až na nepatrné výjimky, jsou vyšší,
- účinnost využití slunečního záření je vyšší,
- kompenzační ozářenost (tj. intenzita záření, při níž rychlost asimilace uhlíku kompenzuje ztráty respirací) se sníží, dochází k prodloužení „fotosyntetického dne“,
- hranice kompenzační ozářenosti se posouvá do nižších částí korunové vrstvy porostu,
- výskyt aklimační deprese fotosyntézy (box 4) při nedostatku minerálních živin a nízkých teplotách okolí rostlin (není sink pro asimiláty),
- rozdílná kvantitativní reakce druhů, změna kompetice mezi druhy,
- pozitivní důsledky na produkci dřeva i potravin.

Vliv zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ na dýchání (respiraci):

- pokles respirace během dne i noci,
- celková respirace však vlivem většího množství biomasy může být vyšší.

Vliv zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ na účinnost využití vody:

- zvýší se až dvojnásobně,
- sníží se vodivost průduchů pro vodní páru až o 40 %,
- sníží se rychlost transpirace na jednotku plochy průřezu kmene,
- sníží se ztráty vody na jednotku plochy listu i půdy,
- zlepší se vodní režim, což je příznivé pro všechny druhy,
- klesá hustota průduchů,
- celková transpirace však může být větší vlivem zvětšení celkové listové plochy (i jemných kořenů).

Vliv zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ na rašení pupenů:

- některé druhy dřevin budou ovlivněny (dřívější nástup rašení, nejčastěji o 2–10 dnů), některé ne,
- následný prodlužovací růst může být buď mírně opožděn, nebo naopak urychlen (\pm 1–2 týdny).

Vliv zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ na růst:

- je pozitivní,
- celková produkce biomasy je vyšší v průměru o 33 %,
- významně vyšší růst kořenů (zejm. jemných),
- pozitivní ovlivnění půdních mikroorganismů (včetně bakterií fixujících dusík a mykorrhizních hub),
- zvýšené odnožování travin (i obilnin),
- rychlejší růst a dřívější zralost,

- větší výška a listová plocha bylin a travin,
- změna struktury a fyziologie plodin, větší rostliny, zvýšené hromadění sacharidů,
- zvýšení sklizňového indexu.

Spolupůsobení zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ a vnějších stresů:

- pozitivní vliv na růst je zesilován vyšší teplotou,
- snižuje se nepříznivý vliv vodního stresu (vyšší koeficient využití vody – množství vody spotřebované na tvorbu jednotkového množství biomasy, větší kořenový systém),
- zvyšuje se nepříznivý vliv nedostatku minerálních živin,
- nepříznivé účinky atmosférických polutantů jsou sníženy přivřením průduchů,
- rozdílné interakce s kompetujícími biologickými systémy (plevele, hmyz, patogeny).

Vliv zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ na složení rostlinného těla:

- snížení obsahu N v pletivech, tedy vyšší hodnoty C/N,
- změny exsudátů na povrchu kořenů, mění se druhové zastoupení půdních organismů, hub (basidiomycety/aktinomycety).

Výsledky pěstování lesních dřevin ve zvýšené vzdušné koncentraci CO₂:

<i>jehličnany</i>	<i>/průměrná hodnota, rozpětí/</i>
• tloušťka kmene/větvi	+ 12 %, 0 % až + 33 %
• délka větvi	+ 25 %, - 16 % až + 53 %
• počet větvi	+ 39 %, 0 % až + 110 %
• biomasa	+ 38 %, 0 % až + 95 %
• rychlost fotosyntézy	+ 40 %
• listová plocha	+ 24 %, - 14 % až + 81 %
• kořen/výhon	+ 10 %, - 10 % až + 57 %

listnáče

• tloušťka kmene/větvi	+ 41 %, + 0 % až + 175 %
• délka větvi	+ 33 %, - 21 % až + 137 %
• počet větvi	+ 36 %, 0 % až + 122 %
• biomasa	+ 63 %, 0 % až + 290 %
• rychlost fotosyntézy	+ 61 %
• listová plocha	+ 33 %, 67 % až + 132 %
• kořen/výhon	+ 9 %, - 35 % až + 74 %

Pokusíme-li se generalizovat dosažené výsledky účinkových studií, je možno říct, že více budou ze zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ profitovat listnaté dřeviny, z nich pak především ty rychle rostoucí (např. topoly, vrby). Nicméně i jehličnaté dřeviny mohou být pozitivně stimulovány k vyšším přírůstkům, především četnějšími a intenzivnějšími probírkovými zásahy.

Jak budou reagovat naše hlavní hospodářské druhy dřevin? Například borovice lesní bude nejspíše rašit o 6–9 dnů dříve než v současnosti, ale to zejména vlivem zvyšující se teploty. Stejně tak bude díky vyšší teplotě delší růstová sezóna. Zvýšenou koncentrací CO₂ v ovzduší bude stimulována fotosyntéza, respirace poklesne, dojde ke zvýšení efektivity využití světla, avšak jako u většiny jehličnanů poklesne fotosyntetická kapacita (box 4) z důvodu limitace dostupnosti dusíku v půdním substrátu. Relativní i absolutní tloušťkový přírůst kmene bude stimulován, dojde až k cca 55% přírůstu celkové biomasy a 45% přírůstu objemu kmene vlivem vyšší koncentrace CO₂ v ovzduší. Smrk bude rašit o 2–3 dny dříve, následný prodlužovací růst letorostů však bude během prvních 2–3 týdnů až expanzivní, přestože jejich konečná délka se po ukončení dlouhivého růstu nebude lišit od té současné. Jako alternativní sink vytváří smrk sekundární kořenovou strukturu s výraznou podporou tvorby jemných kořenů (až o 60 %), které zabezpečují přísun vody a živin. U buku lesního nebude ovlivněna doba rašení, doba olistění bude o 5–6 dní delší, avšak s dřívějším nástupem žloutnutí listoví. Vlivem zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ bude opět stimulována fotosyntéza a respirace poklesne, stejně tak bude snížena i průduchová vodivost. Výrazněji bude docházet k tvorbě jánských výhonů, které takto poslouží jako alternativní spotřebič asimilátů (čímž nedojde k aklimační depresi - box 4). Výškový i tloušťkový přírůst bude stimulován, a to zvláště v synergii se zvyšující se teplotou. Produkce biomasy bude na kyselých půdách zřejmě nižší, větší přírůst lze očekávat na živnějších stanovištích a bazických substrátech.

Box 4: AKLIMAČNÍ DEPRESE FOTOSYNTÉZY, FOTOSYNTETICKÁ KAPACITA

Aklimační deprese fotosyntézy je snížení rychlosti fotosyntézy po její prvotní stimulaci díky hromadění asimilátů v listoví, které rostlina neumí rozvést po svém těle, a tyto svým nahromaděním omezují výměnu látek a propustnost buněčné stěny nebo ji přímo mechanicky narušují (např. tvorbou velkých škrobových zrn).

Maximální rychlost fotosyntézy vyjadřuje množství fotosyntetických pigmentů a enzymů v listu. Je ukazatelem fotosyntetické kapacity v listu. Čím větší je maximální rychlost fotosyntézy, tím větší je fotosyntetická kapacita rostliny.

Velikost přírůstků biomasy listnatých i jehličnatých dřevin se rapidně zvyšuje s lepší dostupností dusíku v půdním substrátu. Naopak nedostatek dusíku může být výrazným limitujícím faktorem růstu v podmínkách zvýšené vzdušné koncentrace CO₂. Obsah a dostupnost dusíku v půdě, případně dalších živin (fosforu aj.), tak bude nejen hlavním mezidruhovým kompetičním faktorem, ale rovněž faktorem

řídícím přírůst (kořeny vs. nadzemní biomasa) (srovnej s [kap. 6.5](#)). Následně bude proto muset v praxi zřejmě dojít k přehodnocení bonit jednotlivých druhů dřevin na daném stanovišti. Dalším faktorem akcelerujícím růst je zvyšující se kapacita existujícího spotřebiče (sinku) nebo tvorba alternativních spotřebičů (např. sekundární větvení). Tvorba těchto spotřebičů je pak dána především hustotou porostu. Silným nástrojem lesníka k úpravě těchto vztahů je pak právě pěstební – probírkový – zásah. Velkým spotřebičem asimilátů při tvorbě biomasy je kořenový systém, jehož rozrůstáním se rostlina snaží zabezpečit především příjem vody a živin z půdního substrátu. Zvětšením kořenového systému (délkou i biomasou kořenů) by zdánlivě mohlo dojít zároveň ke zvýšení mechanické stability (resp. ukotvení) dřevin. Bohužel riziko vývrátů nebude tolik sníženo, neboť stimulována je především tvorba biomasy jemných kořenů (do 2 mm v průměru), zatímco mechanickou stabilitu zabezpečují kořeny tlustší (nad 2cm). Větší kořenový systém (a podíl jemných kořenů) spolu s lepším využitím vody v procesu tvorby biomasy v podmínkách zvýšené vzdušné koncentrace CO₂ (např. přivřením průduchů) bude u lesních dřevin spojen s větší šancí čelit vodnímu stresu v obdobích přísušku. Biomasa rostlinných orgánů bude narůstat rychleji než jejich objem. Bylo shledáno, že plošný poměr mezi tloušťkou buněčné stěny a lumenem buňky xylému vzroste, a to především u jarního dřeva. Lze tak očekávat zvyšování kvality, hustoty a pevnosti dřeva. U dřevin, jako je například smrk ztepilý, borovice lesní, dub letní či třešeň ptačí, bylo prokázáno navýšení počtu i velikosti buněk (tracheid, popř. trachejí) v příčném průřezu kmene, zvýšení tloušťky jejich buněčné stěny a snížení počtu pryskyřičných kanálků. Hustotu dřeva pak lze ještě více ovlivnit přihnojováním dusíkem. To vše ovšem platí, pokud nebudou fotosyntéza a další fyziologické procesy limitovány nedostatkem některého z prvků v půdním prostředí či nedostatkem vody. Ohledně nedostatku prvků nebudou v následujících desetiletích problémy se zásobami dusíku (díky depozici v některých oblastech), problémy přinese spíše nedostatek fosforu a jiných prvků (podrobněji viz [kap. 6.5](#)).

Z hlediska zakládání a pěstování lesních porostů bude nástup doby rašení méně ovlivněn zvýšenou koncentrací CO₂ v ovzduší než zvýšenou teplotou, která tento proces ovlivňuje především. Následný růst (zejména listoví a letorostů) bude však mnohem expanzivnější než doposud. V souvislosti s globální změnou klimatu bude nutné přehodnotit podmínky pro vylišení lesních vegetačních stupňů v naší republice a z hlediska změn mezidruhových interakcí i pro lesnickou typologii. Ekvivalence našich domácích druhů dřevin je poměrně široká, globální změnou klimatu budou proto ohroženy prvotně ty druhy dřevin, které se již dnes nacházejí na nevhodných stanovištích. Z výše uvedeného přehledu vyplývá, že bude zřejmě výhodné pěstovat spíše listnaté dřeviny, a to rychle rostoucí. Z hlediska potřeby dlouhodobé akumulace uhlíku v celém lesním ekosystému bude však stále vhodné pěstovat i pomalu rostoucí dlouhověké, stín-snášející dřeviny. Zásadní pro udržení uhlíku v půdě je totiž upustit od pasečného způsobu hospodaření a půdu ponechávat vždy do jisté míry „krytou“.

Výše zmíněné změny prostředí a jejich vliv na lesní ekosystémy vedou k redukcím různých lesnických adaptačních opatření. V posledních letech se například setkáváme s vysokými teplotami vzduchu a přísuškem již v časném jarním období.

Proto vyvstává potřeba přehodnotit vhodnost jarní výsadby. Při pasečném hospodaření u zakládajících kultur lze předpokládat nutnost intenzivnějšího boje s buřením a v souvislosti s ochranou lesa s vyšším výskytem především savého hmyzu (mšice, svlušky, korovnice, puklice apod.). I ze stručného výčtu rizikových faktorů je zřejmé, že pro lesy a lesnictví v České republice bude jedním z nejvýznamnějších úkolů zachování stability porostů a dostupnosti vody. Soubor všech opatření by byl velmi rozsáhlý, ale ta nejdůležitější lze stručně shrnout. Řada z nich je společná pro mnoho zemí Evropy (Čermák a kol., 2016).

Adaptační opatření v lesnictví:

- zalesňování, udržení minimálního pokryvu stromové vegetace 40 % pro udržení vyrovnané vodní bilance v krajině,
- eliminace holých sečí, a tím eliminace možností vzniku a působení mikroklimatických extrémů na ploše, využití přírodě blízkých nepasečných či maloplošně pasečných (velikost paseky do cca 0,2 ha) hospodářských postupů,
- podpora přirozené obnovy (z hlediska využití nevhodnějších mikrostanovištních podmínek pro odrůstání jednotlivých stromů v porostu; dobrého rozvoje jejich kořenového systému podporující mj. mechanickou stabilitu a zásobování vodou a živinami; podpora genetické diverzity a adaptace),
- zvýšení adaptačního potenciálu diverzifikací struktury porostu a genofundu, při umělé obnově a při výchově podpora či výběr vůči stresu tolerantních a/ nebo adaptabilních druhů dřevin (a jejich sort/ekotypů) ke klimatickým extrémům (řízená introdukce v posloupnosti volby druhů dřevin: geograficky blízké, vzdálené, nepůvodní),
- zvýšení druhové diverzity dřevin v porostech (minimálně 3–5, lépe více druhů dřevin z důvodu rozdílné rezistence, rezilience vůči působení stresu a ekologických nároků dřevin) a udržení nebo rozšíření genofundu.
- zvyšování strukturální diverzity porostů (přestavby, pěstování různověkých porostů) s rozvojem a udržováním nejen horizontálního, ale i vertikálního zápoje a s tím spojená eliminace degradace půdy a ztráty uhlíku z ekosystému,
- zvýšení odolnosti jednotlivých stromů k biotickým a abiotickým stresovým faktorům (silnější výchovné, především úroňové, zásahy; pěstování dlouhých korun; vhodný stíhlostní kvocient; větší růstový prostor pro jednotlivé stromy),
- přeměna, převod, přestavba vysoce rizikových porostů (předčasná obnova s využitím skupinové seče nebo náseku),
- snížení doby obmýtí, prodloužení obnovní doby, časnější začátek obnovy porostů (mladí jedinci jsou přizpůsobivější, podpora urychlení adaptace),
- péče o porostní okraje (jako ochranné zóny), zpevňovací seče,
- podpora biodiverzity, infiltrace a retence vody, ukládání uhlíku do lesních ekosystémů, využití dřeva jako unikátní obnovitelné suroviny,
- rozvoj monitorovacího systému zdravotního stavu lesa, populace zvěře, eliminace škod způsobených zvěří a předcházení vzniku gradací a šíření hmyzích škůdců, vaskulárních mykóz, chorob atd.,
- revize typologického systému.

V návaznosti na tato doporučení je třeba neustále rozvíjet monitorovací systém zdravotního stavu lesa, populace zvěře, eliminovat škody způsobené zvěří a preventivními opatřeními předcházet vzniku gradací a šíření hmyzích škůdců, vaskulárních mykóz, chorob atd.; revidovat typologický systém v návaznosti na nevratně se měnící půdní a klimatické podmínky a také ekologické nároky a konkurenční vztahy dřevin; podporovat zalesňování zemědělské půdy i pěstováním rychle rostoucích druhů dřevin a agrolesnictví a zavádět v krajině další opatření zejména pro zvýšení retenční kapacity a zachování pozitivní či vyrovnané vodní bilance (Cílek a kol., 2022; viz také <https://uzpl-fraxinus.mendelu.cz/index.php/forrisk>, www.klimatic-kazmena.cz/cs/adaptace/lesnictvi/).

6.4 KDYŽ SE Z ORGANISMU STÁVÁ ŠKŮDCE

Petr Martinek

6.4.1 Úvod do problematiky a vysvětlení pojmu „škůdce“

Na začátku této kapitoly je nutné zmínit jednu důležitou skutečnost, a to, že pojem „škůdce“ je ze své podstaty uměle vytvořený, byť lidmi často používaný termín. Označuje se tak organismus, který člověku jakýmkoliv způsobem komplikuje jeho činnost či mu při ní vadí. Dominantně je tento termín používán pro přenašeče nemocí jak mezi lidmi, tak například mezi hospodářskými zvířaty. Velmi často se jím označují i druhy organismů, které způsobují značné ohrožení zemědělské, resp. lesní, produkce a funkcí lesních porostů. S vědomím této skutečnosti tedy můžeme zavést pojem „lesní škůdce“. Jedná se o organismus, který působí škody lesnímu hospodářství ve velkém rozsahu. Také z pohledu ochrany lesa, jako praktického i vědního oboru, je znám termín „poškození stromu“, které může být způsobené například značným vlivem obratlovců, hmyzu, roztočů či houbovými, bakteriálními a virovými chorobami. Podobně to lze chápat také u poruchy fyziologických struktur či procesů dřeviny, při nichž dochází ke zhoršování vývoje stromu, jeho produkce nebo jakosti, pokud je vyvolána působením výše zmíněných organismů. Pro potřeby následující kapitoly se tematicky zaměříme na skupinu hmyzích škůdců lesa, jejichž studium má z pozice lesního provozu nejobsáhlejší historii (škody způsobené drobnými zemními savci viz [kap. 4.5](#)). Hmyz je rovněž skupinou organismů, která dokáže působit škody na největších plochách a s nejvyššími negativními efekty na lesní ekosystémy nejen ve střední Evropě. Je ale třeba poznamenat, že takto působí na lesní komplexy jen velmi málo druhů hmyzu.

Aktivita hmyzu, která způsobila fyziologickou poruchu stromu, může u dřeviny způsobit rovněž intenzivní změny morfologických a anatomických vlastností. Tím se výrazně snižuje upotřebitelnost (například využitelnost dřeva jako suroviny pro výrobu) a funkčnost dřeviny (například při výrazném poškození listového aparátu dojde k poklesu primární produkce poškozeného stromu nebo funkční potenciál u dřeviny nastoupí významně později či vůbec). Pokud se tematicky zaměříme na lesní prostředí a lesní škůdce, aktivita lesního škůdce může podstatně narušovat roli dřevin a jejich funkčnost v lesních porostech, čímž tato skupina druhů ovlivňuje všechny funkce lesů v lesním hospodářství a všech navazujících odvětvích. Hmyz dokáže svým působením na lesní ekosystémy vyvolat intenzivní tlak a v mnohých případech tyto ekosystémy buď zásadně mění, nebo významně limituje jejich produkci. Za jistých okolností dokáže aktivita některých druhů hmyzu způsobit intenzivní změnu všech funkcí lesních porostů na určitém místě. V podmínkách střední Evropy jsou v posledních letech takto vnímáni především podkorní zástupci kůrovců na jehličnatých stromech a pro budoucí období představují skupinu hmyzu s potenciálně

nejsilnějším vlivem na ekosystémy nepůvodní druhy škůdců. Hmyz je skupina organismů, která může vystupovat jako jeden ze základních škodlivých činitelů v lesním prostředí, což opět vede k pojmenování některých druhů hmyzu výrazem „škůdce“.

Základní vlastností škodlivého činitele je přítomnost jeho kvalitativních a kvantitativních znaků. Kvalitativním znakem máme na mysli vlastní charakter působení škodlivého činitele. Kvalitativní znak určuje způsob, jakým se činitel projevuje a čím ovlivňuje dřevinu. U fytofágního druhu hmyzu je to způsob, jak žírovou či vývojovou aktivitou poškozuje pletiva sledovaného stromu. Na druhou stranu kvantitativní znak definuje míru významnosti škodlivého činitele, tedy význam druhu dle jeho tendence se přemnožovat čili zvyšovat sílu své populace v krajině. V zásadě jde o určující znak hospodářské významnosti činitele, resp. škodlivého druhu, a tím jeho škodlivosti. Odborníci na ochranu lesa stanovili hranici, od které je definovaný činitel považován za škodlivého činitele. Takovým prahem je tzv. kvantitativní úroveň zátěže, což je hodnota, od níž jsou škody v ekosystému pozorovatelné.

Na působení hmyzu na dřevinu nelze pohlížet jednostranně. Protože velká druhová pestrost organismů v ekosystému je prvkem stability, a je tedy žádaná, není možné na jakoukoliv přítomnost druhů hmyzu s fytofágní trofickou aktivitou pohlížet jako na škodlivou či nepřijatelnou. Je důležité si říci, že s mírou poškození stromu či lesního porostu škůdcem intenzivně souvisí právě stav stromu či lesního porostu, proto je tato problematika bezprostředně spojena s pojmem **dispozice stromu** či **dispozice lesního porostu**. Na tento termín navazuje také pojem **rezistence stromu** či **lesního porostu vůči poškození** (více viz [kap. 6.1](#)). Tyto dva pojmy mají v ochraně lesa důležitou roli, neboť například dispozicí míníme vnímavost dřeviny vůči vlivům působícím negativně, jako je třeba aktivita škůdce. Dispozice je geneticky i ontogeneticky podmíněná vlastnost dřeviny či lesních porostů citlivě reagovat na přítomnost aktivity některého škodlivého činitele. Na druhou stranu je odolnost (rezistencí) stromu chápána schopnost odolávat nepříznivým vlivům prostředí, jež působí na dřevinu, resp. na lesní porost. Vyšším stupněm odolnosti je tzv. imunita, která představuje přirozenou nebo získanou nevnímavost vůči negativně působícím faktorům. Je to v podstatě stav fyziologické povahy, který zamezuje rozvoji škod u sledovaného stromu. Z uvedeného vyplývá, že interakce živočišného druhu s lesní dřevinou či s lesními porosty může vyvolat škodu jen za určitých okolností. O intenzivním vlivu škůdce lze hovořit pouze v případě, že se k přítomnosti škodlivě působícího druhu připojí podmínky prostředí, které jsou pro něj příznivé. Jde o stav stromu či lesních porostů, kdy je přítomna silná dispozice k poškození dřevin škůdcem. Takové situace nastávají například díky projevům klimatické změny, kdy dřeviny na tuto změnu reagují podstatně déle než samotný (např. škodlivý) druh hmyzu. Další okolností, která zásadně zvyšuje dispozici lesních porostů k citlivému reagování na aktivitu škůdců, je charakter a intenzita lesního hospodaření. Obecně lze říci, že se vzrůstající intenzifikací hospodaření (nerespektováním hydrických, nutričních, ekologicky specifických podmínek prostředí a dřevin, zaměřením se pouze na úzké spektrum dřevinných taxonů pro pěstování, malou heterogenitou porostních podmínek apod.) bude potenciál druhů působit škody v lesním hospodářství intenzivnější. V případech, kdy součtem všech prvků (optimálního poměru samců a samic, případ-

ně existence jiných principů produkce potomstva apod.) dojde k nárůstu populační hustoty druhu či skupiny druhů (škůdců) a zároveň tyto druhy budou mít vhodné podmínky pro svoji aktivitu, začnou se vyskytovat škody (rozsáhlejšího charakteru) na lesních porostech. Za vhodné podmínky pro aktivitu škůdců můžeme označit například dostatečné množství živých dřevin ve stavu a četnosti, která přesně odpovídá nárokům předmětných škůdců. Důležité pro rozvoj populací škůdců jsou také podmínky prostředí (teplotní, vlhkostní apod.) a limitace či absence autoregulačních mechanismů prostředí. Stav, který vznikne synergií pro škůdce příznivých okolností, vede škůdce k aktivitě v intenzivním rozsahu a je definován jako „kalamita“.



Obř. 6.4.1 Ukázka vlivu škůdce na lesní porosty – *Ips typographus* (Kraj Vysočina, rok 2019). (Foto: P. Martinek.)

Takové epizody (kalamity) byly a jsou součástí lesního hospodářství (s ohledem na jeho minulou a dosavadní podobu). Z historie 18., 19. a 20. století lze zmínit velké kalamity, které proběhly v lesních porostech i na území českých zemí. Na těchto kalamitách se významně podílely hmyzí druhy klasifikované jako škůdci. Ve druhé polovině 19. století například došlo na Šumavě po vichřicích a polomech k rozsáhlému přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), v první polovině 20. století se v okolí Třeboňska intenzivně namnožila bekyně mniška (*Lymantria monacha*) a v sedmé dekádě 20. století byly zejména smrčiny pod intenzivním akutním tlakem imisního zatížení destruovány přemnožením lýkožrouta smrkového a obaleče modřínového (*Zeiraphera griseana*). Nejen tyto výše uvedené epizody však byly příčinou adaptace lesního provozu na kalamitní události, čímž přispěly k rozvoji a aplikaci nových směrů a metod ochrany lesa. Tyto metody v mnohých případech definují důležitost účinné prevence, tedy předcházení rizikovému chování škůdců, a jsou zaměřeny především na:

- druhovou bohatost při obnovování lesních porostů,
- respektování stanovištních nároků využívaných dřevin i v delších časových horizontech,
- udržování či tvorbu strukturální heterogenity lesa při výchově i obnově,
- efektivní kontroly škodlivých činitelů,
- využití ekologicky šetrných obranných zásahů.

Box 1: HISTORIE KALAMIT PŮSOBENÝCH HMYZEM NA ÚZEMÍ ČESKÉ REPUBLIKY

V historických pramenech se dočteme o vlivu některých abiotických škodlivých činitelů, jako jsou bořivé větry, těžký sníh a námraza, ale také se zde dají dohledat záznamy o působení hmyzu (brouků, housenek motýlů, rovnokřídlých apod.). Historicky nejsledovanějším škodlivým biotickým činitelem je kůrovec, resp. lýkožrout smrkový – *Ips typographus*. Tento druh má záznam o první gradaci na území českých zemí již z konce 18. století, a to v oblastech Krušných hor, Křivoklátska a Plzeňska. Další údaje, které jsou již informačně bohatší, máme z let 1821 a 1833, a to z oblasti Jeseníků, kde byla kalamita lýkožrouta smrkového vázána na rozsáhlé větrné polomy. Také ve druhé polovině 19. století byl kůrovec aktivní ve velkém rozsahu po velkých větrných smrštích, a to konkrétně na Šumavě v letech 1868–1878. U těchto gradací byly zaznamenány i informace o množství vytěženého dříví, a tak si můžeme udělat lepší představu o celkových škodách vyvolaných těmito epizodami. Při zmíněných kalamitách dosahoval objem kůrovcem poškozeného dříví zhruba 5–7 (11) milionů m³ a vzniklo cca 100 000 ha aktivních kůrovcových ploch. Na tomto případě můžeme zaznamenat intenzivní souběh několika faktorů:

- přítomnost labilních lesních porostů s dominancí smrku,
- velký zásah bořivého větru,
- nemožnost včasného zpracování zasažené hmoty,
- namnožení kůrovce na disponibilní smrkové hmotě.

Z výše uvedeného je zřejmé, že k přemnožení lýkožrouta smrkového docházelo dominantně v horských podmínkách. Tento trend vydržel až do druhé poloviny 20. století. Ještě v letech 1945–1952 probíhala gradace kůrovce dominantně v horských oblastech, které obklopují naši republiku (v Krkonoších, Jeseníkách, Orlických horách apod.) a na Třeboňsku. První kůrovcová kalamita, která zasáhla smrkové porosty v nižších polohách, je situována do 80. let 20. století.

Tato kalamita byla způsobena opět souběhem více faktorů, a to kombinací intenzivního sucha v letech 1982 a 1983 a následného namnožení kůrovce, kdy navíc nedocházelo k časnému zpracování pro kůrovce atraktivního dřeva (nezpracované polomy z let 1983 a 1984, čerstvé souše apod.). V letech 1983–1988 bylo evidováno poškození celkem 6,65 milionu m³. Další gradace lýkožrouta smrkového byla evidována mezi lety 1993–1996. Došlo při ní k poškození smrkového dříví na podobné úrovni (cca 6,75 milionu m³). Poslední samostatně chápaná gradace lýkožrouta smrkového začala v roce 2003 a trvá doposud (rok 2023). Ve sledovaném období došlo k vytěžení desítek milionů m³ kůrovcového smrkového dříví, což se intenzivně projevuje na zastoupení dřevin i v celorepublikovém měřítku. Začátek této gradace lýkožrouta byl opět způsoben souběhem faktorů, a to abnormální nedostatkem srážek v roce 2003, následnými větrnými smrštěmi (Kyryll a Emma) z let 2007 a 2008, k čemuž se opět přidalo významné sucho v jarním a letním období roku 2015 i následující abnormálně teplé a suché roky (do hry vstupují i další stresové faktory, například acidifikace a nutriční degradace půd, více rozvedeno v [kap. 6.5](#)). Od tohoto období těžba související s aktivitou kůrovce permanentně rostla (2018 – evidováno cca 8,4 milionu m³, 2019 – evidováno cca 14,5 milionu m³, 2020 – evidováno cca 14,9 milionu m³) až do roku 2021, kdy byl zaznamenán první pokles na cca 9,5 milionu m³ vytěženého smrkového kůrovcového dříví.

V historii máme ale i rozsáhlé gradace související s defoliátory, a to konkrétně s bekyní mniškou, která ještě na konci 19. století škodila především v borových porostech, ale v následujících obdobích začala intenzivně defoliovat i smrkové porosty. Mezi významné epizody přemnožení tohoto druhu motýla patří gradace v letech 1917–1927. V tomto období došlo k zásadnímu odumírání smrkových porostů, kdy se z dobových pramenů dovídáme o sumě až 20 milionů m³ odumřelého dřeva, resp. o zasažení cca 100 tisíc ha dominantně smrkových porostů. Ve druhé polovině 20. století jsou známa celkem tři přemnožení, a to v letech 1954–1955, 1964–1968 a 1993–1996. V každém z těchto období nepřekračovala plocha poškozená bekyní mniškou (*Lymantria monacha*) 30 000 ha smrkových porostů. Lokalizace těchto gradací byly v Brdech, na Českomoravské vrchovině, na okraji Krkonoš a na Drahanské vrchovině. Na přelomu 70. a 80. let se navíc k bekyni přidal obaleč modřínový (*Zeiraphera griseana*), který v oblastech Krkonoš a Jizerských hor působil významné škody – 50 000 ha smrkových porostů horského charakteru. K druhům s velkým defoliačním potenciálem z řádu blanokřídých patří ploskohřbetka smrková (*Cephalcia abietis*). Její přemnožení bylo zaznamenáno v 80. letech 20. století, kdy se jednalo o lesní porosty v Krkonoších, Krušných horách, Beskydech a na Českomoravské vrchovině.

Vzniku hmyzích kalamit, i přes výše uvedené historické poučení a zkušenosti, v současnosti zabránit nelze, a to především kvůli stále vysokému zastoupení modelu lesa věkových tříd s převažujícími druhově i věkově uniformními porosty a kvůli působení klimatické změny. Tento fakt dokládá probíhající gradace kůrovců na smrku v mnoha lokalitách v rámci České republiky i střední Evropy Úkolem ochrany lesa tedy nadále zůstává omezení rozsahu přemnožení hmyzích škůdců a jejich nežádoucích následků v lesním hospodářství. Dalším úkolem je do oblasti zakládání a pěstění lesa zakomponovat možné adaptace na takové epizody, což minimalizuje působení škůdců do budoucna. U druhů škůdců, které jsou aktuálně rozšířeny celoplošně a každoročně poškozují rozsáhlé plochy lesních porostů na mnoha místech České republiky (např. lýkožrout smrkový), je tento úkol prvořadý.

Box 2: POSTAVENÍ OCHRANY LESŮ JAKO ČÁSTI LESNÍHO HOSPODÁŘSTVÍ

Jak bylo uvedeno výše, některé druhy hmyzu mohou být při přemnožení pro lesy velmi nebezpečné. Lesní hospodářství je si této souvislosti dobře vědomo, a tak lesní provoz vyvinul řadu postupů a metod, jak lesy chránit, a u vybraných druhů zakotvil povinnost chránit lesní porosty před škodlivým hmyzem také v legislativních normách (Zákon č. 289/1995 Sb., o lesích a o změně a doplnění některých zákonů /„lesní zákon“/ a jeho prováděcí právní předpisy, zákon č. 326/2004 Sb., o rostlinolékařské péči a o změně některých souvisejících zákonů, a jeho prováděcí právní předpisy atp.). Tuto povinnost mají především vlastníci lesů a lesníci, kteří o lesy pečují. Na dodržování zákonů dohlíží státní správa lesů, a to v oblasti ochrany lesa, kde se aktivita škůdců řeší primárně. Tento fakt opět vychází z výše uvedených legislativních norem. Dnešní ochrana lesů představuje systém vzájemně provázaných opatření preventivního i přímého charakteru, jehož základem je koncepce integrované ochrany rostlin. Nedílnou součástí tohoto komplexu jsou i metody používání přípravků na ochranu rostlin, aplikovaných pozemně nebo letecky speciálními prostředky. Nutné je zmínit to, že celoplošné letecké zásahy mají dnes velmi omezené možnosti použití (viz související legislativní normy). Obecně lze říci, že použití prostředků na ochranu rostlin je dnes přísně regulováno a řídí se rostlinolékařskými předpisy České republiky, a to v souladu s příslušnými směrnici a nařízeními Evropské unie.

V souvislosti se společenskými změnami za posledních padesát let narůstá rovněž význam druhů nepůvodních (zavlečených), u nichž není možné očekávat přítomnost celých řetězců autoregulačních mechanismů a prvků prostředí, které se vytvářejí u původních organismů po mnoho let.

Aktuálně je nedílnou součástí lesního hospodářství rovněž spolupráce s fytokaranténními a rostlinolékařskými institucemi nejen na národní úrovni, ale také na úrovni mezinárodní. Toto definuje také legislativa, a to nejen zákon č. 326/2004 Sb., o rostlinolékařské péči a o změně některých souvisejících zákonů, a zákon České národní rady č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny, ale také jednotná evropská fytoosanitární politika a politika ochrany přírody. Tyto souvislosti jsou aktuálně definovány v nařízení Evropského parlamentu a Rady Evropské unie 2016/2031, o ochranných opatřeních proti škodlivým organismům rostlin, a v prováděcím nařízení Evropské komise 2019/2072 (novelizováno prováděcím nařízením Evropské komise 2021/2285), resp. v nařízení Evropského parlamentu a Rady Evropské unie č. 1143/2014 o prevenci a regulaci zavlékání či vysazování a šíření invazních nepůvodních druhů a prováděcí nařízení Komise Evropské unie 2019/1262.

6.4.2 Rozdělení škodlivě působících druhů hmyzu

Hmyzí škůdci mohou být rozděleni do různých kategorií podle charakteru poškození lesních dřevin, jejich legislativního zařazení, teplotních či porostních podmínek, za kterých působí významné škody, a tak dále.

Z praktického hlediska je možné za škůdce lesa označit ty druhy organismů, u nichž je uplatnění managementu vyžadováno některým z legislativních předpisů. Na národní úrovni to jsou druhy hmyzu s označením „kalamitní hmyzí škůdci“, a to dle vyhlášky č. 101/1996 Sb., kterou se stanovují podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní strážže ve znění pozdějších předpisů:

- bekyně mniška (*Lymantria monacha*),
- lýkožrout smrkový (*Ips typographus*),
- lýkožrout lesklý (*Pityogenes chalcographus*),
- lýkožrout severský (*Ips duplicatus*),
- klikoroh borový (*Hylobius abietis*),
- obaleč modřínový (*Zeiraphera griseana*),
- ploskohřbetky rodu *Cephalcia* (*Cephalcia abietis*, *Cephalcia arvensis* a *Cephalcia alpina*).

Na mezinárodní úrovni jsou legislativně zmíněné druhy škůdců uvedeny například v prováděcím nařízení Komise Evropské unie č. 2019/2072 ze dne 28. listopadu 2019, kterým se stanovují jednotné podmínky pro provádění nařízení Evropského parlamentu a Rady Evropské unie č. 2016/2031, pokud jde o ochranná opatření proti škodlivým organismům rostlin, a kterým se zrušuje nařízení Komise Evropského společenství č. 690/2008 a mění prováděcí nařízení Komise Evropské komise č. 2018/2019 „o karanténních škodlivých organismech pro Unii“.

Z hlediska trofické aktivity můžeme škůdce rozdělit například na druhy konzumující listy a jehlice dřevin (listožravý hmyz, fytofágní hmyz), případně na druhy vysávající z dřevin rostlinné šťávy – asimiláty (savý hmyz). Sáním mohou vznikat na dřevině různé novotvary, jež nazýváme např. háčky (cecidogenní hmyz). Další druhy hmyzích škůdců napadají kmeny a větve a žijí pod kůrou, v lýku a ve dřevě (podkorní a dřevokazný hmyz). Jiné druhy napadají kořeny stromů (kořenožravý hmyz). Druhy hmyzu mohou ožírat povrchová pletiva nadzemních částí kmene a větví (kortikolní hmyz). Z hlediska charakteru omezení funkčnosti pletiv, na nichž se škůdce vyskytuje, rozeznáváme v lesním hospodářství dva základní pojmy, a to **fyziologický** a **technický** škůdce. Fyziologický škůdce je aktivní na rostlině především tak, že omezuje fyziologické funkce dřeviny, a to buď jen částečně (např. druhy působící částečnou defoliaci), nebo úplně (např. druhy podkorní, kdy jejich aktivita fyziologické procesy dřeviny naprosto zastaví). Druhý pojem technický škůdce, popisuje stav, kdy dochází k intenzivnímu narušování struktury dřeva jako hlavního materiálu, který má lesní provoz poskytovat.

Z výše zmíněného výpisu kalamitních druhů hmyzu je patrné, že to jsou druhy buď **foliovní** (listožravé), nebo **podkorní** (kambioxylofágní nebo kůru a dřevo vrtající). K těmto druhům je nutné přidat skupinu savých zástupců (živících se sáním rostlinných šťáv, tzv. **fytosugní** hmyz). Druhy listožravých škůdců jsou skupinou, která není příliš závislá na přítomnosti zásadně oslabených dřevin. Tyto druhy dokážou působit znatelné škody v případech, kdy se na témže místě nachází vyšší objem potravního zdroje. U druhů fyto-sugních je patrná tendence být aktivnější na stromech s dobrou až nadprůměrnou vitalitou a fyziologickým stavem, kdy tyto druhy využijí změněnou („vylepšenou“ potravní bázi) mikroprvkovou a makroprvkovou bilanci hostitelských dřevin (tj. například zvýšené množství sacharidů, aminokyselin apod.). Z pohledu ochrany lesů můžeme mluvit o těchto druzích jako o druzích primárních, které převážně napadají zcela zdravé stromy. Podkorní druhy jsou intenzivně vázány na stromy silně chřadnoucí, usychající a trpící dalšími stresovými faktory, což znamená, že se jedná o tzv. sekundární druhy škůdců. Tyto druhy ke své aktivitě, alespoň v začátku růstu populační hustoty, potřebují přítomnost oslabených dřevin. Jedná se o druhy vyžadující hostitelské dřeviny se znatelně sníženou vitalitou a zhoršeným zdravotním stavem. Díky historickým souvislostem jsou v posledních stoletích lesy velmi silně pozměněny člověkem, zejména pak jejich dřevinná skladba, a tím jsou porosty nejcitlivější na aktivitu právě podkorních druhů hmyzu.

Ve střední Evropě a také v České republice se aktuálně vyskytuje přes 20 tisíc druhů hmyzu. Tyto druhy tvoří druhově nejpočetnější skupinu bezobratlých organismů s tím, že s podmínkami lesního prostředí (lesní půdou, lesními dřevinami a keři apod.) je různě pevně spjata zhruba polovina zmíněného počtu hmyzích druhů. To je přibližně 10–12 tisíc druhů hmyzu vázaných u nás na lesní ekosystémy. Z toho cca jedna třetina jsou druhy tzv. fytofágní, jež jsou potravně či vývojově vázány na pletiva stromů, které se v podmínkách lesa vyskytují. Zde je nutné zmínit se o tom, že pouze malá část tohoto počtu poškozuje svou trofickou nebo vývojovou aktivitou zdravotní stav, vitalitu či perspektivu dřevin natolik, že je skutečně můžeme označit za škůdce, tedy za druh, který při napadení hostitelských rostlin působí významné škody ekonomického a ekologického charakteru.

Druhy vázané na dřeviny nemusejí poškozovat dřeviny jen aktivním získáváním potravy, ale také svou vývojovou aktivitou. Může jít o budování speciálních struktur pro umožnění či dokončení vývoje larev nebo dospělců, například prostoru pro kladení vajíček, prostoru pro larvální a kukelní vývoj apod. V tomto ohledu je možné zmínit jako příklad krtonožku obecnou (*Gryllotalpa gryllotalpa*), která je troficky orientována spíše dravě až omnivorně, ale vývoj larev probíhá v půdě, kde samice pro kladení vajec a vývoj nymf vyhrabává velké dutiny. Při této činnosti dochází k poškození kořenů (druh zde působí jako škůdce), ale pouze prostým překousnutím, bez jejich trofického využití. Dalším příkladem poškození pletiv dřevin bez jejich přímého trofického využití může být vývoj hřebenule borové (*Diprion pini*), která při kladení vajíček nařezává jehlice borovice, přičemž dochází k poškození asimilační plochy bez její přímé konzumace. K tomu dochází až v larválním stadiu nazývaném housenice.

Dominantní část druhového spektra hmyzu, který je schopen v podmínkách lesního hospodářství střední Evropy působit poškození stromů, tvoří zhruba 500 druhů. Mezi ty nejvýznamnější patří druhy tzv. temporárního typu, kterých bychom v českých podmínkách mohli identifikovat asi 200. Tento typ druhů je možné definovat jako zástupce, kteří svou populační hustotu dokážou v pro ně příznivých podmínkách velmi zvýšit a působit zásadní škody na lesních ekosystémech, přičemž jejich početnost mimo dobu gradace je velmi nízká. Historie škod na lesních porostech a obecně známá fakta jasně hovoří o tom, že pouze malá část těchto temporárních druhů může při přemnožení zásadně poškodit dřeviny v lese, a tím rozvrátit jeho funkční strukturu. Z pohledu legislativy České republiky se za ty nejzásadnější škodlivě působící druhy dají označit tzv. kalamitní hmyzí škůdci (viz výše). Pokud si projdeme trofické a stanovištní nároky těchto druhů, dozvíme se, že se jedná o druhy vázané na smrky, resp. na smrkové monokultury různého stáří. Dalším faktorem, který umožňuje velké gradace druhů hmyzu v podmínkách lesního hospodářství, je zakládání a pěstování lesních porostů ve stavu, který je mimo optimální ekologické nároky pěstovaných dřevin. Tímto managementem dochází k situacím, v nichž druhové zastoupení dřevin, věková struktura porostů a další okolnosti nevycházejí z přírodních podmínek stanoviště, ale z potřeb lesního hospodářství. Tím narůstá citlivost prostředí na aktivitu škůdců. Toto platí zejména pro smrk ztepilý, ale nejen pro něj. Z těchto důvodů musí lesník k těmto „kalamitním škůdcům“ přiřadit ještě další druhy, které mohou být vázané i na jiné jehličnaté dřeviny – borovici lesní, modřín opadavý, jedli bělokorou atd. –, případně také na listnaté dřeviny – duby, buk lesní, jasan ztepilý, jilmy, lípy apod. Takové škůdce můžeme nazvat tzv. statutárními druhy, tj. druhy, které mají velké gradační schopnosti a dokážou ohrozit lesní hospodářství. Legislativně nejsou rozlišeny jako výše zmíněná skupina škůdců. Mezi druhy se zásadním vlivem na borovici lesní a modřín opadavý patří dozajista například:

- sosnokaz borový (*Panolis flammea*),
- zástupci hřebenulí – hřebenule borová (*Diprion pini*), hřebenule ryšavá (*Nediprion sertifer*),
- lýkohub menší (*Tomicus minor*),
- lýkohub sosnový (*Tomicus piniperda*),
- lýkožrout borový (*Ips sexdentatus*),

- lýkožrout vrcholkový (*Ips acuminatus*),
- lýkožrout modřínový (*Ips cembrae*) a další.

U listnatých dřevin spadají mezi druhy s nejvyšším potenciálem poškozovat stromy například:

- bekyně velkohlavá (*Lymantria dispar*),
- obaleč dubový (*Tortrix viridana*),
- píďalka podzimní (*Operophtera brumata*),
- tmavoskvrnáč zhoubný (*Erannis defoliaria*),
- bělokazi na dubech a jilmech (rod *Scolytus*)
- a tak dále (podrobnější seznam viz tab. [6.4.1](#) a [6.4.2](#)).

Box 3: GRADOLOGIE

Gradologie je věda o přemnožování živočichů, tzn. o změnách jejich početnosti v určitém ekosystému, biocenóze, lokalitě, biotopu apod. Tomuto tématu je věnována velká pozornost proto, že poškození lesa nastává ve spoustě případů právě v souvislosti s přemnožením určitého organismu. Gradologie se zabývá zjištěním příčin přemnožení (gradace) a nalezení způsobu, jak jim do budoucna zabránit. Množství jedinců určitého druhu, které je vztaženo na určitou lokalitu nebo plochu, je označováno jako tzv. populační hustota. Tato hodnota podléhá změnám, které mohou nastat během roku, resp. během jednoho generačního cyklu druhu. V takovém případě je označována jako oscilace. Změny populační hustoty mohou být podstatně vyšší, a to i během více let, potom je tento faktor označován jako fluktuace. V rámci fluktuací může nastat za určitých podmínek gradace, resp. přemnožení populace druhu škůdce. Z výše uvedeného vyplývá, že početnost určitého organismu v biocenóze je ovlivňována mnoha faktory, a to vnějšími (působícími mimo uvažovaný škodlivý druh) nebo vnitřními (působícími přímo na uvažovaný škodlivý druh).

6.4.3 Konkrétní druhy hmyzu s podstatným vlivem na lesní hospodářství

Tato část textu si neklade za cíl vyjmenovat všechny druhy hmyzích škůdců, které mohou v lesích střední Evropy působit závažné škody. Pokusíme se vyjmenovat ty druhy hmyzích škůdců, které k působení škod v lesních porostech měly v historii tendenci, nebo k tomu mají pro následující období silný potenciál (viz [tab. 6.4.1](#)). Dále budou podrobněji uvedeny ekologické, bionomické a stanovištní cha-

rakteristiky dvou vybraných druhů škůdců významných při současném stavu lesního hospodaření v České republice. Jeden z nich je zásadní pro jehličnaté dřeviny (konkrétně smrky) a druhý pro listnaté dřeviny (konkrétně duby). Každý z nich je také jinak troficky aktivní a způsobuje na dřevinách jiný charakter škod. Také legislativní postavení obou druhů je jiné, ale statut škůdce lesa naplňují bezpochyby oba dva.

Tab. 6.4.1 Nejčastěji se vyskytující druhy škůdců v lesních porostech střední Evropy.

DRUHY ŠKŮDCŮ V PODMÍNKÁCH ČR	HOSTITELSKÉ DŘEVINY	CHARAKTER POŠKOZENÍ	VÝVOJOVÉ STÁDIUM, KTERÉ POŠKOZUJE DŘEVINY	OBDOBÍ VZNIKU POŠKOZENÍ HOSTITEL- SKÝCH STROMŮ
bekyně mniška (<i>Lymantria monacha</i>)*	smrk a borovice	defoliátor	larva - housenka	jarní až časně letní období - jedna generace v roce
bekyně velko- hlavá (<i>Lymantria dispar</i>)	listnaté dřeviny	defoliátor	larva - housenka	jarní až časně letní období - jedna generace v roce
bělokaz dubový (<i>Scolytus intricatus</i>)	duby	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu ve dvou generacích za rok
bělokaz jilmový (<i>Scolytus scolytus</i>)	jilmy	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu ve dvou generacích za rok
bělokaz pruhovaný (<i>Scolytus multistriatus</i>)	jilmy	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu ve dvou generacích za rok
bourovec borový (<i>Dendrolimus pini</i>)	borovice lesní	defoliátor	larva - housenka	podzimní a následující jarní období - jedna generace v roce
bourovec prstěn- čivý (<i>Malacosoma neustria</i>)	listnaté dřeviny	defoliátor	larva - housenka	jarní až časně letní období - jedna generace v roce
dřevokaz čárkova- ný (<i>Trypodendron lineatum</i>)	jehličnaté dřeviny	podkorní druh	larva i dospělci	jarní až letní období - jedna generace v roce
hřebenule borová (<i>Diprion pini</i>)	borovice lesní a další druhy ve střední Evropě au- tochtonních borovic	defoliátor	larva - housenice	letní období - dominant- ně se vyskytuje jedna generace v roce
hřebenule ryšavá (<i>Neodiprion ser- tifer</i>)	borovice	defoliátor	larva - housenice	částečně na podzim a potom v jarním období - jedna generace v rámci jednoho až dvou let

DRUHY ŠKŮDCŮ V PODMÍNKÁCH ČR	HOSTITELSKÉ DŘEVINY	CHARAKTER POŠKOZENÍ	VÝVOJOVÉ STÁDIUM, KTERÉ POŠKOZUJE DŘEVINY	OBDOBÍ VZNIKU POŠKOZENÍ HOSTITEL- SKÝCH STROMŮ
chroust maďalový (<i>Melolontha hippo- castani</i>)	listnaté dřevi- ny v extrém- ním případě také modřín	defoliátor	larva i dospělci	jarní až časně letní ob- dobí u dospělců, larvy ve vegetačním období - ge- nerace je obvykle čtyřletá
chroust obecný (<i>Melolontha melo- lontha</i>)	listnaté dřevi- ny v extrém- ním případě také modřín	defoliátor	larva i dospělci	jarní až časně letní ob- dobí u dospělců, larvy ve vegetačním období - ge- nerace je obvykle čtyřletá
klikoroh borový (<i>Hylobius abietis</i>)*	jehličnaté dřeviny	podkorní druh	dospělci	letní až podzimní období - dospělci se dožívají více let
lišaj borový (<i>Sphinx pina- stri</i>)	smrk a borovice	defoliátor	larva - housenka	od léta do podzimu až ve dvou generacích
lýkohub jasanový (<i>Hylesinus varius</i>)	jasany a v extrému také šeřík	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu, dominantně ve dvou generacích za rok
lýkohub matný (<i>Polygraphus polig- raphus</i>)	smrk	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok
lýkohub menší (<i>Tomiscus minor</i>)	borovice lesní	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu ve dvou generacích za rok
lýkohub smrkový (<i>Dendroctonus micans</i>)	smrk, příp. borovice	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu, ale dominantně ve dvoule- tém vývojovém cyklu
lýkohub sosnový (<i>Tomiscus piniperda</i>)	borovice lesní	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu ve dvou generacích za rok
lýkožrout borový (<i>Ips sexdentatus</i>)	borovice lesní	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok
lýkožrout jedlový (<i>Pityokteines curvi- dens</i>)	jedle bělokora	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok
lýkožrout lesklý (<i>Pityogenes chalcog- raphus</i>)*	smrky, příp. další jehlična- té dřeviny	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok
lýkožrout menší (<i>Ips amitinus</i>)	smrk	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok
lýkožrout modří- nový (<i>Ips cembrae</i>)	modřín opadavý	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok

DRUHY ŠKŮDCŮ V PODMÍNKÁCH ČR	HOSTITELSKÉ DŘEVINY	CHARAKTER POŠKOZENÍ	VÝVOJOVÉ STÁDIUM, KTERÉ POŠKOZUJE DŘEVINY	OBDOBÍ VZNIKU POŠKOZENÍ HOSTITEL- SKÝCH STROMŮ
lýkožrout pro- střední (<i>Pityoktei- nes spinidens</i>)	jedle bělokorá	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok
lýkožrout severský (<i>Ips duplicatus</i>)*	smrk	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok
lýkožrout smrkový (<i>Ips typographus</i>)*	smrk	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok
lýkožrout vrchol- kový (<i>Ips acumi- natus</i>)	borovice lesní	podkorní druh	larva i dospělci	od jara do podzimu v ně- kolika generacích za rok
obaleč dubový (<i>Tortrix viridana</i>)	duby	podkorní druh	larva - housenka	jarní až časně letní období - jedna generace v roce
obaleč hlohový (<i>Archips cratae- gana</i>)	duby a ovoc- né dřeviny	defoliátor	larva - housenka	jarní až časně letní období - jedna generace v roce
obaleč jedlový (<i>Choristoneura murinana</i>)	jedle bělokorá	defoliátor	larva - housenka	podzimní a následující jarní období - jedna generace v roce
obaleč modřínový (<i>Zeiraphera grise- ana</i>)*	smrk	defoliátor	larva - housenka	jarní až časně letní období - jedna generace v roce
obaleč prýtový (<i>Rhyacionia buo- liana</i>)	borovice lesní	likvidace pupenů a deformace výhonů	larva - housenka	částečně na podzim a potom v jarním období - jedna generace v rámci jednoho roku
pídačka podzim- ní (<i>Operophtera brumata</i>)	listnaté dřeviny	defoliátor	larva - housenka	jarní až časně letní období - jedna generace v roce
pilatka (<i>Euura scutellata</i>)	smrk	defoliátor	larva - housenice	letní období - většinou jedna generace v roce
pilatka smrková (<i>Pristiphora abie- tina</i>)	smrk	defoliátor	larva - housenice	letní období - většinou jedna generace v roce
ploskohřbetka (<i>Cephalcia alpina</i>)*	smrk	defoliátor	larva - housenice	letní období - jednou za dva až tři roky
ploskohřbetka se- verská (<i>Cephalcia arvensis</i>)*	smrk	defoliátor	larva - housenice	letní období - jednou za dva až tři roky

DRUHY ŠKŮDCŮ V PODMÍNKÁCH ČR	HOSTITELSKÉ DŘEVINY	CHARAKTER POŠKOZENÍ	VÝVOJOVÉ STÁDIUM, KTERÉ POŠKOZUJE DŘEVINY	OBDOBÍ VZNIKU POŠKOZENÍ HOSTITEL- SKÝCH STROMŮ
ploskohřbetka smrková (<i>Cephalcia abietis</i>)*	smrk	defoliátor	larva - housenice	letní období - jednou za dva až tři roky
pouzdrovníček modřínový (<i>Coleo- phora laricella</i>)	modřín opadavý	minovač	larva - housenka	částečně na podzim a potom v jarním období - jedna generace v roce
sosnokaz borový (<i>Panolis flammea</i>)	borovice lesní	defoliátor	larva - housenka	letní období - jedna generace v roce
štetconoš oře- chový (<i>Calliteara pudibunda</i>)	listnaté dřeviny	defoliátor	larva - housenka	podzimní období - jedna generace v roce
štetconoš trnkový (<i>Orygia antiqua</i>)	listnaté dřeviny, ale také smrk	defoliátor	larva - housenka	jarní až časně letní období - jedna generace v roce
tmavoskvrnáč borový (<i>Bupalus pinitaria</i>)	borovice lesní	defoliátor	larva - housenka	letní období - jedna generace v roce
tmavoskvrnáč zhoubný (<i>Erannis defoliaria</i>)	listnaté dřeviny	defoliátor	larva - housenka	jarní až časně letní období - jedna generace v roce

* *kalamitní hmyzí škůdce dle vyhlášky č. 101/1996 Sb.*

Bekyně velkohlavá – *Lymantria dispar* (Linnaeus, 1758)

Bekyně velkohlavá je motýl (Lepidoptera), který je na evropském kontinentu obecně rozšířeným druhem. Tento druh, patří do čeledi Erebidae (Leach, 1815), je považován za polyfága asimilačního aparátu především listnatých dřevin. Potravní preference housenek tohoto druhu není příliš vyhraněná a druh dokáže velmi dobře prosperovat na listovém aparátu více než 300 druhů dřevin ze 14 rostlinných čeledí. Jak již bylo zmíněno, tento druh vykazuje trofickou aktivitu především na listnatých dřevinách, ale při nedostatku potravy je schopen žírem poškozovat také některé jehličnany, byliny a zemědělské plodiny. Modelovou hostitelskou dřevinou tohoto škůdce jsou duby, zejména evropské druhy dubů. Tento druh škůdce převažuje v podmínkách prvních tří lesních vegetačních stupňů, a to tam, kde jsou dominantně zastoupeny porosty dubů.

Popis druhu

Jedná se o druh motýla střední velikosti s širokými křídly a zakrnělým sosákem. Dospělé stadium se na úrovni pohlaví vzhledově zásadně odlišuje. Obecně motušnější jsou samičky, u kterých lze pozorovat rozpětí křídel dosahující až 7,5 cm.

Křídla samic jsou světlá až bílá a na předních křídlech je přítomno příčné vlnkování tmavé barvy. Samečci jsou menší a rozpětí jejich křídel bývá do 4,5 cm. Barva jejich křídel je spíše hnědá až šedá a na předních křídlech mají ještě tmavší vlnkování, než bývá pozorováno u samic. Pohlaví lze snadno rozeznat podle tykadel. Tykadla samic jsou krátká a mají nitkovitý či krátce pilovitý tvar.



Obr. 6.4.2 Dospělci bekyně velkohlavé (vlevo sameček; vpravo samice). (Foto: P. Martinek.)



Obr. 6.4.3 Housenka bekyně velkohlavé. (Foto: P. Martinek.)

U samců jsou na druhou stranu dlouze hřebenitá a jsou velmi snadno pozorovatelná pouhým okem. Vajíčka nejsou nikdy kladena samostatně, nýbrž v jedné velké snůšce. Ta je následně přikryta světlými chloupky ze zadečku samičky a tím je vytvořena snadno viditelná hubka. Vajíčka jsou v hubce přikryta chloupky z důvodu ochrany před nízkými teplotami a dalšími negativními vlivy v období přezimování. Housenky mají v začátku vývoje černou barvu a velikost do 3 mm. S postupným vývojem získávají své typické zbarvení, tedy šedavé tělo s nápadně žlutou hlavou. V pozdějších fázích vývoje jsou na těle jasně patrné dvě řady bradavek s trsy chloupků. Ty mají v přední části těla modrou barvu a v zadní části červenou barvu. Housenka v posledních instarech může mít délku těla až 7 cm. Kukla bekyně velkohlavé je asi 2,5–3 cm velká, matně hnědá, s řídkými červenožlutými trsy chloupků.

Ekologie druhu

Na území střední Evropy mají dospělci bekyně velkohlavé tendenci se rojit koncem července a v průběhu srpna. Díky významně teplejšímu průběhu posledních let můžeme pozorovat rojení již v první polovině července. Velmi zajímavé je to, že samičky bekyně velkohlavé patří i přes dokonale vyvinutá křídla k nelétavým druhům motýlů. Právě pro jejich pohyb, který je prováděn pouze pomocí končetin, je kladení samiček koncentrováno do výšky zhruba 4 m nad úroveň terénu. Kladení probíhá především na kmeny hostitelských dřevin, ale v době velké populační hustoty můžeme hubky pozorovat také na spodních větvích, ležících dřevě, lavičkách, plotech, odpadkových koších apod. Šíření do nových lokalit není u tohoto druhu z výše uvedeného důvodu zajištěno letovými schopnostmi dospělců obou pohlaví, ale pohybem větru, který dokáže housenky v rané fázi vývoje unášet na dlouhé vzdálenosti. Tomuto druhu transportu, tzv. *ballooningu*, housenky napomáhají tvorbou tenkého hedvábného vlákna, na němž dokážou i v lehkém větru urazit velkou vzdálenost. Další zajímavostí ve vývoji bekyně velkohlavé je to, že brzy po naklazení vajíček proběhne embryogeneze a líhnutí malých housenek na konci léta či začátkem podzimu brání pouze nástup geneticky podmíněné diapauzy. Jedná se o druh s pouze jednou generací do roka.

Líhnutí larválních jedinců – housenek – se děje vždy až na jaře příštího roku. V této době (duben–květen) také začínají rašit hostitelské dřeviny. Standardní vývoj housenek spojený s intenzivní trofickou aktivitou je dlouhý 8–12 týdnů, kdy jsou rozhodující teplotní podmínky, vlhkost vzduchu, přítomnost dostatku potravy apod. Vývoj housenek budoucích samců prochází celkem pěti stadii a budoucí samice mají o jedno stadium navíc, tedy šest. Larvy jsou s pozdějšími fázemi vývoje žravější a žravější, proto se již v průběhu června může na hostitelských dřevinách, resp. jejich listové ploše, objevovat totální defoliace.

Ochrana dřevin před aktivitou tohoto druhu

Ztrátu asimilační plochy hostitelské dřeviny relativně dobře snáší, pokud nejsou na jejich stanovišti přítomny další významně limitující podmínky (sucho, vysoké teploty atp.). Velkým problémem je ovšem redukce přírůstu a plodnosti zasažených dřevin. Z toho důvodu by měl v měsících, kdy jsou larvy aktivní, probíhat intenzivní průzkum dřevin, zda se na listech nacházejí housenky a s nimi související žíry.



Obr. 6.4.4 Dubový porost zcela defoliováný housenkami bekyně velkohlavé. (Foto: P. Martinek.)

Případná chemická likvidace by měla proběhnout pouze povolenými prostředky na ochranu rostlin s preferencí selektivních prostředků například na bázi *Bacillus thuringiensis* ssp. *kurstaki*. Ve specifických případech, kdy je možné realizovat mechanickou ochranu dřevin sběrem housenek, je možné ji provádět jen s pomocí ochrany pokožky a sliznic. Toto opatření je důležité z hlediska přítomnosti alergizujících chloupků na housenkách, které mohou u citlivějších lidí způsobovat podráždění pokožky, svědění apod. Na rozsáhlejších územích je také možné přistoupit k monitoringu a následné likvidaci vaječných snůšek přes zimní období. Tento management se nakonec může ukázat jako méně účinný, a to z důvodu výše zmiňovaného způsobu šíření larev větrem.

Lýkožrout smrkový – *Ips typographus* (Linnaeus, 1758)

Pokud bychom měli zmínit nejzásadnějšího škůdce smrkových porostů na území střední Evropy, jedná se jednoznačně o lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*). Tento podkorní zástupce náleží k řádu brouci (Coleoptera), čeledi nosatcovitých (Curculionidae) a podčeledi kůrovci (Scolytinae). Jeho areál rozšíření v podstatě kopíruje areál jeho živných dřevin, dominantně smrku. Lze jej proto zahrnout do skupiny tzv. eurosibiřských druhů. Jeho trofická aktivita je ve střední Evropě úzce vázána na smrk ztepilý, ale dle odborné literatury byl v jiných oblastech rozšíření pozorován také na modřínů opadavém, borovici lesní a na jiných druzích dřevin jako například *Picea omorica*, *Picea obovata*, *Picea jezoensis*, *Pinus cembra* atd. Jeho vývojová aktivita je pro hostitelskou dřevinu po překonání obranných mechanismů většinou letální.

Popis druhu

Dospělí brouci lýkožrouta smrkového jsou 4,2–5,5 mm dlouzí, 1,9 mm širocí a mají válcovitě tvarované tělo tmavohnědé až černohnědé barvy. Vylíhlí brouci jsou světlí, ale postupně tmavnou až do zmíněných tmavých barev krovek, štítu a končetin. Dospělci mají tělo silně ochlupené, což redukuje lesk, který je pozorovatelný například u druhů rodu *Scolytus*. Důležitým determinačním znakem tohoto druhu je přítomnost prohloubeniny na zadní části krovek, která je obklopena čtveřicí párů zoubků, z nichž třetí pár má zoubky největší, protažené, a u samečků dokonce knoflíkovitě rozšířené. Vajíčko je okrouhlého tvaru, bílé barvy a velikosti cca 1 mm. Larvy lýkožrouta smrkového mají bělavou barvu, beznohé tělo a hnědou, velmi chitinizovanou a částečně redukovanou hlavu. Z vajíčka vylíhlá larva měří cca 1,5 mm a před dokončením vývoje projde třemi vývojovými instary a může dorůst velikosti 5–7 mm. Kukla tohoto druhu je rovněž bílá a 5–6 mm dlouhá.

Ekologie druhu

Druh se v podmínkách střední Evropy rojí poprvé na přelomu dubna a května s tím, že rojení je velmi silně ovlivněno teplotními podmínkami. Z toho důvodu může dojít k zásadnímu opoždění, nebo je ve vyšších polohách standardně pozorováno až v červnu. Druhé rojení je přítomno dominantně ve středních a nižších polohách a je silně ovlivněno intenzitou a průběhem toho prvního. Standardně je toto rojení situováno do poloviny července, ale za zvláště příznivých klimatických podmínek může dojít k posunu i o měsíc dopředu. Je tedy zřejmé, že pokud je průběh teplot a srážek pro lýkožrouta velmi příznivý, může projít i třemi generacemi v rámci jednoho vegetačního období. Můžeme konstatovat, že vývoj jedné generace může trvat 35–60 dní. Zimování pro tento druh není problém, neboť dokáže zimovat v každém vývojovém stadiu kromě vajíčka.

Tento druh je tzv. polygammím kůrovcem. U polygammích kůrovců obecně nalétá na hostitelskou dřevinu sameček průzkumník a teprve jeho úspěšný nálet přiláká samice do prostoru samečkem vyhloubené snubní komůrky. Sameček do snubní komůrky přiláká větší množství samiček (3–5), což je přirozenou odpovědí na mortalitu samečků po prvotních náletech na stromy. Celý proces náletu a obsaze-

ní stromů je u lýkožroutů řízen chemickou komunikací prostřednictvím primárních atraktantů vylučovaných samotnými smrkem a agregačními a pohlavními feromony. Tyto jsou vylučovány samčími a samicími jedinci lýkožrouta smrkového. Larvální vývoj v podkorních zónách hostitelských stromů je zásadní z hlediska omezení či přerušování asimilační aktivity. Velká plodnost samic a dostatek prostoru pro larvální vývoj pod kůrou smrků umožňuje velkou „produkcí“ nových jedinců, a proto je tento druh velmi problematický pro celé ekosystémy.

Ochrana dřevin před aktivitou tohoto druhu

Základním opatřením, které zabraňuje přemnožení tohoto druhu škůdce, je pěstování lesa tak, aby bylo respektováno přirozené bohatší druhové zastoupení dřevin a také všechny jejich ekologické nároky. V takových podmínkách nedochází k situacím, kdy by tento druh mohl působit zásadní škody na lesních porostech. Dalším opatřením je odstraňování pro lýkožrouta smrkového atraktivního materiálu. Jde o významně fyziologicky (suchem, mrazem apod.) oslabené smrkem v předmýtním a mýtním věku či mechanicky (větrem, sněhem apod.) poškozený dřevní materiál s kůrou a s tloušťkou větší než 30 cm. Pokud již v porostech dojde k napadení stromů tímto druhem, je nutné kůrovcem napadené dřevo ještě před výletem brouků nové generace asanovat (chemicky, mechanicky, kombinovaně). Dále je možné využít aplikaci lapáků a feromonových lapáčů, případně jejich kombinace a varianty. Je však nutné poznamenat, že tyto metody jsou účinné pouze v době, kdy není lýkožrout smrkový přemnožen.



Obr. 6.4.5 Smrkem obsazené lýkožroutem smrkovým se projevují barevnou změnou jehličí. (Foto: P. Martinek.)

6.4.4 Možnosti regulace populací druhů hmyzu s podstatným vlivem na lesní hospodářství

Pro efektivní regulaci populace škůdců je nejdůležitější znalost bionomie a ekologie konkrétního druhu. A to nejen ve vztahu k jeho živné dřevině, ale také v souvislosti s podmínkami, v nichž se živná dřevina a samotný škůdce vyskytují. Je také nutné znát příčiny, které vedou ke vzniku škod na lesních porostech. Chápání všech souvislostí v lesních ekosystémech, tedy stav lesních porostů, jejich druhová a věková skladba, potravní konkurenti, parazité, parazitoidi, predátoři atd., nám pomůže v účinném uplatňování pravidel prevence.

Box 4: PLOSKOHŘBETKA SMRKOVÁ – SOUČASNÝ STAV

Oproti dřívějším obdobím jsou v lesních porostech zastoupené populace ploskohřbetky smrkové (*Cephalcia abietis*) aktuálně v latenci, což znamená, že v současné době lesní hospodářství neregistruje významnější škody působené tímto druhem ve smrkových porostech. Okolností, které vyústily v tento stav, je mnoho, ale význam může dozajista mít také aktivita dalších důležitých druhů škůdců (např. lýkožrouta smrkového, lýkožrouta severského, lýkožrouta lesklého apod.), jejichž populace limitují samotnou přítomnost porostů smrku citlivých na defoliaci, vznikající aktivitou housenic ploskohřbetky. Dá se říci, že obecně velmi ekologicky labilní smrkové porosty jsou lýkožrouty zničeny dříve, než by mohlo nastat jejich významné poškození ploskohřbetkami. Další okolností, která limituje populační hustotu druhu ploskohřbetka smrková a s tím spojené poškození smrkových porostů, je v některých oblastech intenzivní přítomnost populací prasete divokého. Tento živočich dokáže velmi účinně likvidovat zimující larvální stadia ploskohřbetek v půdě, čímž dále jejich populace slábnou. Výše uvedené je ovšem pouhým příkladem souvisejících parametrů prostředí, nikoliv obecným doporučením v praxi ochrany lesa.

Tím přispějeme k budování větší odolnosti lesa a lesních porostů, kdy můžeme očekávat výskyt populací škodlivých druhů, ale nikoliv s negativním efektem na jakékoli funkce lesních porostů. Cesta k tomuto principu ochrany lesa je však velmi dlouhá a na některých místech bude třeba řešit aktivitu škůdců aktivněji, což se dá shrnout pojmem „obrana dřevin“ či „uplatňování obranných zásahů“.

Obrana dřevin vychází z obrany rostlin, ale nemusí představovat pouze použití pesticidů, které jsou s tímto tématem nejčastěji dávány do souvislostí. Známe

celkem tři typy obranných opatření – fyzikální, chemická a biologická. Tato opatření lze v libovolné míře kombinovat, pokud je to nutné a účelné.

Mezi fyzikální obranná opatření můžeme zahrnout například různé formy a typy pastí, z nichž do některých mohou být škodlivé druhy i aktivně lákány. Dále mezi fyzikální obranná opatření patří eliminace napadených částí rostlin i s druhy, které poškození působí, dále mechanické bránění kontaktu škůdce a jeho živného materiálu, sběr jedinců škodlivě působícího druhu, a to v jakémkoliv vývojovém stadiu, kypření, případně orba půdního substrátu, kde druh prodělává nějakou část vývoje apod. Chemická obranná opatření mohou být dělena dle spousty hledisek, a to například dle skupiny druhů, na které mají účinkovat. Speciální metodou chemické obrany je aplikace feromonů (agregačních a pohlavních atraktantů). Tyto látky orientují hmyzí jedince k obsazení nějakého místa, většinou živné materie, či omezují samečky nebo samičky při vyhledávání partnera v době zakládání nové generace. Tyto látky jsou v aktuálním stupni poznání již produkovány synteticky. Jejich výhodou je silná zacílenost na konkrétní druh škůdce, či dokonce jen na jedno jeho pohlaví. Těmito látkami se zástupci druhů škůdců přilákají na určitá místa, kde nemohou škodit, nebo kde mohou být zachyceni, čímž je zabráněno škodám na dřevinách. Tohoto specifika lze užít k velmi sofistikované ochraně dřevin před škůdci, a to metodou *mating disruption*. Využití aplikace feromonu v rizikových oblastech přemnožení škůdců za použití speciálního sorpčního materiálu, který zajistí perzistenci atraktivity feromonu na dobu celého rojení, způsobí, že cílovému druhu nebude umožněno nalezení jedince druhého pohlaví pro úspěšný proces kopulace. Tento způsob ochrany dřevin je bohatě prostudován a také užíván v USA a v jižní a jihovýchodní Evropě v souvislosti s gradacemi druhu bekyně velkohlavé. Aplikováním velkého množství samičího feromonu a jeho přítomností po celou dobu samčího rojení je zajištěno, že další generace druhu nevznikne, a to pro nenaklazení oplodněných vajíček. Díky využití specifického pohlavního feromonu je vliv na necílové druhy nulový.

Dalším způsobem obrany dřevin je aplikace biologických metod, kde jde o podporu podmínek aktivity patogenních, dravých a parazitických druhů organismů, případně o jejich záměrnou kultivaci. Tyto druhy poté loví nebo parazitují na populaci škodlivě působícího zástupce. Jako takové organismy lze využít viry, bakterie, houby, houbám podobné organismy, druhy parazitického a dravého hmyzu (lumky, lumčící atp.), hmyzožravé ptactvo apod.

Do celého balíku obranných zásahů můžeme započítat i strategii bez zásahu (*non-action strategy*), kdy můžeme v některých případech připustit holožír (obalečem dubovým, štetconošem ořechovým) nebo vyčkat přirozeného konce gradace (bekyně velkohlavá). Použití tohoto způsobu obrany dřevin je možné jen v případě podrobné znalosti konkrétního případu a času a v situaci, kdy by proaktivním zásahem bylo docíleno horšího výsledku.

6.4.5 Invazní druhy bezobratlých (hmyz) a jejich možný management v podmínkách střední Evropy

Invazní druhy škůdců mohou představovat riziko pro pěstování a samotnou existenci všech rostlin a dřevin. Tyto druhy mohou být limitujícím faktorem celých ekosystémů, a tím také stability životního prostředí. Označení „invazní druh“ vychází z latiny, a to konkrétně ze slova *invadere*, které lze přeložit jako „vpadnout“ či „vniknout“. Ne každý nepůvodní druh je ale automaticky možné označit za druh invazní. Musí se jednat o druh vysoce škodlivý z pohledu hospodaření v zemědělství, lesnictví, rybářství nebo mající zásadně negativní vliv na společenstva v novém areálu rozšíření. Příímý vliv invazního druhu hmyzu (škůdce) na lesní dřevinu, resp. na celé lesní porosty, je velmi obdobný tomu, o čem jsme hovořili výše. Druhy invazních škůdců mohou zahrnovat fytofágní, fytofungní, rhizofágní nebo podkorní druhy. Invazním druhem však může být označen také například druh, který svou přítomností poškozuje životní prostředí, a to třeba limitací stanovištní či potravní niky domácího a stejně potravně vázaného zástupce. Druhy invazní mohou spadat do skupin organismů, které se dle právních předpisů Evropské unie a České republiky pro oblast ochrany proti škodlivým organismům (rostlinolékařská a fytosanitární problematika) nazývají „škodlivými organismy rostlin“, resp. „škodlivými organismy“.

Box 5: NEPŮVODNÍ A INVAZNÍ DRUHY

Nepůvodní druh je takový organismus, který se do sledovaného prostředí dostal s přispěním člověka, tedy tzv. závkem nebo úmyslnou introdukcí, a je schopen samovolně vytvořit následující generaci (alespoň jednu). Z toho důvodu nejsou v mnohých případech za nepůvodní organismy označovány například tropické druhy, které by bez významného přispění člověka (zoologické zahrady, terária, akvária apod.) v našich středoevropských podmínkách uhynuly. Podle intenzity vlivu na hospodářství či životní prostředí se nepůvodní druhy dále rozdělují na invazní a neinvazní. **Invazním druhem** (angl. *invasive alien species*) se označuje organismus, který se do nového ekosystému dostal s přispěním člověka, v nových podmínkách se dokáže velmi rychle množit a sám se šířit, případně trvale obsazovat nová území, a má zde intenzivní negativní vliv formou působení zásadních ekonomických, ekologických, hygienických škod a jiných škod na životním prostředí či hospodaření. Na druhou stranu tzv. **neinvazní druh** je definován jako druh, který se rozšířil s přispěním lidské činnosti, ale v novém prostředí nepůsobí zásadní hospodářská poškození, a nemá tedy zásadně negativní vliv na nově obsazené ekosystémy. Také lze očekávat jeho postupné mizení z nově obsazených podmínek.

Tab. 6.4.2 Nepůvodní druhy škůdců, které představují problém pro lesní dřeviny ve střední Evropě.

DRUHY NEPŮVODNÍCH ŠKŮDCŮ	PŘÍTOMNOST NA ÚZEMÍ ČR	LEGISLAT. LIMITACE*	HOSTITELSKÁ DŘEVINA	CHARAKTER POŠKOZENÍ
<i>Agrilus anxius</i>	ne - zatím	ano	břízy	podkorní druh - mortalitní faktor
<i>Agrilus planipennis</i>	ne - zatím	ano	jasany	podkorní druh - mortalitní faktor
<i>Anoplophora glabripennis</i>	ne - zatím	ano	listnaté dřeviny	podkorní druh - mortalitní faktor
<i>Anoplophora chinensis</i>	ne - zatím	ano	listnaté dřeviny	podkorní druh - mortalitní faktor
<i>Aproceros leucopoda</i>	ano	ne	jilmy	defoliátor
<i>Aromia bungii</i>	ne - zatím	ano	listnaté dřeviny - především rod <i>Prunus</i>	podkorní druh - mortalitní faktor
<i>Cameraria ohridella</i>	ano	ne	jírovec maďal	defoliátor
<i>Cinara curvipes</i>	ano	ne	jedle	savý zástupce
<i>Corythucha arcuata</i>	ano	ne	listnaté dřeviny	savý zástupce
<i>Cydalima perspectalis</i>	ano	ne	zimostrázy	defoliátor
<i>Dendrolimus sibiricus</i>	ne - zatím	ano	jehličnaté dřeviny - dominantně smrky, borovice, jedle a modřín	defoliátor
<i>Diaspidiotus perniciosus</i>	ano	ne	listnaté dřeviny - dominantně zástupci taxonů ovocných dřevin	savý zástupce
<i>Dreyfusia nordmannianae</i>	ano	ne	jedle	savý zástupce
<i>Dryocoetes himalayensis</i>	ano	ne	ořešáky - dominantně ořešák královský	podkorní druh - mortalitní faktor
<i>Dryocosmus kuriphilus</i>	ano	ne	kaštanovníky	savý a hálkotvorný zástupce
<i>Elatobium abietinum</i>	ano	ne	smrky - dominantně smrk pichlavý	savý zástupce

DRUHY NEPŮVODNÍCH ŠKŮDCŮ	PŘÍTOMNOST NA ÚZEMÍ ČR	LEGISLAT. LIMITACE*	HOSTITELSKÁ DŘEVINA	CHARAKTER POŠKOZENÍ
<i>Eriosoma lanigerum</i>	ano	ne	zástupce taxonů ovocných dřevin - dominantně jabloně	savý zástupce
<i>Estenorhinus minutus</i>	ne - zatím	ano	duby	druh narušující dřevo
<i>Gilletteella cooleyi</i>	ano	ne	douglaska	savý zástupce
<i>Hyphantria cunea</i>	ano	ne	listnaté dřeviny	defoliátor
<i>Lamprodila festiva</i>	ano	ne	jalovce, zeravy a cypřiše	podkorní druh - mortalitní faktor
<i>Leptoglossus occidentalis</i>	ano	ne	borovice	savý zástupce
neevropské druhy rodu <i>Monochamus</i>	ne - zatím	ano	jehličnaté dřeviny - dominantně borovice	podkorní druh - mortalitní faktor
neevropské druhy rodu <i>Acleris</i>	ne - zatím	ano	jehličnaté dřeviny - dominantně smrk, borovice, jedle a modřín	defoliátor
<i>Oxycarenus lavatae</i>	ano	ne	lípy**	savý zástupce
<i>Pityophthorus juglandis</i>	ne - zatím	ano	ořešáky - dominantně ořešák černý	podkorní druh - mortalitní faktor
<i>Popillia japonica</i>	ne - zatím	ano	listnaté dřeviny	defoliátor
<i>Pseudaulacaspis pentagona</i>	ano	ne	zástupce taxonů ovocných dřevin	savý zástupce
<i>Rhagoletis completa</i>	ano	ne	ořešáky - dominantně ořešák královský	plodypoškozující zástupce
<i>Thaumetopoea pinivora</i>	ano	ne	borovice	defoliátor
<i>Xylosandrus crassiusculus</i>	ano	ne	listnaté dřeviny	druh narušující dřevo
<i>Xylosandrus germanus</i>	ano	ne	jehličnaté a listnaté dřeviny	druh narušující dřevo

* Legislativní limitace s ohledem na nařízení Evropského parlamentu a Rady Evropské unie č. 2016/2031 ze dne 26. října 2016, o ochranných opatřeních proti škodlivým organismům rostlin.

** Tento druh z hlediska své trofické aktivity hostitelské dřeviny prakticky nepoškozuje.

První závleky potenciálně invazních druhů se do podmínek střední Evropy rozšířily již v dávné minulosti s rozvojem zemědělství. V současné době zůstávají hlavními příčinami zavlékání nových invazních druhů škůdců do Evropy intenzivní pohyb zboží a rostlinných materiálů ze všech částí světa společně s komplikovanou a v mnohých případech s nedostatečnou kontrolou při transpotech.

Klíněnka jírovcová – *Cameraria ohridella* (Deschka & Dimic, 1986)

Pravděpodobně nejznámějším a také nejrozšířenějším invazním zástupcem hmyzu ve střední Evropě je druh klíněnka jírovcová. *Cameraria ohridella* (Deschka & Dimic, 1986) je drobným motýlkem (Lepidoptera) s protáhlými a úzkými křídly o rozpětí cca 7–10 mm. Pro svoji velikost je tento druh snadno zaměnitelný s jinými druhy hmyzu, které se vyskytují pod korunami mladých výsadeb, ale i vzrostlých stromů. Přední křídla jsou hnědavě zlatavá s třemi bílými černě lemovanými příčkami. Zadní křídla a zadní okraj předních křídel jsou lemovány dlouhými třásněmi. Samotní dospělci stromu nikterak neškodí, ovšem po kopulaci a naklazení vajíček samicemi na listy jírovců maďalů dochází k hlavním škodám, a to na listech. Důvodem je vývoj larválních jedinců (housesek), který probíhá pouze v listech jírovců (*Aesculus hippocastanum* L.) tak, že jako potrava slouží materiál uvnitř asimilačního aparátu hostitelských dřevin. Vývoj je do listů soustředěn až do období kukly, po jehož skončení nově vzniklí dospělci opouštějí list a proces kopulace a kladení se opakuje. V posledních letech se dospělci objevují v závislosti na počasí ve 2–3 generacích od dubna do září. Housesenky jsou přizpůsobené životu v listech. Jsou ploché, varhánkovité, velice ohebné a pohyblivé a v posledním stádiu až 5 mm dlouhé. V mládí jsou larvy průsvitné a spíše bělavé barvy, v pozdějším vývojovém stadiu jsou olivově zelené s hnědým pruhem na bocích těla. Žír housesek je charakteristický. Při něm se tvoří na listech jírovců tzv. miny. Tato poškození jsou zpočátku průsvitná a postupně se barevně mění až do šedohněda. Během žíru přecházejí housesenky z jednoho požerku do druhého. Kuklení je také situováno do prostoru požerku – miny. Tento druh i přes odlišný počet generací v rámci jednotlivých let nebo lokalit vždy zimuje jako kukla poslední generace. Kukly přezimují v opadlém listí v tuhém pergamenovitém zámotku uvnitř listů. Klíněnka jírovcová svým žírem může poničit i více než 90 % asimilačního aparátu hostitelské dřeviny. V průběhu napadení dochází k postupnému usychání zasažených listů a tyto se následně podvinují. Klíněnka působí nejen jako fyziologický škůdce jírovců, a tím je významně oslabuje na vitalitě, ale také velmi zásadně snižuje estetickou hodnotu porostů a alejí této dřeviny. Pro zmíněnou dřevinu (*Aesculus hippocastanum*) je tento druh hmyzího zástupce hlavním škodlivým druhem. Management tohoto druhu škůdce je v prostředí střední Evropy realizován jednak mechanicky, kdy dochází k hrabání a eliminaci opadaných listů, v nichž se na podzim vyskytuje celá populace jmenovaného druhu. Další možností obrany dřevin je aplikace insekticidů, které se do stromů mohou aplikovat postřikem, rosením, injektáží apod.



Obr. 6.4.6 Dospělec druhu klíněnka jírovcová. (Foto: P. Martinek.)



Obr. 6.4.7 Detail poškození listové plochy jírovce způsobené larvami druhu klíněnka jírovcová. (Foto: P. Martinek.)

6.4.6 Slovo autora na závěr

Tuto kapitolu lze uzavřít konstatováním, že epizody gradací a podstatného vlivu škůdců budou díky intenzivnímu užívání krajiny stále aktuální, a ochrana lesa tak bude pro podmínky lesního hospodaření stále velmi důležitým vědním a praktickým oborem. Tento obor se v čase vyvíjí, a pokud mu bude věnována dostatečná pozornost a bude kooperovat s dalšími vědeckými a praktickými disciplínami a obory a jejich zjištění bude přecházet v praktické lesnictví, můžeme se dočkat odolných lesních porostů, kde již nebudou působit škůdci, ale pouze druhy organismů bez významně negativních dopadů na lesní hospodaření střední Evropy.

6.5. CHŘADNUTÍ LESA VLIVEM KOMPLEXNÍCH PŘÍČIN

Pavel Rotter

V naší knize o ekologii lesa jsme se snažili postupovat tak, aby bylo zřejmé, co vše ovlivňuje důležité ekosystémové funkce lesa a jak do této bohaté sítě interakcí zasahuje člověk. Věřím, že i poznatky poskytnuté v této kapitole přispějí k hlubšímu pochopení zásadních změn, které v ekosystémech v současnosti probíhají. Pro hospodaření v lesích je pochopení těchto změn základním předpokladem pro jejich adaptaci, a tedy i zvyšování ekologické stability. V této kapitole se zaměříme na to, jak lesy ovlivňuje a ovlivňovalo znečištěné ovzduší a jak se tento vliv kombinuje s působením klimatické změny a stanovištně nevhodnou skladbou lesů. Pokusíme se přitom změny porovnat i se situací jinde v Evropě či obecně na severní polokouli.

6.5.1 Historický vývoj vlivu hlavních atmosférických polutantů na les

Od 18. století se začal vývoj civilizace znatelně urychlovat, rostlo množství infrastruktury, staveb, výrobních závodů, zintenzivňovalo se zemědělství. Hlavně se však zvyšoval počet nejrůznějších výrobků a společnost se stávala stále více orientovanou na produkci a spotřebu. Tento rozmach byl umožněn prudkým rozvojem filozofie, matematiky a později především přírodních věd. Fyzickou hnací silou tohoto rozvoje, jdoucího často proti záměru těch, kteří ho svými myšlenkami a objevy umožnili, však bylo spalování energie fosilních paliv.

Fosilní paliva jako uhlí a ropa, tedy fosilizované zbytky rostlinných těl, obsahují především uhlík a vodík, v menší míře ale i další prvky, jako například síru či dusík. Spalováním těchto fosilních paliv ve vzdušném kyslíku za účelem zisku energie se tedy neuvolňuje pouze oxid uhličitý (případně oxid uhelnatý při nedostatečném přístupu kyslíku), ale i oxidy dalších prvků, především oxidy síry a dusíku. Tyto oxidy v atmosféře reagují rozličnými procesy (i za účasti fotochemických reakcí, reakcemi s hydroxylovým radikálem OH^\bullet či ozonem O_3) a mění se až na příslušné kyseliny: kyselinu sírovou (H_2SO_4) a kyselinu dusičnou (HNO_3). Tyto okyselující sloučeniny mohou putovat atmosférou daleko od místa vypuštění a následně se s deštěm, námrazou či mlhou dostávají do lesních ekosystémů.

Box 1: EMISE, IMISE, DEPOZICE

V těchto pojmech bývá zmatek, pojďme si je proto hned na začátku ujasnit:

Emise jsou látky, které se dostanou ze zdroje do životního prostředí (nejčastěji se pojem emise používá ve smyslu emisí atmosférických). Například hnědouhelné elektrárny byly v druhé polovině 20. století zdaleka nejvýznamnějším emitentem oxidu siřičitého (SO_2). V současnosti je v České republice nejvýznamnějším emitentem oxidů dusíku automobilová doprava atd.

Imise je důsledkem emisí a vyjadřuje míru přítomnosti (koncentrace) znečišťujících látek a produktů jejich reakcí v atmosféře, imise tedy již přímo působí na biosféru, včetně lesních ekosystémů.

Depozice je vstup znečišťující látky z atmosféry do daného ekosystému. Nezávisí pouze na samotné koncentraci znečišťujících látek, ale i na dalších meteorologických procesech v atmosféře a na parametrech ekosystému (např. listnatý vs. jehličnatý les). Z hlediska atmosféry jsou depozice důležitým samočisticím procesem, z hlediska exponovaných ekosystémů naopak zdrojem kontaminace. Depozice představují tok znečišťující látky do ekosystému, proto se měří v množství přijatém na jednotku plochy za jednotku času. Hovoříme například o depozici reaktivních forem dusíku v $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$.

Rozlišujeme **depozici mokrou**, která se dále dělí na vertikální (sníh, déšť) a horizontální (mlha, námraza). Tato podkategorizace má i svůj praktický význam, jelikož horizontální srážky nabývají důležitosti v oblastech horských lesů, kde je častější výskyt mlh a námraz. Obecně vedou celkově vyšší srážky v horských oblastech (ve srovnání s nižšími nadmořskými výškami) v prostředí průmyslových zemí a zemí s hustou dopravní sítí také k vysoké zátěži horských lesů mokrou depozicí. Mimo mokré depozice vázané na srážky existuje i tzv. suchá depozice – spad aerosolových částic či absorpce plynů. Přestože je **suchá depozice** ve srovnání s depozicí mokrou proces pomalejší, probíhá neustále. Zatímco mokrá depozice je velmi dobře měřitelná, přesná kvantifikace suché depozice zůstává nadále problematickou.

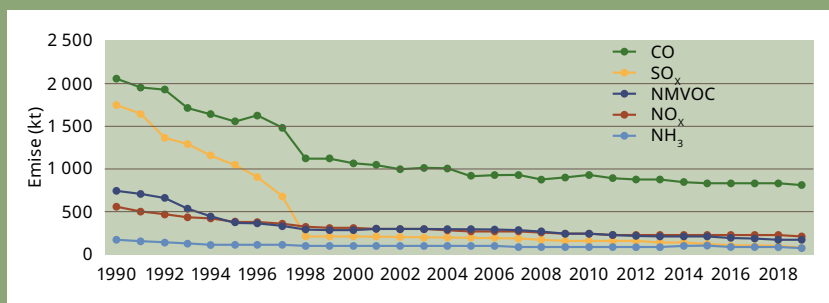
Škody na lesích v souvislosti s lokálním znečištěním atmosféry a následnou depozicí jsou zaznamenávány už od starověku. Už u antických autorů nacházíme zmínky o škodlivém vlivu hutních provozů na zdraví lidí i lesů. V prostoru českých zemí se první pozorování či studie o vlivu „kouřových plynů“, jak byla depozice vlivem prudce se rozvíjejícího průmyslu tehdy nazývána, začínají objevovat v průběhu 19. století. To, že už tehdejší lesníci viděli ve znečištěné atmosféře možnou příčinu

chřadnutí porostů, dokládá například studie z Ostravska z přelomu 19. a 20. století. Další tradičně zatíženou oblastí představují severozápadní Čechy, kde Stoklasa prokázal imisní škody na lesních porostech podkrušnohorských pánví již na počátku 20. let 20. století. Období po druhé světové válce znamenalo posun od lokálních imisních škod k velkoplošným rozpadům. V Krušných horách dochází v roce 1947 v našich podmínkách k prvnímu historicky zdokumentovanému velkoplošnému odumření lesa, při němž sehrála imisní zátěž klíčovou roli. Odumřel porost na ploše 10 000 hektarů. Je příznačné, že i při této události pravděpodobně sehrálo klíčovou roli souběžné působení více stresových faktorů (více bude rozvedeno dále), v tomto případě velmi nízké teploty v zimě 1946/1947 a kyselá depozice. Situace se dále zhoršovala s tím, jak narůstal objem spálených fosilních paliv (především hnědého uhlí) a zvyšovaly se komíny elektráren a dalších provozů – to vše usnadnilo tzv. dálkový transport škodlivin. Především akutní působení škodlivin na lesní porosty vedlo ke gradacím škod, až po jejich vrchol v období let 1975–1985, kdy docházelo k velkoplošným rozpadům porostů, zejména v oblastech Krušných, Jizerských a Orlických hor a Krkonoš, Hrubého Jeseníku a exponovaných poloh Beskyd. Odumírání porostů kvůli akutnímu imisně-depozičnímu stresu bylo často spuštěno prudkými poklesy teplot, jako tomu například bylo během silvestrovské noci 1977/1978, kdy v průběhu několik hodin poklesly teploty o několik desítek stupňů (například v Krušných horách o 25 stupňů), což spolu s vysokými koncentracemi oxidu siřičitého v ovzduší oné noci vyprovokovalo velkou vlnu odumírání imisemi poškozených porostů, včetně porostů buku. Například v Krušných horách odumřelo v nadmořské výšce nad 600 m n. m. 60 % porostů v pásmu mezi Klínovcem a Sněžníkem (les na ploše 12 100 ha). Zjednodušeně se dá říci, že až do 90. let 20. století hrálo při rozvratu porostů důležitou roli akutní působení imisí. Věnujme tedy několik řádků akutnímu působení významných atmosférických kontaminantů na dřeviny. Číslo jedna byl rozhodně oxid siřičitý (SO_2), kyselinotvorný plyn, uvolňovaný do ovzduší v obrovských množstvích v souvislosti se spalováním především hnědého uhlí. Pokud je jeho průměrná koncentrace v ovzduší vyšší než kritická hodnota $20 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ (imisní limit pro zimní období a celý rok), dochází postupně k degradaci chlorofylu, k narušení temnostní fáze fotosyntézy (blokace činnosti enzymu RUBISCO) a rovněž k vyšším transpiračním ztrátám v důsledku snížené regulační schopnosti průduchů. Smrk je dřevinou vůči tomuto plynu velmi citlivou. Za vhodných podmínek stačí k negativnímu ovlivnění porostu expozice vysokými hodnotami na několik desítek minut. Viditelné poškození porostů bylo pozorováno, pokud se průměrné zimní koncentrace SO_2 blížily $40\text{--}50 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$. Oxidy dusíku vznikají při spalování fosilních paliv: jednak je oxidován organicky vázaný dusík přítomný například v naftě či benzínu, jednak vznikají oxidy dusíku v plameni či jeho čele vlivem vysoké teploty přímo ze slučování N_2 s O_2 . Akutně působily oxidy dusíku především v kombinaci s oxidy síry. Přestože laboratorní experimenty dokládají negativní působení oxidů dusíku na enzymatické procesy a ovlivnění fotosyntézy, přímo se tento efekt v terénu patrně uplatňuje pouze vzácně. Hodnota imisního limitu pro průměrnou roční koncentraci NO_x činí v současnosti $30 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$. Dle všeobecné shody by ani dlouhodobější vystavení lesních ekosystémů hodnotám pod touto hranicí nemělo vést k jejich poškození (Vrubel et al., 2009). Překročení

této hodnoty hrozí v současnosti spíše lokálně v okolí frekventovaných silnic, jakožto významných liniových zdrojnic těchto polutantů. Za příhodných podmínek vede přítomnost oxidů dusíku v přízemních vrstvách atmosféry ke vzniku přízemního (troposférického) ozonu), další látky významné z hlediska akutního poškození lesů. Pro vznik ozonu je nezbytné ultrafialové záření, které umožňuje příslušné fotochemické reakce se zapojením oxidů dusíku. Z hlediska lesů jsou proto zranitelnější i horské oblasti, kde existuje mohutnější tok UV záření a zároveň zde mohou být přítomny oxidy dusíku z dálkového transportu. Ozon je velmi reaktivní, jedná se o extrémně silné oxidační činidlo, působící rostlině oxidační stres. Obrana proti oxidačnímu stresu stojí rostlinu nemalé množství energie, což vede k celkovému snížení produkce i snížení rozvoje kořenových systémů. To vše pochopitelně zvyšuje náchylnost lesa vůči dalším stresovým faktorům. K uvedeným škodlivinám se místně přidávaly i další, například fluorovodík (především z výroby hliníku a fosfátových hnojiv atd.) a plynný chlór (v okolí některých chemických provozů, producentů pesticidů atd.). Z hlediska akutního působení patřila k nejzávažnějším činitelům mokrá horizontální depozice, kdy mlhy a námrazy měly zvláště v zimních měsících v exponovaných oblastech až řádově nižší (kyselější) pH oproti dešťovým srážkám a přímým působením degradovaly pletiva asimilačních orgánů. To, že k tomuto procesu docházelo nejčastěji v zimě, představuje jednu z příčin vyšší náchylnosti jehličnanů vůči poškození imisně-depozicičním stresem – jehličnany na zimu neshazují asimilační orgány. Katastrofální stav ovzduší v oblasti severozápadních Čech a severní Moravy a obecně špatný stav životního prostředí v tehdejší Československu byl i jednou z hlavních příčin nespokojenosti obyvatelstva a jedním z hlavních hybatelů změn, k nimž došlo po roce 1989, na což by se nemělo zapomínat. Rozsah problému můžeme ilustrovat na jednom příkladu: ještě v roce 1996, tedy už po provedení prvních kroků ke zlepšení stavu ovzduší, přesahovaly emise SO_2 ze dvou hnědouhelných elektráren – Prunéřova a Tušimic – o 20 % emise z celého Norska, Švédska a Finska dohromady. Mezi lety 1990–2010 však došlo k velmi výraznému poklesu emisí oxidu siřičitého. To se projevilo i poklesem jeho koncentrací a depozic (podrobněji viz [box 2](#) a [box 3](#)). Zatímco v roce 1990 byla průměrná roční koncentrace SO_2 v oblasti Krušných hor ještě přes $60 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ (tedy nadlimitní), v roce 2000 už to bylo jen okolo $10 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$. V roce 2020 byla horní mez pro posuzování koncentrace SO_2 pro zimní období ($12 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$) překročena pouze v několika oblastech Moravskoslezského a Ústeckého kraje (ale jen v některých městech a jejich okolí, nikoliv na hřebenech hor) a imisní limit $20 \mu\text{g}\cdot\text{m}^{-3}$ pro zimní průměrnou koncentraci byl překročen pouze v Třinci. Dá se říci, že i emise ostatních škodlivin klesají (viz [box 2](#) a [box 3](#)). Přesto se lesy z akutního působení kontaminantů nezpamatovávají tak rychle, jak tvrdily některé optimistické předpovědi z 90. let 20. století, a někde dokonce dochází ke zhoršování situace. Je na vině pouze klimatická změna a nevhodné nastavení lesnického hospodaření?

Box 2: VÝVOJ EMISÍ PO ROCE 1990

Po roce 1990 začaly emise oxidů síry, oxidů dusíku, amoniaku i dalších atmosférických polutantů klesat (obr. 6.5.1). Tento pokles souvisel s postupným opouštěním orientace na těžký průmysl, s odsířením hnědouhelných elektráren a s postupným zaváděním přísnější legislativy na ochranu ovzduší (od roku 1998 začaly platit emisní limity a v roce 2012 došlo pro zdroje průmyslových emisí k dalšímu zpřísnění emisních limitů), do výtopen a kotelen byl postupně zaváděn zemní plyn, skrze programy jako „Zelená úsporám“ docházelo ke snižování energetických ztrát z budov atd. Nejvýraznější pokles byl zaznamenán v případě oxidu síry, ale i u dalších látek.



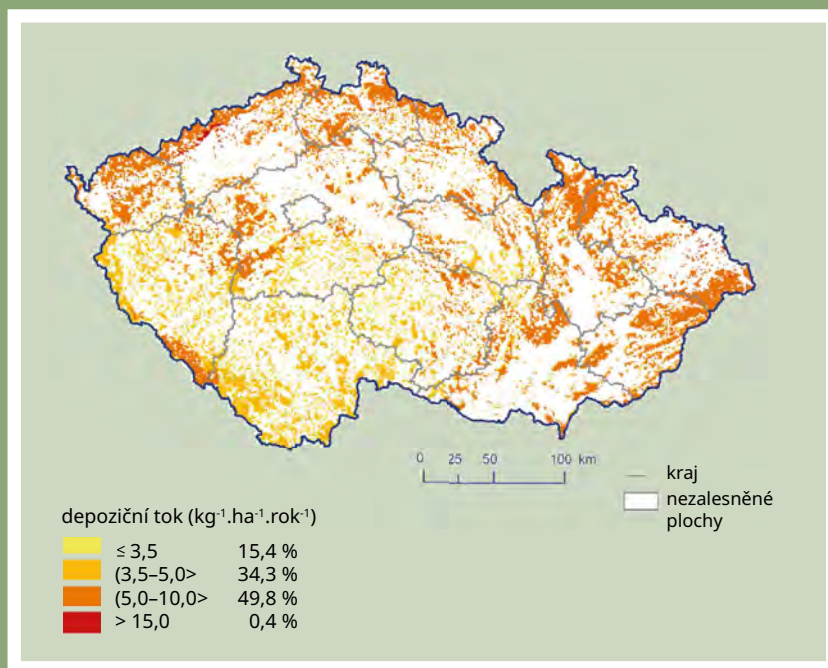
Obr. 6.5.1 Vývoj celkových emisí znečišťujících látek v letech 1990–2019. (Upraveno podle: Kassymova et al., 2020.)

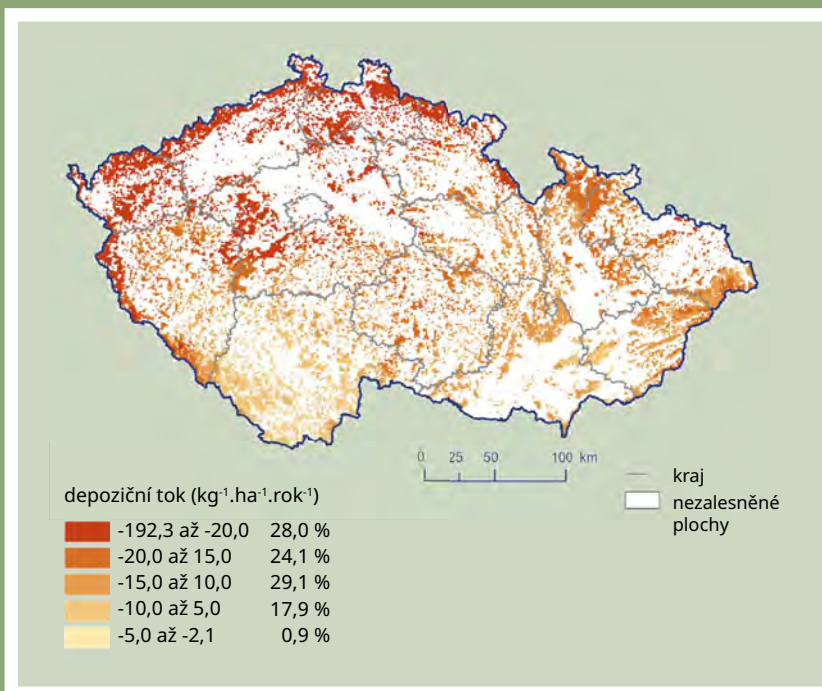
Největší podíl na tomto poklesu emisí polutantů mají změny v průmyslu a energetice. Naopak u dopravy situace po počátečním zlepšení stagnuje (souvisí to s nárůstem objemu dopravy) a výraznějšího zlepšení bude třeba dosáhnout u lokálních topenišť (domácností). Každopádně výrazný trend poklesu emisí oxidů síry a méně výrazný pokles emisí oxidů dusíku v posledních letech 20. století a okolo přelomu tisíciletí je patrný v rámci celé Evropy, zvláště pak v její střední části.

Box 3: VÝVOJ DEPOZIC DUSÍKU A SÍRY

Pro zpracování tohoto boxu a [obrázku 6.5.2](#) jsme použili údaje a data z publikace Ivy Hůnové et al., publikované v Meteorologických zprávách (2021), a z dalších prací (Hůnová et al., 2016, Hůnová et al., 2018). V roce 2019 byly nejvyšší hodnoty celkové depozice síry v Krušných horách a Beskydech (viz [obr. 6.5.2, první mapa](#)). Největší plocha lesů, okolo 50 %, ležela v depozičním pásmu 5–10 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$.

Pokud jde o celkový dusík, pak nejvyšší depozici byly v roce 2019 vystaveny Jeseníky, Beskydy, Orlické hory, Šumava a Novohradské hory. Téměř čtvrtina lesů se nacházela v depozičním pásmu nad hodnotou 10 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$. Tato hodnota přitom představuje kritickou zátěž, při jejímž překročení dochází dle současných poznatků k negativnímu narušení lesních ekosystémů. Plošně nejrozšířenější depoziční pásmo 7,5–10 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$ pokrývalo okolo 50 % plochy lesů.



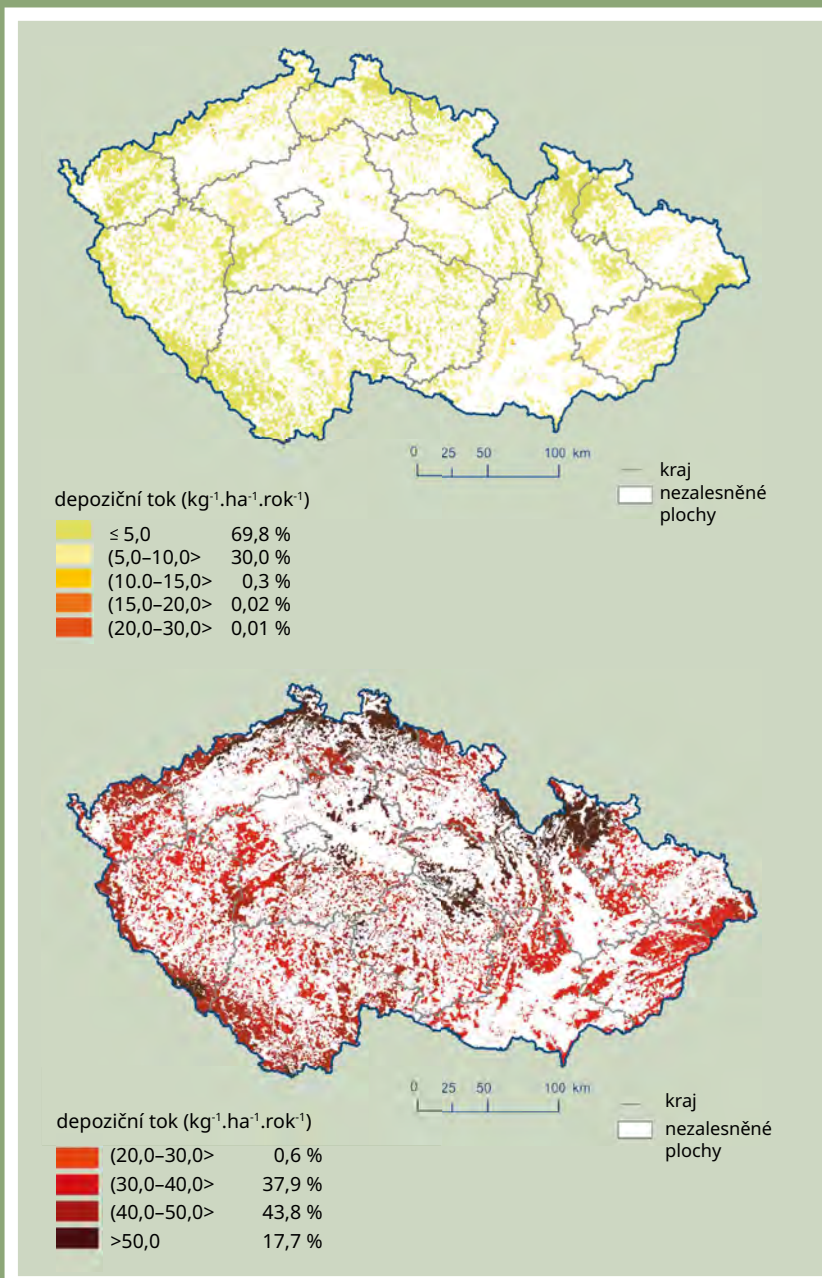


Obr. 6.5.2 Prostorové rozložení depozičních toků síry $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ do lesů v roce 2019 (první mapa); změny v tocích síry ($\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$) při srovnání let 1995 (první celorepublikové odhady depozic na základě měření) a 2019 (druhá mapa), procenta uvádějí, na jaké ploše lesů z celku (100 %) se příslušná depozice či uvedené snížení depozice vyskytlo. (Upraveno podle: Hůnová et al., 2021.)

Depoziční toky do lesů v roce 2019 byly srovnány s těmi z roku 1995, kdy byly publikovány první mapy plošných depozic pro území České republiky (viz [obr. 6.5.2, druhá mapa](#)). Z tohoto srovnání vyplývá, že u síry došlo v absolutních číslech k velkému poklesu depozic. Pro většinu plochy lesů poklesl depoziční tok síry o 10–20 $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ (přes 70 % plochy lesů). V Krušných horách došlo k ještě razantnějšímu zlepšení, na malém území byl dokonce pokles vyšší než 100 $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$ (z čehož je ale patrné, jak obrovskou zátěž představoval výchozí stav). Depozice dusíku klesala mezi lety 1995–2019 méně výrazně. Na největší ploše lesů se depoziční tok snížil v rozmezí 5–10 $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ (37 % plochy lesů), častý byl i pokles vyšší než 10 $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ (37 % plochy lesů).

Největší úlevu přinesly změny opět do dříve enormně zatížené oblasti Krušných hor. Údaje o depozicích z let 1995 a 2019 jsou vzhledem ke způsobu jejich získání dobře srovnatelné. K výraznému poklesu tedy jistě došlo nejen v emisích, ale i v depozicích okyselujících a eutrofizujících sloučenin. Autoři citované studie připomínají fakt podhodnocení celkové depozice síry a dusíku, stanovených dle v současnosti standardních postupů. Kvantifikace některých složek depozice, jako například mokré horizontální depozice, zůstává totiž problematická. Mokrý horizontální depozice, tedy lidověji řečeno mlha či námraza, představuje v našich podmínkách významný jev především od 800 m n. m. Zajímavé bude ovlivnění horizontální depozice klimatickou změnou, jelikož klimatické změny a zároveň čistší ovzduší ve smyslu nižšího výskytu možných kondenzačních jader vedou ke snížení počtu dnů s mlhou. V případě dusíku dochází ve srovnání se sírou k ještě významnějšímu podhodnocení celkových depozic. Nejsou totiž podchyceny ani některé složky suché depozice, například amoniak NH_3 či plynná kyselina dusičná HNO_3 (Hůnová et al., 2016, Hůnová et al., 2018). Tyto nepřesnosti mohou zvláště u dusíku představovat problém z pohledu vytyčení oblastí s vysokým rizikem ovlivnění porostů depozicemi a následné adaptace na tento stav (rozvedeno dále), jelikož v mapách, které zohledňují i další složky depozice (s využitím modelu CAMx a výstupů geostatistického modelování), se velmi rozrůstá oblast, kde dochází k překročení kritické zátěže ($10 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$, nebo dokonce $20 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$; viz [obr. 6.5.3](#)). Podle standardního modelu ČHMÚ leželo v roce 2019 v depozičním pásmu nad $10 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ zhruba 25 % plochy lesů, podle zpřesněného modelu jsou všechny plochy lesů v depozičním pásmu nad $20 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$. Částečně se mění i rozložení oblastí, které jsou zatíženy/ohroženy nejvíce, jelikož se zahrnutím složek suché depozice se například více zohlední depozice z intenzivního zemědělství.

Otázkou zůstává, podle jaké metodiky byla stanovena depozice při odvozování kritických zátěží. Evropské studie, jež slouží jako podklady k odvozování kritických zátěží, už příspěvek suché depozice zvažují, pokud je v dané oblasti/zemi považován za signifikantní. V této chvíli můžeme proto výsledky zpřesněných map s jistou opatrností interpretovat tak, že plocha lesů s překročenou kritickou zátěží je větší, než odpovídá standardní metodice ČHMÚ, a že mezi nejvíce zatíženými patří porosty v Hrubém Jeseníku, Orlických horách, vrcholových partiích Českomoravské vrchoviny a severní části Krušných hor.



Obr. 6.5.3 Mapa depozic reaktivních forem dusíku v lesích ($\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$) z roku 2015, vytvořená na základě standardního („ročenkového“) postupu ČHMÚ: v tomto roce vypadá situace s ohledem na překročení kritické zátěže optimisticky (horní mapa); pokud však do depozice zahrneme i další, standardně neměřené formy reaktivního dusíku (ze suché a horizontální mokré depozice s využitím modelu CAMx a metod geostatistického modelování), získáme úplně jiný obrázek: ve stejném roce došlo prakticky ve všech lesích k překročení kritických zátěží (spodní mapa). (Upraveno podle: Hůnová et al., 2018.)

6.5.2 Přetrvávající projevy depozic v lese: acidifikace a ochuzení o živiny

Na otázku položenou na konci předchozí podkapitoly, tedy jestli je při pomalém vzpamatování se lesů z působení kontaminantů na vině pouze klimatická změna a nevhodné nastavení lesnického hospodaření, odpovídáme jednoznačně, že podle nejlepších současných poznatků ne. Depozice nepochybně působí dlouhodobé změny v ekosystému. Ty jsou vázány jednak na acidifikující vliv depozice na půdu, jednak na efekt působení nadbytečného dusíku.

Podívejme se nejprve na oba efekty odděleně. Začněme acidifikací, která se ostatně studuje déle. Vlivem kyselého deště (tedy mokré depozice kyseliny sírové, siřičité a dusičné) dochází k rozpouštění části minerálních či organominerálních komplexů v půdě s následujícími důsledky: do půdního roztoku se vyplaví prvky, především bazické ionty, a může dojít k jejich migraci do nižších půdních horizontů, či dokonce k jejich ztrátě odtokem z ekosystému. Při poklesu pH dochází postupně k rozpouštění sloučenin hliníku a do půdního roztoku se dostává hliník ve své fyto toxické formě.

Hliník nacházíme v půdě v řadě komplexních sloučenin, a to především v organominerálních (humusových) horizontech a nižších půdních horizontech. Vyskytuje se ve formě hlinitokřemičitanů (živců, jílových minerálů, slíd), dále tvoří řadu minerálů, například různé hydratované formy oxid-hydroxidů (minerál gibbsit $\text{Al}(\text{OH})_3$ a další). Při poklesu půdního pH se chemie hliníku v půdě mění. Začíná přibývat rozpuštěné formy $\text{Al}[(\text{H}_2\text{O})_6]^{3+}$, což je právě ona fyto toxická forma, nejčastěji zkráceně označovaná jako Al^{3+} (volná forma hliníku – „volná“ z hlediska možnosti průniku do kořenů). Část hliníku je v půdě vázána i organickými kyselinami do nerozpustných komplexů (složitých kyselin s velkou molární hmotností, jako jsou fulvokyseliny či huminové kyseliny). Další část je vázána do sice rozpustných, ale biotou jen těžko vstřebatelných komplexů s jednoduššími organickými kyselinami, jako například s kyselinou šťavelovou, jablečnou či citronovou (Batysta, 2011). Některé z těchto kyselin už byly zmíněny v kapitolách o cyklech a mikrobiomu jako součást kořenových a mykorhizních exudátů. Člověkem vyvolaná kyselá depozice oproti tomu způsobuje jednak rozpouštění mine-

rálů hliníku, jednak rozklad kořeny nevstřebatelných komplexů hliníku s organickými látkami, což vše vede k nárůstu Al^{3+} . Tento nárůst je patrný především při poklesu půdního pH pod hodnotu 5 (Borůvka et al., 2007). Nejvyšší koncentrace volného Al^{3+} tak bývají v humusových povrchových horizontech (horizont A), které jsou silně ovlivněné depozicí a v nichž je zároveň významně zastoupena minerální složka. Jedná se o horizont s tradičně vysokou koncentrací jemných kořínků a mycelia mykorhizních hub. Právě zde se nejvíce projevuje toxické působení hliníku. To spočívá například ve zhoršení příjmu vápníku a hořčíku a v dalším zhoršení funkce kořenů, v inhibici syntézy růstových hormonů cytokininů, což může v půdě vést například ke zhoršení klíčitosti semen a poklesu růstu kořenů. Dále je inhibována funkce některých enzymů a to vše nakonec vede i ke snížení fotosyntetické aktivity. Je zřejmé, že nejprve dochází k celkovému oslabení kořenového systému (mimo zmíněné redukce růstu je známo i tloustnutí kořenů a odumírání kořenových špiček), což zhoršuje příjem živin a vody. Zde už je možná zřejmé to, co bude probíráno dále: toto oslabení zvyšuje citlivost vůči suchu a vůči nedostatku některých prvků, což vede k urychlenému chřadnutí v kombinaci s dopady klimatické změny.

Toto komplexní působení hliníku, které se nakonec projeví i v nadzemní části rostliny (kroucením a deformací především mladých listů a jejich nekrotizací, žloutnutím a odumíráním pupenů, ztrátou apikální dominance), se nazývá také hliníkový stres. Pojďme se podívat, jak je možné ho v půdě odhalit a které dřeviny jsou nejcitlivější. Mnoho druhů je vůči volnému hliníku citlivějších, pokud jsou v půdě zároveň přítomny nízké koncentrace Mg a Ca. Proto byl jako indikátor hliníkového stresu navržen poměr sumy koncentrací bazických iontů (Ca, Mg, K) Bc vůči volnému Al v půdním roztoku. Jako prahová se obvykle bere hodnota $Bc/Al = 1$, přičemž při této nebo vyšší hodnotě se nepředpokládá poškození jemných kořínků a další projevy hliníkového stresu. Dalšími možnými indikátory jsou obsahy hliníku a vápníku v jemných kořínkách. Některé studie naznačují, že nezáleží pouze na poměru Bc/Al, ale souběžně i na pH a absolutních hodnotách koncentrací Bc a Al. Samozřejmě různé dřeviny (či ekosystémy) jsou vůči hliníkovému stresu různě citlivé, což se projevuje i odchylkami od všeobecné mezní hodnoty poměru Bc/Al, jak je shrnuto v [tab. 6.5.1](#). Z tabulky vidíme, že smrk a obecně jehličnany (neplatí ale např. pro douglasku), jsou vůči hliníkovému stresu citlivější, než uvedené listnáče (duby a buky). To je zajímavé, jelikož například smrky se přirozeně vyskytují v horských smrčinách spojených s přirozeně kyselými a chudými půdami (již zmíněný konzervativní cyklus). Na těchto stanovištích však dřeviny měly proti hliníkovému přirozené obranné mechanismy. Jednak je známo, že vzrůst koncentrace volného hliníku nad určitou mez vede k exudaci organických kyselin (především kyseliny šťavelové, citronové, malonové a jantarové) kořeny i mykorhizami. Tyto kyseliny vážou hliník do hůře vstřebatelných komplexů (Brunner a Sperisen, 2013). Další významnou ochranu tvoří struktury ektomykorhizních hub vázané na kořeny hostitelských rostlin – houbový plášť a Hartigova síť. Zde je hliník imobilizován v buněčných stěnách hyf. Bylo dokonce zjištěno, a to konkrétně u smrku a břízy, že existuje i značná populační variabilita ohledně zranitelnosti hliníkovým stresem. Smrky či břízy rostoucí na kyselých půdách měly efekt tolerance vůči Al^{3+} vyšší (Kidd a Proctor, 2000). Proč se tedy (viz [tab.](#)

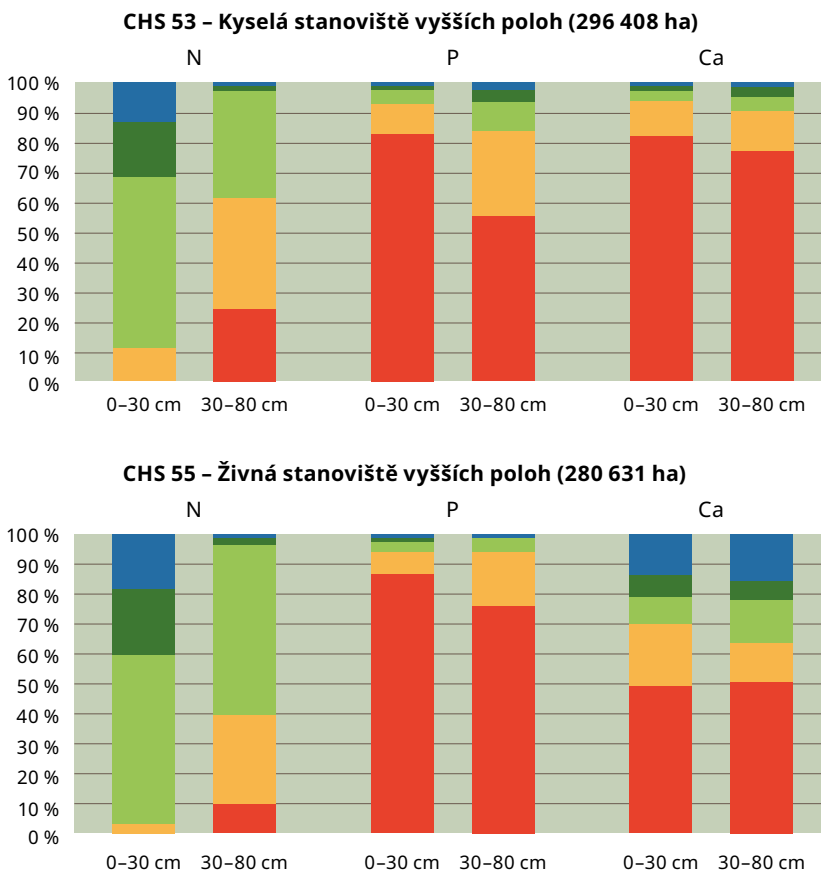
6.5.1.) označuje smrk a další jehličnany za nejcitlivější mezi dřevinami, to znamená, že v současných lesích tyto stromy hliníkový stres velmi poškozuje? Část odpovědi již byla řečena: kyselé depozice vedly k tomu, že se do půdy dostávaly kyseliny, jako kyselina sírová a dusičná, které nejen že rozpouštěly minerály, ale vyvazovaly hliník i ze zmíněných komplexů s organickými kyselinami – tedy rušily část přirozené obrany proti hliníku. Navíc vlivem antropogenních vstupů dochází k úbytku biomasy a diverzity některých mykorhizních hub, především hub ektomykorhizních vázaných na jehličnany (jak bude rozebráno dále). To vede, především u jehličnanů, k dalšímu prohloubení působení hliníkového stresu.

Tab. 6.5.1 Citlivost vybraných dřevin vůči působení hliníkového stresu. (Upraveno podle: Waldner et al., 2015)

DŘEVINA	KRITICKÁ HODNOTA PARAMETRU Bc/AI
Borovice	1,2
Smrk ztepilý	1,2
Jedle bělokorá	1,2
Douglaska tisolistá	0,3
Buk lesní	0,6
Duby	0,6
Bříza	0,8

Navzdory značnému poklesu okyselujících emisí zůstávají důsledky historické acidifikace závažným problémem. Samotná kyselost lesních půd pomalu klesá, alespoň v oblastech historicky zatížených nejvyšší kyselou depozicí. To dokládá například studie z Krušných hor, která pro plochy pod bukem zaznamenala mezi lety 2005–2017 vzrůst pH z 4,42 na pH 4,69 a pod smrkem ze 4,25 na 4,47 (Růžek et al., 2019). Rovněž v odtokových vodách malých lesních povodí pozorujeme postupné odeznívání acidifikace (Oulehle et al., 2017). Nejzávažnějším dědictvím historické acidifikace zůstává ochuzení půdy o důležité živiny, především o bazické prvky a fosfor. Klesá rovněž schopnost dřevin tyto prvky z půdy získávat, jednak s ohledem na chřadnutí kořenového systému a mykorhiz, jednak s ohledem na imobilizaci těchto prvků (týká se fosforu) vlivem acidifikace. To se následně projevuje například nedostatečnými koncentracemi prvků v asimilačních orgánech jehličnatých i listnatých dřevin. Vzhledem k tomu, že výživa dusíkem je s ohledem na depozici často luxusní a výživa fosforem a bazickými prvky naopak nedostatečná, pozorujeme často i disbalanci ve výživě, projevující se například nevhodnou hodnotou poměru N/P v asimilačních orgánech dřevin (Novotný et al., 2020). V případě lesních půd s těmito problémy hovoříme o nutričně degradovaných půdách. Mimořádně zajímavé výsledky přináší publikace Šrámek et al. (2021). Jedná

se o metodiku možností využívání potěžeby zbytků v závislosti na míře nedostatku důležitých prvků (P, K, Mg, Ca; dusíku je naopak většinou nadbytek) podle typů stanovišť. Přesněji se jedná o tzv. cílové hospodářské soubory (CHS), které jsou určitým způsobem odvozeny od lesnické typologie stanovišť. Již v kapitole 5.2 jsem se zmiňoval o rizicích ztrát prvků spojených s využitím potěžeby zbytků. Takové další odnášení prvků z ekosystému by na velké části lesních ploch ve střední Evropě nepochybně vedlo k dalšímu zhoršení zdravotního stavu lesních ekosystémů. Zmíněná metodika vychází z analýzy dosud největšího souboru dat o chemismu lesních půd v České republice, a to díky agregaci několika dřívějších databází. V rámci jednotlivých cílových hospodářských souborů pak bylo určeno zastoupení vzorků dle kategorizace úrovně zásoby prvků pro hloubky 0–30 cm a 30–80 cm. Na obr. 6.5.4 jsou prezentovány výsledky pro stanoviště ve vyšších polohách, která jsou na základě typologického systému rozdělena na kyselá a živná (odvozeno od matečné horniny a historických terénních průzkumů).



Obr. 6.5.4 Diagramy ukazují procentuální podíl vzorků půd odebraných v lesích příslušného CHS (v závorce je uvedena plocha příslušného CHS v rámci celé České republiky)

v jednotlivých kategoriích úživnosti vzhledem k výživě dřevin. Červená barva značí výrazný deficit příslušného prvku v půdě, vedoucího k výraznému deficitu ve výživě; modrá barva značí velmi dobrý obsah, vedoucí k luxusní výživě (v případě dusíku se může jednat o zásobu spojenou se saturací ekosystému). Počet vzorků v CHS 53: 0–30 cm: 387–1305 vzorků; 30–80 cm: 203–251 vzorků; v CHS 55: 0–30 cm: 281–791 vzorků; 30–80 cm: 144–193 vzorků (počty vzorků se pro jednotlivé prvky liší, proto uváděn rozptyl). (Upraveno podle: Šrámek et al., 2021.)

Na diagramech nás může zaujmout několik zjištění. Například to, že podíl vzorků se silným deficitem fosforu je alarmující a že se příliš neliší v závislosti na hloubce odběru, či dokonce ani na tom, jestli daná plocha spadá do živné, nebo kyselé řady. U vápníku již vidíme sice patrnější rozdíl ve prospěch živné řady, ale přesto i v případě tzv. živné řady byl zaznamenán silný až střední deficit vápníku v případě 60–70 % vzorků! Mohou se potom tyto lokality ještě nazývat živné? Se špatnou situací v případě fosforu a vápníku jasně kontrastuje dusík. Jelikož se jedná o vyšší polohy, můžeme zvláště v případě vrstvy 0–30 cm očekávat silný vstup dusíku z depozic.

6.5.3 Přetrvávající projevy depozic v lese: přebytek reaktivního dusíku

Na problémy s depozicí dusíku ve vztahu k různým složkám lesního ekosystému bylo v této knize upozorněno již několikrát. Za zvýšenými vstupy oxidovaných forem dusíku (NO_3^- , HNO_3) stojí v současnosti především doprava a průmysl, za zvýšenými vstupy redukovaných forem dusíku (NH_3 , NH_4^+) stojí především intenzivní zemědělství. Vzhledem k tomu, že kritické zátěže jsou stále překračovány pro velkou část lesů ve střední Evropě, podíváme se na tuto problematiku podrobněji a postupně přejdeme k popisu komplexního působení nutriční degradace půdy, depozic reaktivním dusíkem a klimatické změny na stav lesních ekosystémů na severní polokouli. Reaktivními formami dusíku budeme v této kapitole rozumět formy dusíku vstřebatelné rostlinou (třeba s pomocí mykorhizy), tedy NO_3^- , NH_4^+ a některé organické formy. V souvislosti s depozicí a jejím efektem na ekosystémy však hovoříme především o NO_3^- (oxidovaná forma) a NH_4^+ (redukováná forma). V kapitole o cyklech již bylo naznačeno, že dusík byl pro obrovské plochy lesů tradičně prvkem limitujícím produkci. To se ovšem začalo měnit s příchodem průmyslové revoluce. Nejprve byl zaznamenáván pozitivní vliv depozice dusíku na lesy, projevující se zhruba od poloviny 20. století navýšením produkce (přírůstu) dřevin: nadbytečný vstup dusíku zkrátka působil podobně jako minerální hnojivo na polích. Tento pozitivní efekt měl však svou horní mez. Tato horní mez je dána hodnotou tzv. kritické zátěže (*critical load*). Jakmile dojde k překročení kritické zátěže, začínají se projevovat negativní dopady zvýšených vstupů reaktivních forem dusíku na stav lesa. V případě přírůstu leží práh mezi pozitivním a negativním efektem reaktivních forem dusíku okolo hodnoty $26 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ pro bukové porosty a $20\text{--}22 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ pro smrkové porosty (Braun et al., 2017). Při překročení těchto

hodnot tedy již dochází k poklesu přírůstu u jmenovaných dřevin. Zdá se, že v rámci střední Evropy kulminovalo zvyšování přírůstu buku někdy v první polovině 90. let 20. století, u smrky to bylo ještě o zhruba dekádu dříve (Meining et al., 2008). Zvýšení přírůstu u lesa vlivem „dusíkového hnojení“ mělo s polní kulturou společné ještě jednu věc. Hnojení na poli vede k tomu, že rostliny zde pěstované mají masivně vyvinutou nadzemní část, ale chabě vyvinutý kořenový systém. Zkrátka prvků mají díky masivnímu hnojení luxusní množství, a tak není potřeba tolik vyživovat kořenový systém a mykorrhizní houby a upadá rovněž produkce kořenových exudátů. Polní plodiny jsou tedy jako mohutné paláce na chatrných základech. K podobnému jevu došlo i v lesních ekosystémech. Ovšem les na rozdíl od pole není krátkověkou kulturou. S každým dalším rokem roste pravděpodobnost příchodu disturbance. A rezistence lesního ekosystému vůči disturbancím je do velké míry vázána na zdravě vyvinuté kořenové systémy s mykorrhizami a půdním mikrobiem.

6.5.4 Vztah mezi charakterem cyklu prvků v lese a jeho citlivostí vůči depozici

Z vícero empirických studií vyplývá, že existuje závislost mezi charakterem cyklu v lesním ekosystému (recyklačního neboli konzervativního cyklu na jedné straně a otevřenějšího neboli dynamického cyklu na straně druhé; viz [kap. 5.2](#)) a mírou zranitelnosti lesa depozicí reaktivním dusíkem (což se odráží i v různých hodnotách kritických depozic pro různé lesy). Nejohroženější jsou boreální jehličnaté lesy, tedy systém, který se nejvíce blíží konzervativnímu cyklu. Hodnota kritické depozice leží pro tento typ ekosystému ještě níže než pro temperátní jehličnatý les (nedávno byla aktualizována na hodnotu 2-5 kg.ha⁻¹.rok⁻¹ v závislosti na typu tajgy). Rotter et al. (2020) dal v teoretickém modelu tato zjištění do souvislosti s převládající vstřebávanou formou dusíku v příslušném lesním ekosystému a způsobem přístupu kořenů a mikrobiomu k formám dusíku. Na jedné straně tak stojí systém, v němž jsou stěžejní organické formy dusíku a mobilita dusíku v půdním profilu je obecně velmi malá – dusík, který je uvolňován saprotrofními houbami, mykorrhizními houbami či půdními bakteriemi, je totiž vzhledem k přirozeně silnému nedostatku tohoto prvku v systému ihned zabudován zpět do biomasy. Hot-spoty s mobilními formami dusíku jsou tudíž velmi lokální a objem půdy s přímou kompeticí mezi členy mikrobiomu a kořeny o dusík je silně potlačen. Tento systém udržuje velmi těsnou recyklaci a odpovídá konzervativnímu cyklu. Množství produktů fotosyntézy posílaných ze strany dřevin do půdního prostředí je v tomto typu systému závislé na dostupnosti dusíku: čím je dusíku více, tím menší podíl asimilátů posílají rostliny do kořenů, mykorrhiz a mikrobiomu. Tyto typy ekosystémů jsou proto nejcitlivější k nadbytečnému vstupu dusíku. Na druhé straně stojí systém, kde jsou minerální formy dusíku v půdním profilu mnohem dostupnější. Zásobník rozpustných a vstřebatelných forem dusíku je tedy „globálnější“. Biomasa půdních bakterií je vyšší. Dochází k přímějšímu kontaktu jednotlivých členů půdního prostředí ve vztahu ke sdílení dusíku či kompetici o něj. Cyklus dusíku v těchto lesích je rozvolněnější. Dle modelu by množství produk-

tů fotosyntézy posílané dřevinami do půdního prostředí mělo být (relativně vzhledem k primární produkci) v tomto systému nižší než v konzervativním cyklu, ale nezávislé na nadbytečném vstupu dusíku. Ideální zástupce tohoto lesa splývá s ideálním zástupcem dynamického cyklu a v našich podmínkách se mu nejvíce blíží bohaté smíšené lesy s ušlechtilými listnáči, jako jsou javory, jasany, třešeň a jilmy, či lužní lesy.

6.5.5 Detailní popis komplexního působení reaktivního dusíku na lesní ekosystémy

Depozice reaktivním dusíkem ovšem v lesních ekosystémech ovlivňuje více procesů, nežli „pouze“ produkci nadzemní či podzemní biomasy. Pojďme se nyní podívat na procesy, které jsou nadbytečným vstupem dusíku ovlivněny (zpracováno převážně dle Bobbink et al., 2022).

Půdní chemismus

Nadbytečný vstup dusíku mění mikrobiální procesy v půdách a přímo ovlivňuje i půdní chemismus. Tyto změny lze indikovat například poměrem jednotlivých forem rozpustného dusíku v půdním roztoku. Používá se poměr rozpuštěných organických forem dusíku (DON) k celkovému rozpustnému dusíku (TDN) či k rozpuštěným anorganickým formám (tedy opět NO_3^- a NH_4^+ , značený jako DIN).

Zvyšování obsahů redukováných forem minerálního dusíku, tedy NH_4^+ , vede navíc k další acidifikaci prostředí. Je tomu tak proto, že nadbytečný NH_4^+ využívají mikroorganismy v procesu nitrifikace (viz [kap. 5.2](#)), která probíhá dle reakce:

1. krok: $\text{NH}_3 + \text{O}_2 \rightarrow \text{NO}_2^- + 3\text{H}^+ + 2\text{e}^- + \text{energie}$
2. krok: $\text{NO}_2^- + \text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{NO}_3^- + 2\text{H}^+ + 2\text{e}^- + \text{energie}$

Tato reakce uvolňuje H^+ , a přispívá tedy k dalšímu okyselování půdního roztoku, což dále podporuje ztrátu bazických prvků, uvolnění Al^{3+} a znepřístupnění fosforu. Rizikovým procesem spojeným se saturací lesních ekosystémů dusíkem je následně vyplavování dusičnanů do lesních říček a potoků. Tento proces závisí na poměru C/N v horizontech F + H. Zdá se, že jistým prahem je hodnota poměru C/N 25, pokud poměr klesne pod tuto hodnotu nebo depozice vystoupá nad 10–15 $\text{kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$, koncentrace dusičnanů v odtokových vodách prudce stoupne a působí eutrofizaci v odtokových vodách (Borken et al., 2004). Do vztahu mezi C/N a vyplavováním dusičnanů však vstupují i další proměnné, jako například typ lesa a disturbance. Co se týče typu lesa, zdá se, že konzervativnější cyklus je více „propustný“ pro nadbytečný N při poklesu poměru C/N pod hodnotu 25, jak vypovídají data ze srovnání sousedního smrkového a bukového lesa. Hodnota 25 jako práh pro uvolňování dusičnanů z lesa do povodí je tedy závaznější pro lesy s typem hmusu mor, tedy pro původně konzervativní (recyklační) cyklus.

Do procesů eutrofizace povodí z lesů vstupuje i lesní hospodaření. Holosečný způsob, zvláště je-li aplikován plošně, jako například při likvidaci rozsáhlé kůrovcové kalamity, a je-li spojený s vyklížením plochy (odtěžením souší, likvidací náletů včetně buřeně), má velký potenciál způsobit eutrofizaci potoků odtékajících z těchto ploch. Proč? Protože zrušení primárních producentů na ploše vede k zániku regulační funkce kořenů a mycelií mykorrhizních hub. Naopak se nashromáždí mikrobiální procesy rozkladu SOM: amonifikace a nitrifikace. Velké množství uvolněných živin však nemá kdo zpracovat a cyklus se stává velmi otevřeným.

Vliv nadbytečného vstupu dusíku na mikrobiální procesy v ekosystému a schopnosti lesní půdy poutat uhlík rovněž závisí na typu cyklu: nízký a krátkodobý nadbytečný vstup dusíku vede v přirozeně dusíkem silně limitovaných ekosystémech ke stimulaci mikrobiální aktivity, kořenové respirace a urychlení dekompozice organické hmoty, a tedy ke ztrátám sekvestrovaného uhlíku. Na druhé straně stojí lesy dusíkem přirozeně bohaté, kde dlouhodobá depozice velkých dávek vede ke snížení dekompozice organické hmoty (DeForest et al., 2004, Janssens et al., 2010). Mezi těmito extrémy leží celá řada případů, vytvářející nesmírně komplexní paletu situací.

Bod saturace přírůstu

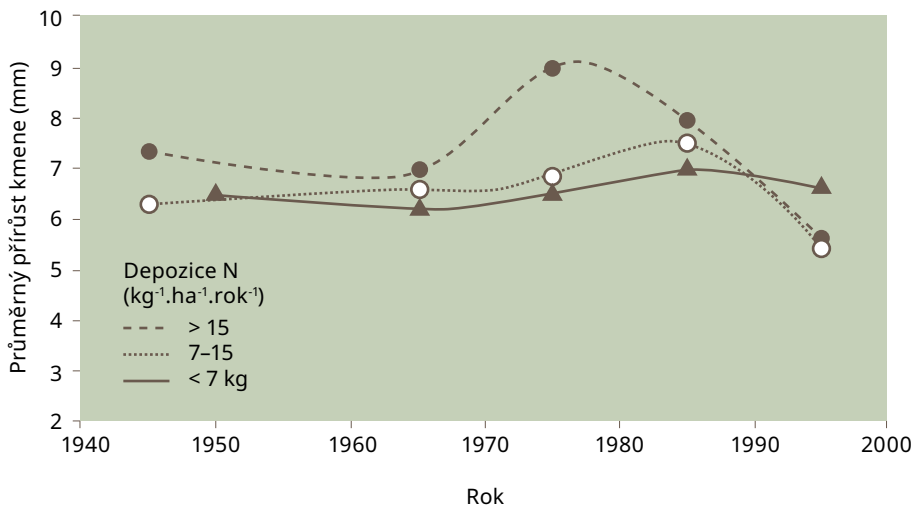
Jak již bylo řečeno, depozice reaktivním dusíkem vede nejprve k nárůstu produkce lesního ekosystému, od určitého bodu – nazvěme ho bodem saturace – se však produkce začne propadat. Závislost mezi přírůstem smrku v různých depozičních pásmech a časem je znázorněna na [obr. 6.5.5](#). Jedná se o starší práci, a tak časová osa zasahuje pouze k roku 2000. Zde již vstupuje do hry jistě i klimatická změna a vidíme, že produkce se nejvíce propadá v nejvyšším depozičním pásmu (nad hodnotou $15 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$). Tento propad přírůstu klesá až hluboko pod hodnoty před zvýšením depozice. Roli zde bude hrát jev nazývaný synergické působení stresových faktorů. Jde o to, že pokud dva stresové faktory působí současně, mají na systém silnější dopad, než by odpovídalo pouhému součtu (sumě) jejich působení.

Zajímavé je, že růstové odezvy se zdají být stejné na kyselých i bazických půdách. Obecně však platí, že v dlouhodobějších studiích podél měřených gradientů depozice se lesy jeví citlivější než v krátkodobých studiích, kde se dusík do systému experimentálně přidává (např. ve formě NH_4NO_3). Gradientové studie z terénu jsou tedy cennější, co se týče odvozování kritických zátěží.

Výživa stromu

Jak již bylo řečeno, dnes máme mnoho stanovišť s luxusní zásobou dusíku. Dusík tak vlivem lidských aktivit přestal být pro velké plochy ekosystémů prvkem limitujícím produkci. Stále častěji se setkáváme s limitací nedostatkem fosforu a draslíku (Schmidt et al., 2015). Objevující se nerovnováha ve výživě se projeví změnami v poměrech N/P a N/K v asimilačních orgánech směrem k vyšším hodnotám, jak bylo dokázáno v depozičním pásmu $10\text{-}50 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ (Braun et al., 2020). Jak ukazuje nedávná metaanalýza, vzrůst poměru N/P v biomase je všeobecně rozšířenou reakcí na zvýšené vstupy N (Peng et al., 2019).

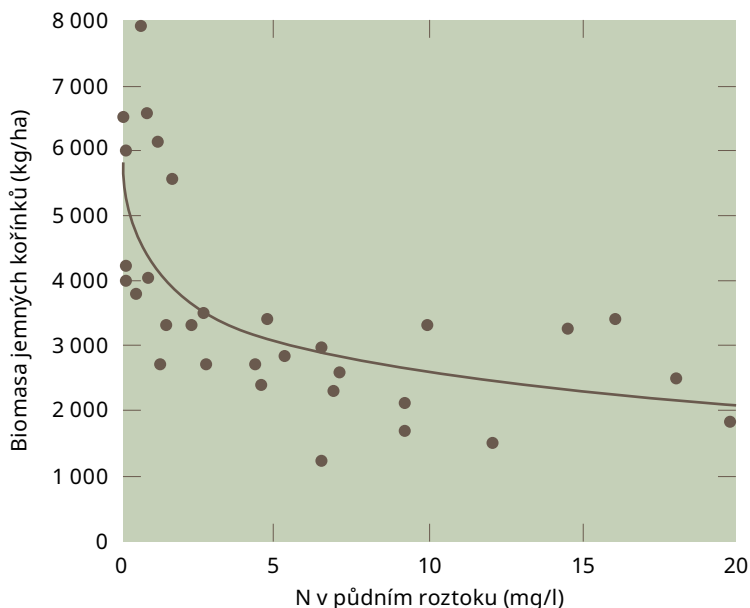
V případě úbytku Mg v asimilačních orgánech dřevin hraje podstatnou roli acidifikace dusíkem a následné vyplavování prvků. Pro některé prvky bude podstatným faktorem zhoršení jejich příjmu vyšší koncentrace NH_4^+ v půdním roztoku (především vlivem intenzivního zemědělství), která snižuje efektivitu příjmu dalších iontů. Pokud ještě dusík stimuluje růst, dochází rovněž k tzv. zředovacímu efektu, kdy nárůst biomasy není provázen adekvátním zvýšením příjmu prvků, a dochází tak ke snížení jejich obsahů v biomase. Nicméně za hlavní příčinu zhoršení výživy vlivem nadbytečného vstupu dusíku se považuje dopad zvýšených vstupů dusíku na mykorrhizní houby.



Obř. 6.5.5. Přírůst kmene smrku (mm) sdružený do skupin podle hodnot mokré depozice N. Zrychlení růstu v nejvyšší depoziční třídě i jeho následný pokles ve dvou nejvyšších depozičních třídách jsou signifikantní na hladině $p < 0,01$. Suchá depozice přidává v těchto případech dalších 10–20 % k uvedeným depozičním tokům. (Upraveno podle: Nellemann a Thomsen, 2001.)

Co se děje v podzemí?

Jak již bylo naznačeno, dusík je řídicím prvkem, který především u dusíkem silně přirozeně limitovaných systémů (konzervativní cyklus) řídí investice stromů do podzemních částí. S tím souvisí následující experimentální zjištění: existují silné důkazy pro to, že nadbytečný vstup depozice reaktivním dusíkem zapříčiňuje snížení biomasy jemných kořínků a rovněž délky a vitality kořenů (obr. 6.5.6). I v tomto případě se hodnota kritické depozice pohybuje v rozmezí 10–15 $\text{kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$. Slaběji vyvinutý kořenový systém samozřejmě vytváří predispozici pro silnější dopady klimatické změny, především s ohledem na působení sucha, patogenních hub a větrných kalamit. Důležité je, že pokles biomasy kořenů je jev vratný. Při snížení depozic dochází k opětovnému nárůstu kořenové biomasy a vitality kořenů, jak dokládá řada studií, například s borovicí lesní, douglaskou tisolistou a smrkem ztepilým.



Obř. 6.5.6 Biomasa jemných kořínků smrku ztepilého v závislosti na koncentraci N v půdním roztoku. (Upraveno podle: Matzner a Murach, 1995.)

Tato regenerace byla pozorována například při experimentálním snížení depozice z $56 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ na $4 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ v případě borovice a z $36 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ na méně než $5 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ v případě douglasky a smrku (Braun et al., 2022).

Nadbytečný vstup reaktivního dusíku negativně ovlivňuje mykorrhizní houby s řadou klíčových negativních efektů na fungování a stabilitu lesních ekosystémů. Pokud se zaměříme na produkci plodnic, jsou méně zranitelné druhy, jejichž valence k různým ekologickým gradientům je širší (generalisté). Tak jsou například rody lakovka (*Laccaria*), čechratka (*Paxillus*), plesňák (*Thelephora*) a pestřec (*Scleroderma*). Naopak rody čirůvka (*Tricholoma*), pavučinec (*Cortinarius*) a klouzek (*Suillus*) patří k citlivějším (Arnolds, 1991). V Nizozemí kleslo průměrné množství ektomykorrhizních druhů v letech 1912–1983 ze 71 na 38, zatímco množství druhů dřevokazných hub stouplu z 38 na 50 (Arnolds, 1991). Podobná zjištění přinášejí i další studie z různých zemí Evropy. Klesá především diverzita ektomykorrhizních hub a při vyšších depozicích (nad $15 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$) se drasticky mění složení tohoto společenstva. Bylo to prokázáno například u smřčin ve Švédsku, ale i u smíšených dubových lesů v jižním Švédsku. Pokles růstu podhoubí a pokles diverzity mykorrhizních hub byl prokázán i v bukových lesích ve Švýcarsku, podél gradientu od 16 do $33 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$, přičemž prahová hodnota, kdy začalo docházet k prudkému poklesu, ležela někde mezi $22\text{--}23 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ (De Witte et al., 2017). V celoevropské gradientové studii byly pro ektomykorrhizní houby stanoveny následující kritické hodnoty depozice: podkorunová depozice $5,8 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1} \cdot \text{rok}^{-1}$ pro ECM vázané na jehličnaté lesy a $9,2$ pro ECM vázané

na listnaté lesy. To odpovídá celkové depozici $10,6 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$ pro jehličnaté a $13,7 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$ pro listnaté lesy (Van der Linde et al., 2018). Pro ECM v borových porostech leží tento práh ještě níže, a to někde v rozmezí hodnot $5\text{--}10 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$ (Jarvis et al., 2013).

Hlavním vysvětlujícím faktorem citlivosti příslušných hub k depozici dusíkem se zdá být jejich enzymatická výbava k dolování N přímo ze zásobníků organické hmoty v půdě. Druhy schopné štěpit a využívat organické zdroje paří k těm nejcitlivějším. Z toho vyplývá i to, že AM houby se zdají být vůči nadbytečnému vstupu dusíku obecně odolnější. Mezi nejzranitelnější pak patří EM houby z chudých jehličnatých lesů (Lilleskov et al., 2019). Některé studie naznačují, že při dlouhodobém působení depozice N dochází ke změnám společenstva směrem od konzervativního cyklu k dynamickému. Dokládá to například vzrůst poměru bakterií k houbám při depozicích mezi $30\text{--}40 \text{ kg}\cdot\text{ha}^{-1}\cdot\text{rok}^{-1}$ (Zechmeister-Boltenstern et al., 2011). Právě v lesích dynamického cyklu nacházíme vyšší biomasu bakterií, oproti biomase bakterií v lesích konzervativního cyklu, což reflektuje i vyšší poměr bakterie/houby.

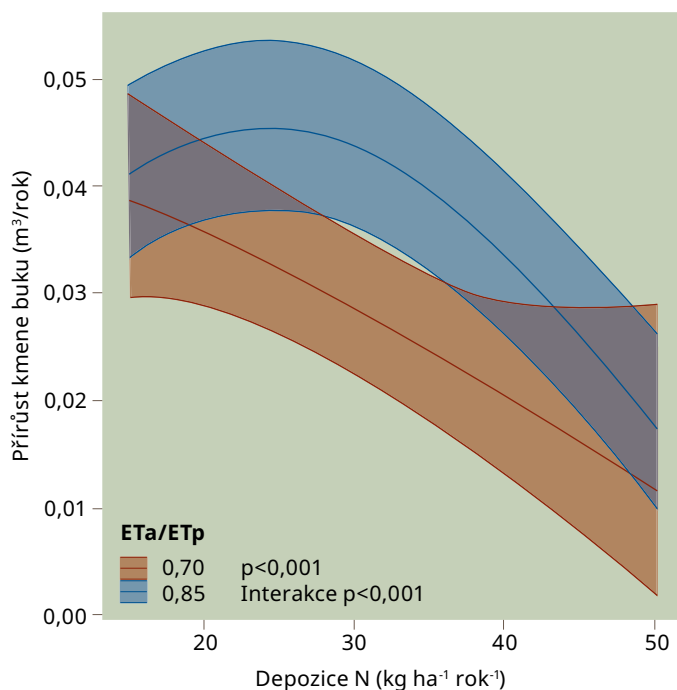
Les vystavený nadbytečné depozici reaktivního dusíku se tedy může postupně měnit (pokud k tomu má prostor) a blížit se k dynamickému cyklu (složení dřevin, bylin i půdního mikrobiomu), což může vést ke snížení působení reaktivního dusíku jako stresového faktoru. Tato změna může probíhat samovolně, nebo s přispěním lesního managementu ve smyslu změny druhové skladby dřevin. Přesto však musíme uvážit jedinečnost současné situace: většinou se zvyšuje pouze dostupnost dusíku. Naopak u dalších prvků nastávají problémy. Tradiční, tzv. živná stanoviště jakožto doména lesa s dynamickým cyklem, byla obohacena především o bazické ionty a o fosfor a až sekundárně v důsledku zvýšené biologické aktivity půd i o dusík. Jednostranné obohacování dusíkem představuje unikátní situaci i v souvislosti s lesnickou typologií. Vznikají tak z hlediska podmínek úplně nové typy stanovišť a tento jev ještě podtrhuje klimatická změna. Na závěr této části ještě poznamenejme, že ovlivnění lesa dusíkem se zdá být vratným jevem. Již předešle zmiňovanou regeneraci kořenových systémů při experimentálním snížení depozice doplňují novější terénní studie, dokládající, že i společenstvo ektomykorhizích hub je při snížení zátěže dusíkem schopné (alespoň částečně) regenerovat (Van Strien et al., 2018, Choma et al., 2017).

6.5.6 Kombinované působení stresu a adaptace vůči němu

V této kapitole jsme se prozatím věnovali komplexnímu vlivu znečištěného ovzduší na lesní ekosystémy. Probrali jsme stále živé dědictví historické acidifikace půd i v současnosti aktuální vliv depozic reaktivního dusíku. Již na několika místech této knihy bylo naznačeno, že se stresové faktory mohou kombinovat. Stresové faktory (stresory) se často dělí na abiotické (vítr, depozice, sucho, pozdní mrazy atd.) a biotické (hmyz, patogenní houby atd.). Působení faktoru abiotického často vytváří předpoklad pro vyšší škody způsobené stresorem biotickým. Například su-

cho vytváří ve smrkových monokulturách vhodné podmínky pro šíření lýkožroutů. Rovněž jeden biotický stresor může vytvořit podmínky pro silnější působení jiného stresoru biotického. Například poškozování kmene přemnoženými kopytníky vytváří vyšší náchylnost dřeviny k proniknutí patogenních hub (viz kap. 4.3 a 4.6). Známe i případy, kdy jeden abiotický stresor posiluje působení jiného abiotického stresoru. Příkladem může být už uvedené působení náhlých poklesů teplot a akutně vysokých koncentrací kyselých plynů, které vedlo k odumření rozsáhlých ploch lesa v průběhu 2. poloviny 20. století. Vidíme tedy, že působení jednotlivých stresorů se může navzájem kombinovat. Pokud se v kombinovaném efektu pouze sčítají efekty jednotlivých stresorů, hovoříme o kombinaci aditivní (lineární). Představme si například suchý rok, ve kterém došlo ke zvýšení mortality zmlazení dřevin v oplocence a tato mortalita činila x %. Mortalitu zmlazení ovšem zvyšuje i přemnožená býložravá zvěř, a to v roce s normálními srážkami o y %. Pokud by působení obou stresorů bylo aditivní, pak by mortalita dřevin mimo oplocenku v suchém roce činila $z = x + y$ %. Tušíme, že tato situace bude pravděpodobně vzácná. Spíše bychom očekávali, že reálné z bude vyšší než $x + y$. V takovém případě působení jednoho stresoru zesiluje působení jiného stresoru. V případě takového nelineárního zesilování hovoříme o již zmíněném synergickém působení stresorů.

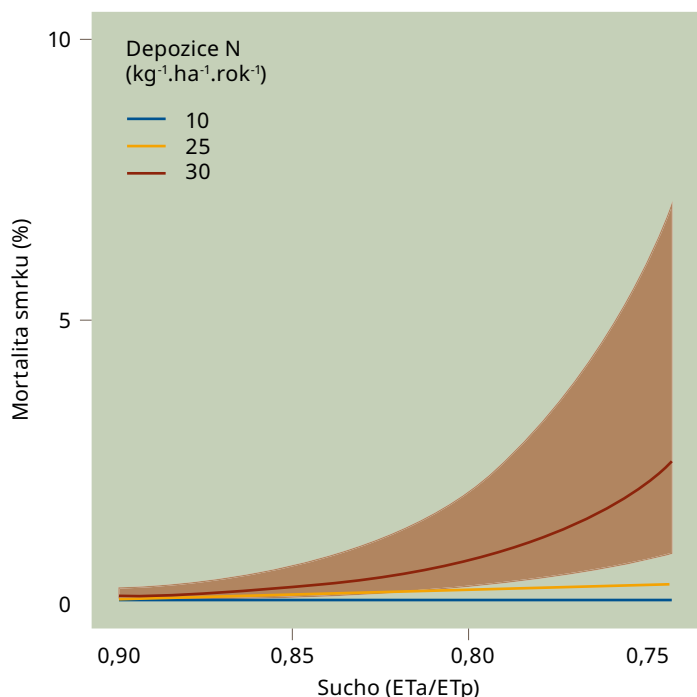
Pojďme se tedy podívat na různé případy kombinovaného působení stresorů. U smrku (*Picea rubens*) byl například prokázán signifikantní nárůst poškození mrazy při depozici reaktivního dusíku, a to vyšší než cca $15 \text{ kg.N.ha}^{-1}.\text{rok}^{-1}$ (Perkins et al., 1999). Ukázalo se rovněž, že i nízké obsahy fosforu a draslíku v jehlicích vedou k větší citlivosti smrku vůči mrazu (Jönsson et al., 2004). Pokud jde o citlivost vůči suchu, máme k dispozici spoustu studií, které dokládají, že zvýšený vstup dusíku zvyšuje citlivost stromů vůči suchu. Názorný příklad je uveden na [obr 6.5.7](#). Zde je znázorněno, jak narůstající depozice vede k prohlubování snížení přírůstu buku v suchém roce (červená křivka). Vidíme, že ve vlhkém roce (modrá křivka) přírůstek s depozicí pro buk nejprve stoupá, přičemž kulminuje okolo hodnoty $25 \text{ kg.ha}^{-1}.\text{rok}^{-1}$. Při působení jednoho stresoru – reaktivního dusíku – má tedy křivka i kvalitativně jiný charakter než při působení dvou stresorů – reaktivního dusíku + sucha (Braun et al., 2022b).



Obř. 6.5.7 Přírůřt kmene buku lesního ve Švýcarsku ve vztahu k míře depozice. Interakce sucha a depozice znázorňují dvě regresní křivky: jedna zobrazuje vývoj přírůřtu kmene během vlhkých podmínek (poměr mezi aktuální a potenciální evapotranspirací je 0,85) – modrá křivka; druhá pak zobrazuje vývoj v suchém roce (poměr mezi aktuální a potenciální evapotranspirací je 0,70) – červená křivka. Získáno z 91 výzkumných ploch, ověřováno 7 400 stromů. (Upraveno podle: Braun et al., 2022.)

Zvýšení vlivu sucha na dřeviny s rostoucí depozicí dusíku může mít několik příčin. Mezi nejzávažnější patří snížení biomasy mycelia mykorhizních hub, snížení biomasy jemných kořínků, zvýšení kompetice o vodu s přizemní nitrofilní bylinnou vegetací, zvýšení vodivosti průduchů a dysbalance ve výživě. Jelikož snížení kolonizace kořenů mykorhizními houbami otevírá cestu k průniku kořenových patogenů do dřeviny, máme zde již poměrně komplikovanou síť zesilujících efektů: nadbytek reaktivního dusíku + sucho + kořenové patogeny + hmyzí škůdci. Není tedy divu, že dochází k výraznému nárůřtu mortality dřevin. Mezi nejcitlivější dřeviny patří jehličnany. [Obřázek 6.5.8](#) opět vychází z terénní studie podél gradientu depozice reaktivním dusíkem ve Švýcarsku. Pozorování bylo prováděno po dostatečně dlouhou dobu 36 let a hodnoceno bylo 76 lokalit. Obřázek jasně ukazuje silnou interakci mezi působením reaktivního dusíku a sucha na mortalitu smrku vlivem lýkožrouta smrkového jako finální příčiny. Z obřázku vyplývá, že společné působení sucha a dusíku vede k nárůřtu počtu kůrovcem napadených a usmrčených jedinců smrku. Působení

dvou abiotických stresových faktorů vázaných na změny způsobené člověkem zde tedy vede k silnějšímu působení stresoru biotického (Braun et al., 2022).



Obř. 6.5.8 Mortalita smrku ztepilého ve Švýcarsku v souvislosti s působením sucha, opět měřená pomocí poměru aktuální a potenciální evapotranspirace, při interakci s depozicí reaktivním dusíkem. Měřeno 1 132 stromů po dobu 36 let (přes 130 000 pozorování). (Upraveno podle: Braun et al., 2022.)

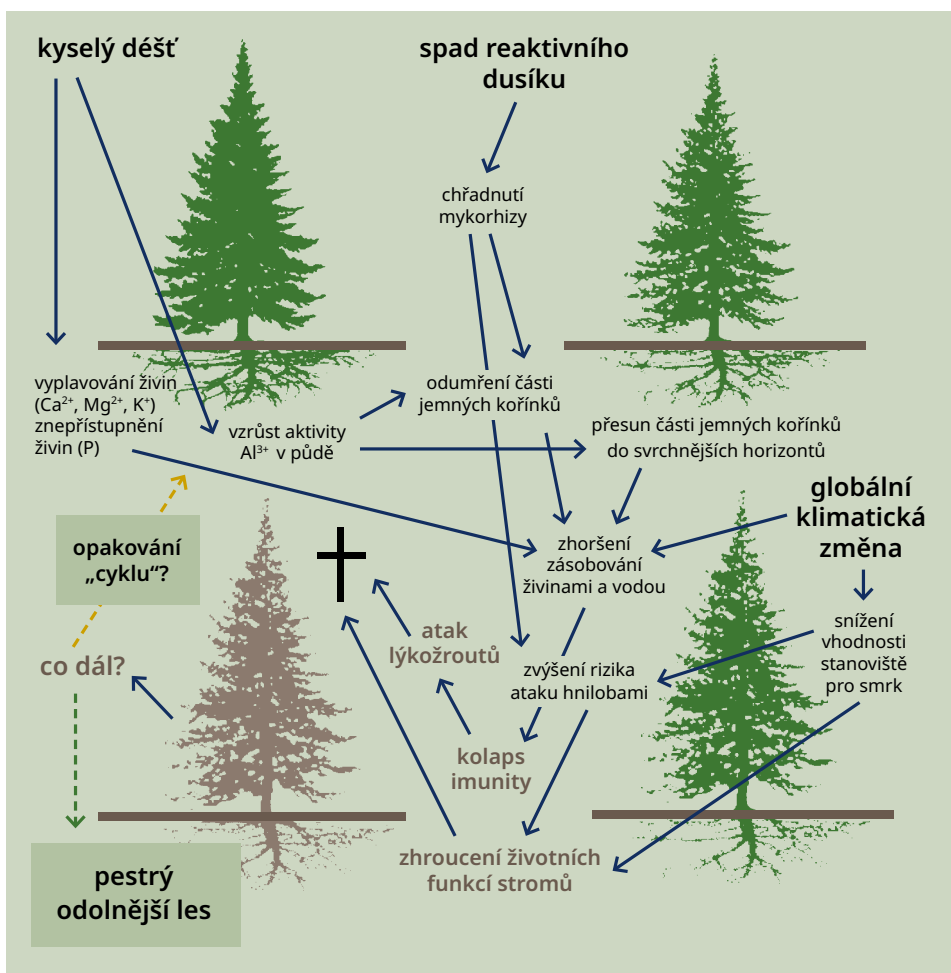
Ohroženy ovšem nejsou pouze dřeviny jehličnaté, ale i listnáče. Například bylo prokázáno, že společné působení nízkých srážek, vysokých teplot a celkové depozice dusíku nad 33 kg·ha⁻¹·rok⁻¹ vede k nárůstu predispozice poškození dubů nejrozličnějšími patogeny a souvisí s tzv. akutním syndromem poškození dubu (*Acute Oak Decline syndrome*, AOD; Brown et al., 2018).

Vzhledem ke všem uvedeným okolnostem nás nepřekvapí, že současná vlna chřadnutí lesů bývá vysvětlována jako důsledek kombinovaného působení stresorů. Na činnost člověka vázané abiotické stresové faktory, jako například půdní acidifikace či projevy klimatické změny, působí rozsáhlé změny v ekosystému, které vedou k výraznému zmenšení odolnosti porostů vůči stresovým faktorům biotickým, jako například vůči kůrovci nebo václavce. Sucho samo o sobě například zvyšuje riziko útoku biotických patogenů, a to nejen už zmiňovaného kůrovce, ale třeba i václavky (Holuša et al., 2018). Sucho však zároveň například snižuje i dostupnost fosforu, jak bylo dokázáno pro tem-

perátní lesy (Zhang et al., 2020). Během dlouhotrvajícího sucha se totiž zvyšuje deficit ve výživě téměř všemi prvky: půdní roztok vysychá a aktivita půdního mikrobiomu klesá. Nutriční stres pak může dále zvyšovat riziko poškození či smrti kvůli dalším abiotickým či biotickým stresovým faktorům (Bal et al., 2015). K signifikantnímu nárůstu aktivity lýkožrouta v borových porostech Severní Ameriky vede kombinované působení reaktivního dusíku a ozonu (Jones et al., 2004). Zvýšený výskyt biotických patogenů u smrku jako výsledek kombinovaného působení klimatické změny, depozice a půdní acidifikace popsali v rámci České republiky Emil Cienciala et al. (2017). Podobně vysvětlila Braun et al. (2020) negativní trendy ve výživě listů buku jako výsledek působení depozice dusíkem, ozonu, klimatické změny a půdní acidifikace způsobené vysokými kyselými zátěžemi v 80. letech. Většina zmiňovaných studií zdůrazňuje kombinované působení projevů klimatické změny, depozice reaktivním dusíkem, historické degradace půdy a případně ozonu. Takové kombinované působení stresorů potom vede k nejzávažnějším důsledkům (Carter et al., 2017). Zvyšování rezistence lesa vůči kombinovanému působení antropogenně indukovaných stresových faktorů a s nimi souvisejících faktorů sekundárních, nejčastěji biogenních, se zdá být klíčovou podmínkou udržitelného lesnictví v 21. století. Přesto toho o kombinovaném působení stresorů a zesilujících či zeslabujících interakcích mezi nimi víme stále málo a studie zabývající se kvantifikací kombinovaného působení stresu jsou vzácné. Kombinované působení stresorů je totiž velmi obtížné modelovat a modely se často ukazují spíše jako nástroj vhodný pro definování klíčových procesů než pro kvantifikaci příslušných efektů.

Pokud bychom si měli synergické působení stresorů v prostoru a čase vysvětlit na konkrétním případě, nejvhodnější pro naše podmínky se zdá být chřadnutí smrku. [Obrázek 6.5.9](#) znázorňuje synergické působení již zmíněných příčin. Nejdříve acidifikace vlivem kyselých dešťů (60.–80. léta 20. století) působí ochuzení svrchních horizontů o některé živiny a hliníkový stres. Hliníkový stres vede buď k odumření části jemných kořínků, nebo k jejich přesunu do svrchnějších horizontů. Zde je méně minerálních částic, tedy méně zdrojů volného hliníku. Synergicky působí reaktivní dusík, a to tak, že vede k oslabení mykorhizy, čímž zvýší míru poškození kořínků hliníkovým stresem a rovněž prohloubí nedostatečnou výživu a zásobení vodou. To ústí ve značné snížení odolnosti smrku vůči houbovým patogenům, například václavce. Další synergii působí projevy klimatické změny: častější výskyt suchých let a větrných period vede k rozvratu porostů silně oslabených větrnými a kůrovcovými kalamitami. Jelikož se jedná o převážně jednodruhové a stejnověkové porosty, les odumírá na obrovských plochách. Poučí se lesní management z chyb, nebo dojde k vytvoření nové generace extrémně zranitelných porostů? Jak by vůbec adaptace porostů vůči kombinovanému působení stresu měla vypadat? Do velké míry se jedná o stále otevřenou a relativně novou otázku. Jelikož i v rámci České republiky existují značné rozdíly v zatížení jednotlivých oblastí různými stresovými faktory, je vhodné vytvořit si přehled o oblastech, které jsou nejvíce rizikové. K tomu mohou posloužit například podklady Českého hydrometeorologického ústavu (ČHMÚ), který dlouhodobě monitoruje depozice, podklady České geologické služby (ČGS) a Výzkumného ústavu lesního hospodářství a myslivosti (VÚLHM), kde se zabývají zhodnocením míry poškození lesních půd, či údaje o dopadech klimatické změny a predikce dalšího průběhu klimatické změny Ústavu výzkumu globální změny Akademie věd České republiky (CzechGlobe). O vytipování oblastí nejvíce zasažených

kombinovaným působením stresorů se v rámci České republiky pokusili Pavel Rotter et al. (2021) v publikaci *Lesníkův průvodce neklidnými časy*. Někdy jsou mapy s měřítkem na úrovni celého státu příliš hrubé. Platí to například pro klimatický faktor i reaktivní dusík. Při hodnocení ohroženosti konkrétního lesního majetku kombinovaným působením stresorů je proto dobré přihlížet k celorepublikovému měřítku (např. oblasti jižní Moravy s dominancí projevů klimatické změny jako hlavního stresoru vs. severní pohraniční hory, kde se silně uplatňuje vliv depozic a degradované půdy) a k lokální specifičnosti (např. v případě zátěže reaktivním dusíkem může být sousedství polí významným zdrojem redukovaných forem dusíku).



Obr. 6.5.9 Kombinované působení stresových faktorů působí chřadnutí smrku. Toto chřadnutí je velmi urychleno pěstováním smrku v silně zjednodušených porostech na nevhodných stanovištích. Budeme opakovat „cyklus zmaru“? (Upraveno podle: Rotter et al., 2021.)

Tab. 6.5.2 Kritické zátěže reaktivním dusíkem dle jednotlivých typů lesa mohou být velmi užitečným vodítkem při adaptaci lesa. (Upraveno podle: Bobbink a Hettelingh, 2010.)

DŘEVINA	KRITICKÁ ZÁTĚŽ REAKTIVNÍM DUSÍKEM (kg.ha ⁻¹ .rok ⁻¹)
Bučiny na různých typech půd	10–20
Acidofilní doubravy	10–15
Mezické doubravy a dubohabřiny	10–20
Horské lesy se smrkem a jedlí	10–15
Kontinentální bory s borovicí lesní	5–15
Tajga	2–5

Rozpracování adaptačních strategií vůči kombinovanému působení stresu je stále v zárodku, přesto se pokusím tuto kapitolu uzavřít několika základními principy. Při adaptaci hospodářských lesů nám jde o zvýšení rezistence a rezilience porostů. Jelikož vstupujeme do období s vyšší frekvencí disturbancí různých druhů, základní kámen k adaptovanějším lesům položíme tak, že budeme usilovat o co nejvyšší druhovou a prostorovou pestrost lesa. Za významný spolupůsobící stresový faktor lze považovat ochuzení půd o některé živiny. To platí pro velkou část České republiky, a to především pro pohraniční hory, obecně vyšší polohy, ale i střední nadmořské výšky zvláště na chudších matečných horninách. Zde maximálně využíváme biologické meliorace. Schopnost biologické meliorace půd mají listnaté dřeviny se snadno rozložitelným opadem (za současné situace se jako výhodné jeví zejména lípy, javory, třešeň, habr, bříza, olše, omezeně pak i jasan, jilmy, břek, ty už jsou hodně náročné na půdu atd.). Jejich zastoupení by se mělo pohybovat v desítkách procent (např. 30–50 %). Někomu se může zdát 50 % hodně, ale myslíme na to, že je vhodné kombinovat více druhů melioračních dřevin, přičemž některé z nich zároveň přinášejí například možnost hodnotové produkce. Některé z těchto dřevin (lípy, habr) mohou být rovněž v některém z nižších pater lesa pod zápojem dubů či buků. Stěžejní je, že zvýšeným zastoupením dřevin s vysokou schopností biologické meliorace poskytujeme prostor pro regeneraci lesní půdy, která je „chlebem lesa“. Jak bylo uvedeno v [kap. 5.2](#), dbáme rovněž na vhodný management potěžebních zbytků. Dále redukuje plochy s převahou jehličnanů, které jsou citlivější hned vůči několika stresorům a jejichž citlivost ještě narůstá, pokud tyto stresory působí kombinovaně. Přesto však na mnoha stanovištích mohou být jehličnany v porostech podporovány jako vítaná příměs. Kombinujeme dřeviny různých strategií, a to například z hlediska jejich schopnosti využívat půdní zdroje – dřeviny konzervativních a dynamických cyklů, dospělé a mladé stromy, pionýrské i klimaxové dřeviny atd. Zde často z důvodů různých růstových strategií a světelných nároků nedává smysl

jednotlivé smíšení v rámci jedné etáže. Pracujeme proto často například ve skupině stromů (skupinové nebo jemnější hloučkovité smíšení), přičemž v jedné skupině jsou zastoupeny například funkčně komplementární či facilitačně se podporující dřeviny, které mají blíže k dynamickému nebo konzervativnímu cyklu. Vycházíme zde také ze znalosti reálné situace na stanovišti. Pozorujeme pestrost a dynamiku přirozeného zmlazení, pokud to stavy zvěře neumožňují na celé ploše, tak alespoň v kontrolních oplocenkách. Dáváme si prostor poučit se z přirozené dynamiky, vzděláváme se a nebojíme se experimentovat, jelikož lesnictví, ať již budeme chtít klást důraz na ekosystémové služby, či na produkční funkci, čeká období velkých změn. Období změn s sebou často přináší nejistotu, či dokonce strádání, ale i prostor pro kreativitu a radost z objevování, která byla ostatně i jedním z podnětů k sepsání této knihy.

7. ZÁVĚR

ZVYŠOVÁNÍ ODOLNOSTI LESA NA ZÁKLADĚ ZNALOSTI JEHO EKOLOGIE A POŠKOZENÍ – SYNTÉZA

Pavel Rotter, Luboš Purchart

Na závěr zbývá formulovat konceptuální shrnutí poznatků obsažených v knize. Toto shrnutí bude mít dva účely. Zaprvé se pokusíme formulovat, jaký obraz lesa nám v knize vyvstává, a zadruhé se zamyslíme nad tím, jak by takový obraz ovlivnil současné paradigma lesního hospodářství. To se již delší dobu jeví jako neudržitelné, a proto je třeba jej přeformulovat.

Které fenomény máme spojeny s lesem jako se systémem a s tím, co jej vytváří? Pokud posuzujeme les jako celek, vyvstávají nám dvě zdánlivě protichůdné vlastnosti: proměnlivost a stabilita. Proměnlivost lesa se projevuje mnoha způsoby. Pokud pozorujeme les na větší časové a prostorové škále, získáme představu o jeho časoprostorové dynamice. Ta je shrnuta v modelu vývojového cyklu, kdy se střídají jednotlivá stadia vývoje. Tento model popisuje, jak se v závislosti na čase mění na ploškách lesa zastoupení dřevin dle jednotlivých vývojových stadií: stadia zmlazení, odrůstajících dřevin, dřevin ve fázi dospělosti a dřevin stárnoucích a mrtvých. Tato stadia lze tedy zobrazit například na základě rozložení četnosti tlouštěk jednotlivých stromů. V knize je zdůrazněno, že faktorem, který zásadní měrou přispívá k ploškovité struktuře porostů, jsou disturbance. Tyto disturbance ovšem měly na každé územní jednotce lesa rovněž určité pravděpodobnostní rozložení. Menší disturbance byly pravděpodobnější, a tedy čtenější. Silnější disturbance byly naopak méně pravděpodobné, a tedy méně čtené. To se propsalo do struktury přirozených lesů tak, že prosvětlení lesa a vznik plošek s intenzivnějším osluněním, a tedy i intenzivnějším odrůstáním se nejčastěji dělo v rozsahu jednotlivých stromů či jejich menších skupinek. Disturbance obecně měly zřejmě v našich podmínkách větší vliv se vzrůstající nadmořskou výškou či extrémností stanoviště. O iniciaci obnovy v přirozených doubravách nižších poloh toho víme stále poměrně málo. Jednak donedávna nebylo v těchto polohách dostatek ploch ponechaných samovolnému vývoji a jednak lesy v těchto polohách už jsou v našich podmínkách po tisíciletí pod intenzivním vlivem člověka.

Větší disturbance, přestože jsou méně pravděpodobné, mají velký vliv na další vývoj a podobu jimi zasažených částí lesa. Představme si polom, požár, či dokonce odumření podstatné části stromů na větší ploše vlivem hmyzu. Zajímavé však je, že přestože se plocha po velké disturbanci může zdát poměrně homogenizovaná, co se rozložení tlouštěk stromů týče, následující vývoj různých částí této plochy je divergentní. Tento divergentní vývoj vede opět ke vzniku plošek náležících k různým vývojovým stadiím. Opět tedy dochází k heterogenizaci. A to právě vlivem působení menších disturbancí, ale i dalších faktorů. Pokud tedy definujeme v prostoru určitá

zrna mozaiky – vývojová stadia –, jejich hranice se v čase různě mění – buď splývají, nebo se naopak vydělují. Minimálně u přirozených lesů s výrazným zastoupením buku, smrku a jedle to vede k tomu, že se tato stadia v prostoru nakonec často překrývají. Proto u těchto lesů převládá stadium vysoké stability (*steady state*).

Disturbance mnohdy iniciují zmlazení na určité ploše lesa a zároveň působí jako faktor velmi zvyšující biotopovou heterogenitu, a tedy i diverzitu prostředí. Vývraty stromů, mrtvé dřevo v různé fázi rozkladu a biotopové stromy, to vše patří mezi tzv. biologické dědictví disturbancí. Vývraty vytvářejí půdní mikrorelief a podporují vznik půdního mikroklimatu. Na vývraty jsou vázány prohlubně a valy a s tím spojená translokace prvků a podpora zadržování vody v depresích. Mrtvé dřevo v různých stadiích rozkladu tvoří jeden z nejvýznamnějších hotspotů biodiverzity v lesních ekosystémech a spousta druhů je vázána na mrtvé dřevo v určité fázi rozkladu, a dokonce na tlející dřevo konkrétní dřeviny.

Představa vývoje lesa řízeného růstem a stárnutím (ontogenezí) jednotlivých stromů a disturbancemi je však příliš zjednodušená. Je třeba přidat interakce. Nejdříve nás jistě napadnou interakce mezi dřevinami. Tyto interakce mohou být jedním z hlavních hybatelů dynamiky lesních ekosystémů v neextrémních polohách, tedy například v lokalitách, které nejsou ani příliš suché a příliš teplé, ani příliš studené a vlhké. V rámci střední Evropy se tedy prozatím jedná o většinu stanovišť, které les zaujímá. Z interakcí nás na prvním místě jistě napadne kompetice. Kompetice se odráží v některých v této knize zmíněných a lesnicky prakticky využitelných fenoménech vývoje lesa – v autoregulaci hustoty lesa. Tato autoregulace se projevuje například samoproředováním v bukových mlazinách. Kompetice však rozhodně není jedinou interakcí a není ani dostatečná pro pochopení vývoje lesa. Které další jevy jsou klíčové? Bylo zjištěno, že zmlazení některých dřevin je silně pozitivně vázáno na přítomnost některých starších stromů. Tyto starší stromy bývají nazývány mateřskými stromy, jelikož určitým způsobem podporují počáteční přežití následující generace stromů. Může za to symbiotická interakce – symbióza kořenů dřevin a mykorrhizních hub. Mykorrhizní houby vytvářejí v podzemí síť (*common mycorrhizal network* – CMN), která nejen že propojuje individuální strom se symbiotickými houbami, což vede k rozšířené schopnosti dřevin získávat z půdy minerální prvky a vodu, ale propojuje i jednotlivé stromy navzájem. Má se již za prokázané, že dochází k redistribuci asimilátů (produktů fotosyntézy) od dospělých stromů, které mají výhodu oslunění svých korun, směrem ke zmlazení, či dokonce k podúrovňovým stromům. Nejsilnější je tento přenos k vlastním potomkům či k potomkům stejného druhu dřeviny. Tyto vztahy jsou velmi dobře vyvinuty například u buku, což spolu s jeho značnou plasticitou přispívá k tomu, že tato dřevina je za stabilních podmínek schopna tvořit porosty, kde ve stromovém patře zdaleka převažuje.

Prokázány jsou ovšem i přenosy asimilátů a prvků mezi jednotlivými druhy stromů. Zde si však stále ještě nejsme jistí ekologickým významem tohoto přenosu. Výzkumy z mladých porostů douglasky, borovice, olše a břízy ze Severní Ameriky nicméně poukazují na vysoce pravděpodobný a silný vliv těchto interakcí na přežití stromů oproti nesmíšeným kulturám. Dalšími interakcemi mezi dřevinami jsou facilitace, kdy přítomnost jedné dřeviny prospívá dřevině druhé, což je výhodnější opro-

ti růstu v monokultuře, či dokonce oproti solitérnímu růstu. Mechanismů stojících za facilitacemi je celá řada. Dva nejčastější jsou hydraulická redistribuce a podpora ve výživě prostřednictvím účinků opadu a vyšší diverzity mykorhizních hub. Při hydraulické redistribuci dochází k tomu, že hlouběji kořenící dřevina čerpá vodu z hlubších půdních horizontů. Jelikož kořenový systém je v období snížené transpirace (v noci) částečně propustný, pokud je okolní půda sušší, dochází k obohacení svrchnějších vrstev půdy o vodu, z čehož mohou těžit další druhy dřevin. Facilitace někdy splývá s funkční komplementaritou, někdy se tyto jevy rozlišují. Zde jde o srovnání růstu a vitality stromu v monokultuře či jako solitérně rostoucího stromu s růstem stromu ve směsi s jiným druhem nebo jinými druhy dřevin. Jiná architektura korun, kořenového systému či jiný typ asimilačních orgánů (jehličnan vs. listnáč) totiž například vedou k časově či prostorově odlišnému využívání zdrojů, což mírní efekt kompetice oproti monokulturám.

Všechny tyto efekty mají zásadní paradigmatický význam i u hospodářských lesů. Nejedná se tedy jen o jakýsi souhrn informací pro akademické diskuze. Uvedme příklad. Lesníkům je známo, že některé dřeviny vykazují (či vykazovaly) nejlepší růst na stanovištích, kde se v přirozených lesích vůbec nevyskytují. Platí to například pro smrk a borovici. Dlouho se prosazovala představa, že les jako systém funguje především na základě vztahu dřevin k abiotickým podmínkám prostředí a kompetice mezi dřevinami. Tato představa je hluboce zakořeněná především v lesnictví. Pokud jí člověk uvěří, může usoudit, že ostatní faktory jsou pro pochopení fungování lesa, ale i jeho pěstění zanedbatelné. K čemu by takové uvažování vedlo v případě interpretace rozdílu mezi ekologickým a produkčním optimumem například pro borovici? Pokud víme, že borovice lesní má produkční optimum na svěžích, hlubokých a slabě kyselých hlinitopísčitých půdách, usoudíme, že zde jsou optimální abiotické podmínky pro tento druh. Jediným důvodem, proč zde v přirozených lesích neroste, je tedy kompetice s ostatními dřevinami. Tuto kompetici však lze odstranit vhodným pěstebním modelem: umělou výsadbou borovice a vyřezáváním náletů. Tímto způsobem je tedy možné nahrazovat smíšené lesy porosty borovice, což byl model rozšířený ve velké části Evropy. Pokud však připustíme, že stanovištně původní geobiocenózy fungovaly dlouhodobě lépe, rozhodnutí o náhradě původní dřevinné skladby borovicí nemůžeme jako zodpovědný a dlouhodobě plánující lesník udělat. Co se skrývá za spojením „fungovala dlouhodobě lépe“? Například to, že původní směs se díky síti interakcí mezi jejími členy lépe osvědčila při fluktuacích podmínek prostředí. Nebo to, že původní směs díky diverzitě dokázala lépe využívat živiny. Náhradou původní směsi monokulturou totiž přijdeme o všechny koevolučně nebo alespoň sukcesně osvědčené vazby: facilitační efekty mezi dřevinami, komplementaritu ve využívání zdrojů, část funkční diverzity půdního prostředí atd. A to vše se pravděpodobně dlouhodobě projeví destabilizací systému. Ekologické optimum pro danou dřevinu totiž v sobě mimo vazby dřeviny na stanoviště při kompetici dalších dřevin skrývá i mnoho dalších efektů, celou síť interakcí. Již v pracích prof. Zlatníka se vyzdvihuje potřeba věnovat značnou pozornost tzv. endogenním faktorům, čímž se myslí vztahy mezi organismy v biocenóze. To ale reálně znamená přinést poznatky o celé řadě organismů, které se klíčovým způsobem podílejí na fungování ekosysté-

mu. Poznatky o těchto organismech a sítích jejich vztahů nám pak mohou pomoci pochopit významné celoekosystémové procesy, jako například recyklaci.

Ekosystémový pohled se navzdory kritice stále jeví jako oprávněný díky existenci emergentních jevů, které vznikají díky složitým interakcím mezi organismy. Vlajkovou lodí těchto procesů je recyklace. Jelikož zdroje prvků v ekosystému jsou omezené, zajišťuje přítomnost recyklace dlouhodobou udržitelnost prakticky všech ekosystémových služeb lesa. Ekosystémový popis přináší pohled na recyklaci v řeči zásobníků a toků. Recyklace je při tomto popisu vyjádřena formou biogeochemických cyklů prvků. Tento popis má své nesčetné výhody. Například nám ukazuje význam jednotlivých zásobníků prvků, což má opět podstatné důsledky, zasahující až k managementu. Pokud například víme, že velká část prvků je v jehličnatých lesích vázána na zásobník horizontů nadložního humusu (L, F, H), pak se snažíme hospodařením tento zásobník nenarušovat, jelikož jehličnaté lesy bývají zpravidla vázány na chudší stanoviště. Na nich může každá významnější ztráta prvků přispět k destabilizaci systému. K narušení tohoto zásobníku vede například ztráta dřevinného krytu na větší ploše. Je tomu tak proto, že se nastartují rozkladné procesy a zároveň je alespoň na čas snížena spotřeba – v půdě je nedostatek živých kořenů. Managementové opatření respektující tuto znalost spočívá v udržování kontinuity porostního zápoje, tedy ve využití nepasečných postupů. Popis v rámci řeči biogeochemického cyklu je však příliš hrubý a opomíjí některé důležité vlastnosti lesního prostředí. Do jisté míry vyjadřuje vertikální heterogenitu prostředí, opomíjí však heterogenitu horizontální, tedy jednoduše to, že s každým naším krokem v lese se mohou měnit vlastnosti půdy pod našima nohama i lesní mikroklíma. V této publikaci jsme se proto pokusili popsat recyklaci i prostřednictvím vztahů mezi významnými skupinami organismů. To nám do jisté míry umožnil popis lesa jako mykorhizního systému a obecněji popis konzervativního (uzavřenějšího) a dynamického (otevřenějšího) cyklu prvků. Tyto dva mezní typy cyklů jsou ve vazbě na stanovištní podmínky. První je modelem pro chudá stanoviště, druhý pro stanoviště živná. Mykorhizní houby zde cíleně buď tlumí, nebo podporují činnost dalších členů půdního mikrobiomu, například pomocí priming efektu. Významné ekologické skupiny půdních organismů, například kořeny, mykorhizní houby, saprotrofní houby, bakterie, diazotrofní bakterie, aktinomycety a půdní bezobratlí, jsou provázány bohatou sítí koevolučně určených a zároveň dynamických vztahů, které umožňují recyklaci, zpřístupňování živin, zasakování a retenci vody, a vytvářejí tak důležité vlastnosti půdy jako jedinečné entity. Pokud tedy hovoříme o půdě jako o chlebu lesa, myslíme tím přesně takovou oživenou půdu a nikoliv mrtvý substrát definovaný pouze fyzikálně-chemickými parametry. To by byl chleba pro dřeviny zcela nestravitelný. Důležitější než samotný výčet druhů, který například u bakterií není ani dobře proveditelný, je proto v tomto extrémně bohatém prostředí funkční diverzita celého subsystému. Tato funkční diverzita je vyjádřena například přítomností skupin mikroorganismů, které se účastní přeměn dusíku: diazotrofních bakterií neboli fixátorů dusíku, mikroorganismů zapojených do amonifikace a nitrifikace či disimilační redukce dusičnanů atd. Je vyjádřena také diverzitou funkčních typů ektomykorhiz, která se projevuje například rozmanitostí v půdě identifikovatelných exploatačních typů ektomykorhiz. Diverzita

v mykorrhizních houbách podporuje funkční diverzitu ekosystému ve smyslu množství cest, kterými mohou být z půdního prostředí uvolňovány a vstřebávány živiny: dusík ze SOM či z půdního roztoku, fosfor ze zrněk apatitu či z organických zdrojů atd. Ke správné funkci celého tohoto subsystému zásadně přispívají i půdní bezobratlí, například žížaly či roupice. Tyto organismy vtahují organickou hmotu do půdy, promíchávají ji s minerálními částicemi za tvorby trusu a podílejí se na dekompozici mrtvé organické hmoty. Navíc například chodbičky žížal představují typický hotspot aktivity půdního mikrobiomu. Heterogenní půdní prostředí, vznikající souhrou disturbancí, bioturbací, prostorové a druhové bohatosti dřevinného patra i přičiněním dalších procesů, zásadně podporuje stabilitu a funkční diverzitu půdního subsystému, a je tedy kritickou podmínkou pro dlouhodobé fungování ekosystému.

Opět narážíme na spojení proměnlivosti a stability. Tento motiv je v předložené publikaci jedním z hlavních. Proměnlivostí zde rozumíme jednak proměnlivost (heterogenitu) půdních a mikroklimatických podmínek a jednak proměnlivost druhovou – tedy biodiverzitu organismů vytvářejících lesní ekosystém. Jednou větou by se dalo říci, že heterogenní lesní prostředí a s ním související diverzita organismů umožňuje časovou stabilitu ekosystémových služeb na úrovni celku. Význam tohoto principu nabývá s postupující klimatickou změnou na neustále se zvyšující důležitosti. Základem je různorodost půdního prostředí, světelných a mikroklimatických podmínek. Tato mikrostanoivištní různorodost umožňuje diverzitu významných funkčních skupin organismů: rozkladačů, symbiotických hub a bakterií, predátorů z řad bezobratlých atd. Různorodost půdního prostředí přispívá k vyšší funkční diverzitě, což vylepšuje zásobení primárních producentů prvky a vodou, zvláště při působení stresu. Pro různorodost půdního prostředí je stěžejní prostorová a druhová diverzita stromového patra, dostatek tlejícího dřeva, ponechání části vývrátů atd. Různé typy mikrostanoivišť umožňují rovněž existenci širšího spektra predátorů potenciálně kalamitních druhů, jelikož heterogenita prostředí způsobuje snížení kompetice mezi predátory. Tento efekt přispívá k vyšší účinnosti biologické ochrany. Druhová a věková různorodost dřevinného patra je pro pestrost podmínek půdního prostředí základem. Na druhovou a věkovou různorodost stromového patra se vážou i následující stěžejní stabilizační mechanismy lesního ekosystému: 1) například facilitace při vhodných druhových kombinacích dřevin, 2) podpora funkční diverzity u klíčových skupin organismů, například mykorrhiz a jejich sítí, 3) umožnění asynchronní odpovědi dřevin na fluktuace a disturbance prostředí, 4) znesnadnění šíření potenciálně škodlivých organismů a omezení masivních gradací jejich populací v prostoru lesa. Pokud jako lesní hospodáři vsadíme na pestrý les, jdeme tím vstříc výsledkům koevoluce, během níž při těsném kontaktu organismů v lesních ekosystémech dlouhodobě docházelo k diferenciaci nik, a tudíž ke snižování kompetice. Přirozené pochody tedy heterogenitu lesního prostředí vytvářejí a organismy se toho během dlouhé koevoluce naučily využívat, což na úrovni celku vede ke stabilizaci.

Další aspekt, který předložená práce při popisu lesa velmi zdůrazňuje, jsou koncepty ekosystémových inženýrů a klíčových druhů. Ekosystémovým inženýrem rozumíme druh, který určitým způsobem přetváří abiotické prostředí, čímž řídí, buď přímo, nebo nepřímo, dostupnost zdrojů pro jiné organismy. Typickým ekosystémo-

vým inženýrem lesa jsou dřeviny. Dřeviny svým opadem a exudáty zásadně ovlivňují charakter půdního prostředí. Rostliny tedy nejsou pouze pasivně vystaveny stanovištním podmínkám, ale dokážou tyto podmínky do jisté míry samy modifikovat. Z toho vycházejí četné pozitivní efekty růstu stromového jedince v lese oproti jeho solitérnímu růstu. Na ovlivňování půdního subsystému dřevinami je ostatně založen i efekt biologické meliorace půdy. Mezi další významné ekosystémové inženýry lesa patří mykorrhizní houby, které modifikují okolní prostředí chemicky, dále žížaly a roupice, ale třeba i kopytníci. Dalším pojmem majícím vztah k významnosti daného druhu pro fungování lesa jako celku jsou tzv. klíčové druhy. Jedná se o nadstavbový termín pro ekosystémové inženýry. Zahrnuje druhy, které mají na chod ekosystému mnohem větší vliv, než by odpovídalo jejich biomase. Typickým představitelem jsou vrcholoví predátoři. Nemusí se jednat pouze o velké šelmy, jako jsou vlk a rys, ale například i o vrcholové predátory v říši bezobratlých – pavouky, střevlíky, drabčíky, mravence a stonožky. U těchto druhů často začínají stupňovité interakce nazývané trofické kaskády, mající zpravidla regulativní, a tedy stabilizační, vliv na celý ekosystém. Takové interakce bývají součástí zpětnovazebných smyček, v nichž se může potkávat i regulace shora dolů (*top-down*) nebo zdola nahoru (*bottom-up*). Například kopytníci mají potenciál značně proměnit druhové složení a vitalitu lesa, jak to vidíme v současné době. Ve vyváženém ekosystému jsou regulováni od primárních producentů (*bottom up*) – pokles potravní nabídky vede k poklesu jejich početní hustoty, ale jsou regulováni i šelmami (*top-down*). Pokud tedy populační hustota kopytníků vzroste, zesílí i efekt šelem na tuto populaci, což nakonec vede k udržování vyvážené a pro ekosystém nedestruktivní populace kopytníků. Situace v současné krajině a především nevhodně nastavený myslivecký management však oba tyto regulační mechanismy narušují. Případný nedostatek potravy je kompenzován přikrmováním či doplňováním ze zdrojů zemědělské krajiny. Regulační efekt šelem je silně oslaben z důvodu historické decimace jejich populací a jejich absence na většině území. Myslivecký management tak, jak je v současnosti nastaven, pak zdaleka nezapadá do regulačních vazeb v ekosystému. Výsledkem je do velké míry blokový přechod k pestřejším lesům a miliardové škody na zmlazení na kvalitě dřeva.

Co z tak pestré a obsahově nabitě knihy o ekologii lesa vyplývá pro lesní hospodářství a adaptaci lesů na klimatickou změnu? Domníváme se, že na základě v knize předložených poznatků lze docela dobře definovat nové paradigma hospodaření v lesích. Takové paradigma vychází z popisu lesa jako komplexního adaptivního systému. Stabilitu každého otevřeného dynamického systému „testují“ jakési dva základní „filtry“, vycházející ze vztahu systému k prostředí a využívání zdrojů. První filtr nepropustí systémy, které nejsou udržitelné z hlediska odolnosti a hospodaření se zdroji ani za relativně stabilních podmínek (běžné fluktuace). Například smrková monokultura pěstovaná v rámci modelu lesa věkových tříd by časem zkolabovala samovolně i bez klimatické změny, a to z důvodu vyčerpání půdního prostředí a absence mnoha stabilizačních mechanismů. Starý přístup, opírající se o pěstování ekonomicky rentabilních dřevin v druhově i strukturně silně zjednodušených porostech ve vazbě pouze na produkční optimum, toto nebyl schopen postřehnout. Proto byl formulován alternativní směr respektující biologickou podstatu lesa, vazby mezi

dřevinami, jejich dynamiku i vazbu na stanoviště. Tento směr vrcholí v rámci modelu výběrného lesa. Tento model je dobrým základem, domníváme se však, že i on musí být inovován. K tomu už částečně došlo v modelu Dauerwaldu s *freestyle* technikou obhospodařování či v konceptu ekologického lesnictví. Musíme si však uvědomit, že za současné situace lesy procházejí oním druhým filtrem udržitelnosti: mění se základní klimatické podmínky a rozložení disturbancí a člověk depozicemi do značné míry proměnil i půdní podmínky. Vznikají tak zcela nové typy stanovišť. Tyto okolnosti žádají od lesnictví ještě hlubší vhled do fungování ekosystému a jeho využití při pěstování adaptovanějších lesů. Cílem lesnictví by tedy mělo být pěstování odolných lesů schopných nadále poskytovat důležité ekosystémové služby, včetně služby produkční. Již však nelze spoléhat na to, že les bude ostatní služby poskytovat jaksi automaticky. Nový přístup k lesnictví musí do hospodářského plánu zahrnout následující principy:

1. Opatření ve vztahu k podpoře diverzity a heterogenity lesa jakožto základního stabilizačního mechanismu

Zde by měla být definována opatření směřující k určení vhodných kombinací dřevin, zajišťujících druhově pestrý les s maximálním využitím stabilizačních mechanismů. Některé z dřevin ponесou funkci produkční a některé především podpůrnou. Důraz by měl být kladen především na hodnotovou produkci. Měly by být definovány koncepty pro míšení dřevin, podporující funkční diverzitu půdního prostředí a znesnadňující lavinovitě šíření potenciálně škodlivých organismů. Mezi důležitá opatření patří ponechání určité frakce mrtvého dřeva a stromů na dožití.

2. Opatření ve vztahu k podpoře recyklace prvků a vstupu vody a živin do ekosystému

Tato opatření se vztahují především k eliminaci zásahů způsobujících zbytečné ztráty živin. Jedná se o vhodné nastavení managementu potěžebních zbytků. Dále se jedná o dodržování principů Dauerwaldu ve vztahu k maximální velikosti vytěžené plošky. Klíčové podpory funkční diverzity půdního prostředí je dosaženo už v rámci realizace předešlých opatření z prvního bodu. Připomeňme stále otevřenou otázku optimalizace prostorové struktury lesa ve vztahu k maximálnímu vstupu vody a zadržení vody v porostu, které bude nutné řešit vzhledem ke specifickým požadavkům stanoviště (tomuto bodu se v rámci knihy věnujeme pouze okrajově).

3. Opatření ve vztahu k posílení regulačních efektů biotických interakcí

V našem prostředí se jedná především o podporu populací velkých šelem a dalších klíčových druhů a ekosystémových inženýrů. Celá řada požadavků bude opět vypořádána již naplněním opatření z prvního bodu. Například vhodné přimíšení dřevin s dynamickým cyklem do převážně ektomykorhizních porostů může vést k posílení výskytu žížal atd.

Základní paradigma lesnictví tak bude postaveno zcela opačně vůči situaci převládající v minulosti. Dříve se sice formálně vycházelo z lesnické typologie, ale v praxi byl les maximálně zjednodušen s cílem prosazení jedné ekonomicky nejvíce rentabilní dřeviny na základě uvážení potenciálu její produktivity na příslušném stanovišti. Dnes se naplno ukazuje, k čemu takový přístup vede. Nové paradigma lesnictví musí být zcela opačné. Opět je možno vyjít z lesnické typologie či – chcete-li – z potenciální přirozené vegetace. Vzhledem ke klimatické změně a změně půdních podmínek však musejí být porosty vedeny a cíleně doplňovány o dřeviny na daném stanovišti v blízké budoucnosti klimaticky perspektivní a o dřeviny mírnící a napravující acidifikaci a nutriční degradaci půd. Zároveň musí být pozornost věnována i dalším opatřením z bodů 1–3. Zatímco dřívější přístup spočíval ve víře v to, že regulace kompetičních interakcí a zjednodušení porostu ve prospěch jedné cílové dřeviny povede na vhodných stanovištích k maximalizaci produkce, nové paradigma musí být opačné. Musí být založeno na tom, že aktivní zásahy managementu musejí vést ke zvyšování pestrosti lesa, tedy ke zvýšení komplexity systému, s vírou, že takový postup poskytne dostatek pojištění, aby byl les schopen plnit důležité ekosystémové služby, mimo jiné i službu produkční, v prostředí graduující klimatické změny. Vliv klimatických změn na les pravděpodobně naplno pocítíme až v období let 2040–2050.

Budeme muset překonat četné bariéry, například argument ekonomické kalkulace založené na již neexistujících podmínkách prostředí, aby mohlo být nové paradigma přijato. Aby totiž mohl les vůbec plnit i produkční funkci, musí být určitá část dřevin v něm rostoucích schopna dožít se určitého věku a zachovat si patřičnou kvalitu dřeva. To může dle predikcí klimatických modelů představovat docela výzvu. Doufáme, že k prosazování udržitelnějších paradigmat v lesnictví přispěje lepší pochopení fungování ekosystému lesa, které se snaží podpořit i tato kniha.

FOREST ECOLOGY

How the forest changes and functions

Pavel Rotter, Luboš Purchart (eds.)

Summary

This book introduces the reader to the forest as a complex adaptive system. Compared to the traditional ecosystem view, biotic interactions between members of this complex network are more emphasized. This requires explaining some of the basic concepts and phenomena of relationship networks of forest ecosystems. In these networks, some species, or groups of species, stand out as keystone species or as the so-called ecosystem engineers. These species, groups of species, or even whole fragments of the network of relationships are represented at a specific level through findings that illuminate the functioning of the forest as a whole. The publication is also unique in its emphasis on a functional perspective and understanding which species, places or processes underpin the existence of the forest as a whole. The aim of the book is to place all the forest ecology findings presented in a framework that is highly relevant and crucial for the Central European context, and to show how this knowledge can contribute to better forest management and forest adaptation to climate change.

In following this path towards better understanding of forests, the reader is first introduced to how different perspectives on forests have shaped different ways of using them and why it is more essential than ever for forest management to be based on ecological foundations. The evolution of the forest as a spatio-temporal structure is then presented through information about the evolution of forests in the Holocene, the dynamics of natural temperate forests and the influence of one of the main drivers of this dynamics - disturbances - on forest structure and biodiversity. With this in mind, the book's focus shifts to networks - trophic networks and cascades - as well as to physical connectivity in mycorrhizal networks as fundamental phenomena shaping the forest ecosystem. This broader perspective transitions into a detailed presentation of the roles which individual groups of organisms, keystone species and ecosystem engineers play in the functioning of the whole. From these details, emergent ecosystem properties - nutrient cycle and ecosystem stability - become apparent both at the level of the whole system or its distinct subsystems. We are living in turbulent times as a result of global climate change, therefore understanding the nature of ecological stability and other aspects of adaptation is becoming essential for the preservation of production forests and their ecosystem services which are crucial for our society. This issue is raised almost at the end of the book. It concludes with a synthesis chapter summarizing the presented concept of forest ecology and outlining the possible applications of their findings.

Keywords: forest adaptation, biodiversity, disturbance, ecological stability, climate change, nutrient cycle, trophic relationships

8. SEZNAM POUŽITÉ A DOPORUČENÉ LITERATURY

V této části knihy představujeme seznam literatury, na níž je odkazováno v příslušných kapitolách. Některé publikace v uvedeném seznamu jsou zvýrazněny tučně. Jedná se o publikace, jež autor či autoři příslušné kapitoly doporučili k dalšímu studiu dané problematiky.

1.1 Lesnictví – aplikovaná ekologie?

- Cajander A.K. (1927): *Pojem a význam lesních typů. Překlad originálu z roku 1909 J. Konšelem.* Praha.
- Gayer K. (1886): *Der gemischte Wald, seine Begründung und Pflege, insbesondere durch Horst und Gruppenwirtschaft.* P. Parey, Berlin.
- Konšel J. (1931): *Stručný nástin tvorby a pěstění lesů v biologickém ponětí.* - Matice lesnická, Písek.
- Messier Ch. et al. (2014): *Managing forests as complex adaptive systems. Building resilience to the challenge of global change.* Routledge, London, New York.
- Möller A. (1922): *Der Dauerwaldgedanke, sein Sinn und seine Bedeutung.* Springer, Berlin.
- Puettmann K.J. et al. (2009): *A critique of silviculture. Managing for Complexity.* Island Press, Washington, Covelo, London.

2.1 Historie a budoucnost střeoevropského lesa

- Bleicher S.S. (2017): The landscape of fear conceptual framework: definition and review of current applications and misuses. *PeerJ*, 5: e3772.
- Fanta J., Petřík P. (eds.) (2021): *Jiné klima - jiný les.* Academia, Praha.**
- Fanta J. (2007): *Lesy a lesnictví ve střední Evropě. Série šesti článků v časopise Živa č. 1/2007 - 6/2007.***
- Fanta J. (2021): *Jak dál se smrkem v českých lesích. Živa, 2: LX-LXIII.***
- Favero A. et al. (2018): Global cost estimates of forest climate mitigation with albedo: a new integrative policy approach. *Environmental Research Letters*, 13: 125002.
- Chen H. et al. (2020): Large uncertainty on forest area change in the early 21st century among widely used global land cover datasets. *Remote Sensing*, 12: 3502.
- Konvička M. et al. (2006): *Ohrožený hmyz nížinných lesů: Ochrana a management. Sagittaria, Olomouc.***
- Ložek V. (2007): *Zrcadlo minulosti. Česká a slovenská příroda v kvartéru.* Dokořán, Praha.
- Ložek V. (2011): *Po stopách pravěkých dějů. O silách, které vytvářely naši krajinu. Dokořán, Praha.***
- Machar I. et al. (2017): Modelling of climate conditions in forest vegetation zones as a support tool for forest management strategy in European beech dominated forests. *Forests*, 8: 82.
- Machar I. et al. (2018): Environmental modelling of forest vegetation zones as a support tool for sustainable management of central European spruce forests. *Journal of Landscape Ecology*, 11(3): 45–63.

- Mikusinski G. et al. (2018): *Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Piao S. et al. (2019): Characteristics, drivers and feedbacks of global greening. *Nature Reviews Earth and Environment*, 1 :1–14.
- Pokorný P. (2011): *Neklidné časy. Kapitoly ze společných dějin přírody a lidí*. Dokořán, Praha.**
- Pokorný P., Storch D. (eds.) (2020): *Antropocén*. Academia, Praha.**
- Prach K. et al. (2009): *Ekologie a rozšíření biomů na Zemi*. Scientia, Praha.
- Prach J., Kopecký M. (2018): Landscape-scale vegetation homogenization in Central European sub-montane forests over the past 50 years. *Applied Vegetation Science*, 21(3): 373–384.
- Rotter, Pavel. *Stabilita ekologických systémů*. Masarykova univerzita, 2013.
- Slach T. (ed.) (2016): *Starobylé výmladkové lesy*. Mendelova univerzita v Brně.**
- Svoboda J.A. (2016): *Dolní Věstonice - Pavlov*. Academia, Praha.
- Vera F.M.W. (2000): *Grazing ecology and forest history*. CABI Publishing, Wallingford.

2.2 Biologické dědictví přírodních disturbancí a praktické aplikace v lesnictví

- Abrego N. et al. (2015): Implications of reserve size and forest connectivity for the conservation of wood-inhabiting fungi in Europe. *Biological Conservation*, 191: 469–477.
- Aszalós R. et al. (2022): Natural disturbance regimes as a guide for sustainable forest management in Europe. *Ecological Applications*, 32(8): e2596.
- Bače R. et al. (2015): *Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích*. Certifikovaná metodika, Lesnický průvodce 6/2016, VÚLHM, v.v.i., Strnady.
- Bouget C. et al. (2012): Effect of deadwood position on saproxylic beetles in temperate forests and conservation interest of oak snags. *Insect Conservation and Diversity*, 5(4): 264–278.
- Bütler R. et al. (2013): Habitat trees: key elements for forest biodiversity. Pp. 84–91. In: Kraus D., Krumm F. (eds.): *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*. European Forest Institute.
- Christensen M. et al. (2005): Dead wood in European beech (*Fagus sylvatica*) forest reserves. *Forest Ecology and Management*: 210: 267–282.
- Clavel J. et al. (2010): Worldwide decline of specialist species: toward a global functional homogenization? *Frontiers in Ecology and in the Environment*, 9(4): 222–228.
- D'Amato A.W. et al. (2021): Building on the last „new“ thing: exploring the compatibility of ecological and adaptation silviculture. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(2): 172–180.
- Doerfler I. et al. (2017): Success of a deadwood enrichment strategy in production forests depends on stand type and management intensity. *Forest Ecology and Management*, 400: 607–620.
- Eckelt A. et al. (2018): Primeval forest relict beetles of Central Europe: a set of 168 umbrella species for the protection of primeval forest remnants. *Journal of Insect Conservation*, 22: 15–28.

- Estreguil C. et al. (2013): *Connectivity of Natura 2000 Forest Sites – executive report*. European Commission, Joint Research Centre Institute for Environment and Sustainability.
- European Union (2021): *New EU Forest Strategy for 2030. Communication from the commission to the European Parliament, the council, the European economic and social committee and the committee of the regions*. Published in Brussels.
- Franklin J. et al. (2000): Threads of continuity: ecosystem disturbances, biological legacies and ecosystem recovery. *Conservation Biology in Practice*, 1: 8–16.
- Franklin J. et al. (2007): *Natural disturbance and stand development principles for ecological forestry*. General Technical Report NRS-19: U.S. Department of Agriculture, Forest Service, Northern Research Station.
- Gratzer G. et al. (2022): Does fine scale spatiotemporal variation in seed rain translate into plant population structure? *Oikos*, (2022): 1–12.
- Gossner M. et al. (2013): Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology*, 27(3): 605–614.
- Giesecke T. et al. (2017): Patterns and dynamics of European vegetation change over the last 15,000 years. *Journal of Biogeography*, 44: 1441–1456.
- Hagge J. et al. (2019): Congruent patterns of functional diversity in saproxylic beetles and fungi across European beech forests. *Journal of Biogeography*, 46(5): 1054–1065.
- Harmon M.E. et al. (1989): Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70(1): 48–59.
- Hilmers T. et al. (2018): Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, 55(6): 2756–2766.
- Hunter M.L. (1999): *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press.
- Juutilainen K. et al. (2017): The effects of forest management on wood-inhabiting fungi occupying dead wood of different diameter fractions. *Forest Ecology and Management*, 313: 283–291.
- Kraus D. et al. (2013): *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*. European Forest Institute.
- Lachat T. et al. (2013): Deadwood: quantitative and qualitative requirements for the conservation of saproxylic biodiversity. Pp. 92–102. In: Kraus D., Krumm F. (eds.): *Integrative Approaches as an Opportunity for the Conservation of Forest Biodiversity*. European Forest Institute.
- McDowell N.G. et al. (2020): Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 368(6494): eaaz9463.
- Mergner U. et al. (2020): Learning from nature: Integrative forest management in Ebrach, Germany. Pp. 196–213. In: Krumm F. et al. (eds.): *How to balance forestry and biodiversity conservation? A view across Europe*. Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL.
- Müller J. et al. (2010): Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biological Conservation*, 143: 2559–2569.

- Müller J. et al. (2010): A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in European forests. *European Journal of Forest Research*, 129: 981–992.
- Muys B. et al. (2022): *Forest Biodiversity in Europe. From Science to Policy*. European Forest Institute.
- Palik B.J. et al. (2020): *Ecological Silviculture Foundations and Applications*. Waveland Press, Inc.
- Patacca M. et al. (2022): Significant increase in natural disturbance impacts on European forests since 1950. *Global Change Biology* 29: 1359–1376.
- Pickett S.T.A. et al. (1985): *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*. Academic Press.
- Rock J. et al. (2008): Estimating decomposition rate constants for European tree species from literature sources. *European Journal of Forest Research*, 127(4): 301–313.
- Rybicki J. et al. (2020): Habitat fragmentation and species diversity in competitive communities. *Ecology Letters*, 23: 506–517.
- Seidl R. et al. (2020): Globally consistent climate sensitivity of natural disturbances across boreal and temperate forest ecosystems. *Ecography*, 43(7): 967–978.
- Seidl R. et al. (2011): Unraveling the drivers of intensifying forest disturbance regimes in Europe. *Global Change Biology*, 17(9): 2842–2852.
- Senf C. et al. (2021): Mapping the forest disturbance regimes of Europe. *Nature Sustainability*, 4: 63–70.
- Shorohova E. et al. (2014): Influence of the substrate and ecosystem attributes on the decomposition rates of coarse woody debris in European boreal forests. *Forest Ecology and Management*, 315: 173–184.
- Šamonil P. et al. (2014): Disturbances can control fine-scale pedodiversity in old-growth forests: is the soil evolution theory disturbed as well? *Biogeosciences*, 11(20): 5889–5905.
- Taerwe A. et al. (2019): Recovery of temperate and boreal forests after windthrow and the impacts of salvage logging. A quantitative review. *Forest Ecology and Management*, 446: 304–316.
- Vítková L. et al. (2018): Deadwood management in Central European forests: Key considerations for practical implementation. *Forest Ecology and Management*, 429: 394–405.

2.3 Dynamika přirozeného temperátního lesa Evropy a její možné aplikace v lesnickém hospodaření

- Adam D. et al. (2011): *Boubínský prales. Sada specializovaných map s odborným obsahem*. VÚKOZ, v.v.i., Brno.
- Baldrian P. et al. (2016): Fungi associated with decomposing deadwood in a natural beech-dominated forest. *Fungal Ecology*, 23: 109–122.

- Buongiorno J. et al. (1994): Tree size diversity and economic returns in uneven-aged forest stands. *Forest Science*, 40(1): 83–103.
- Burton C.D. (1997): A gap-based approach for development of silvicultural systems to address ecosystem management objectives. *Forest Ecology and Management*, 99: 337–354.
- Duelli P. et al. (1997): Migration in spruce bark beetles (*Ips typographus* L.) and the efficiency of pheromone traps. *Journal of Applied Entomology*, 121: 297–303.
- Franklin A.J. et al. (2000): Recapture of *Ips typographus* L. (Col. Scolytidae) with attractants of low release rates: localized dispersion and environmental influences. *Agricultural and Forest Entomology*, 2: 259–270.
- Gossner M.M. et al. (2013): Current near-to-nature forest management effects on functional trait composition of saproxylic beetles in beech forests. *Conservation Biology*, 27(3): 605–614.
- Holec J. et al. (2020): Macrofungi on large decaying spruce trunks in a Central European old-growth forest: what factors affect their species richness and composition? *Mycological Progress*, 19: 53–66.
- Homola P. (2019): *Lze využít samoproředování buku v pěstování lesů?* Diplomová práce, Mendelova univerzita v Brně.
- Janík D. et al. (2018): Where have all the tree diameters grown? Patterns in *Fagus sylvatica* L. diameter growth on their run to the upper canopy. *Ecosphere*, 9(12): 1–19.
- Janík D. et al. (2016): Tree spatial patterns of *Fagus sylvatica* expansion over 37 years. *Forest Ecology and Management*, 375: 134–145.
- Kausrud K. et al. (2012): Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biological Reviews*, 87: 34–51.
- Korpeľ Š. (1989): *Pralesy Slovenska*. Veda, Bratislava.
- Korpeľ Š. (1995): *Die Urwälder der Westkarpaten*. Gustav Fischer Verlag, Stuttgart.
- Král K. et al. (2010): Developmental phases in a temperate natural spruce-fir-beech forest: determination by a supervised classification method. *European Journal of Forest Research*, 129: 339–351.
- Král K. et al. (2014): Patch mosaic of developmental stages in Central European natural forests along an elevation and vegetation gradient. *Forest Ecology and Management*, 330: 17–28.
- Král K. et al. (2014): Spatial variability of general stand characteristics in central European beech-dominated natural stands – Effects of scale. *Forest Ecology and Management*, 328: 353–364.
- Král K. et al. (2018): How cyclical and predictable are Central European temperate forest dynamics in terms of developmental phases? *Journal of Vegetation Science*, 29(1): 84–97.
- Lepinay C. et al. (2021): Successional development of fungal communities associated with decomposing deadwood in a natural mixed temperate forest. *Journal of Fungi*, 7(6): 412.
- Liebermann M. et al. (1989): Forests are not just Swiss cheese: canopy stereogeometry of non-gaps in tropical forests. *Ecology*, 70(3): 550–552.
- Mayer H. (1987): *Urwaldreste, Naturwaldreste und schützenswerte Naturwälder in Österreich*. Universität für Bodenkultur, Wien.

- Míchal I. (1983): Dynamika přírodního lesa I. – VI. *Živa*, XXXI (LXIX): 8–13, 48–53, 85–88, 128–133, 163–168, 233–238.
- Míchal I., Petříček V. (eds.) (1999): *Péče o chráněná území, II. Lesní společenstva*. AOPK ČR, Praha.
- Müller J., Büttler R. (2010): A review of habitat thresholds for dead wood: a baseline for management recommendations in european forests. *European Journal of Forest Research*, 128: 981–992.
- Pícha J. (2012): *Expanze buku v NPR Žofínský prales v období 1847–2011*. Diplomová práce. Mendelova univerzita v Brně.
- Přivětivý T. et al. (2016): How do environmental conditions affect the deadwood decomposition of European beech (*Fagus sylvatica* L.)? *Forest Ecology and Management*, 381: 177–187.
- Přivětivý T. et al. (2018): Decay dynamics of *Abies alba* and *Picea abies* deadwood in relation to environmental conditions. *Forest Ecology and Management*, 422: 250–259.
- Schütz J.P. (2002): Silvicultural tools to develop irregular and diverse forest structures. *Forestry*, 75: 327–337.
- Schütz J.P. et al. (2016): Comparing close-to-nature silviculture with processes in pristine forests: lessons from Central Europe. *Annals of Forest Science*, 73: 911–921.
- Šamonil P. et al. (2013) Individual-based approach to the detection of disturbance history through spatial scales in a natural beech-dominated forest. *Journal of Vegetation Science*, 24(6): 1167–1184.
- Šamonil P. et al. (2018): Biomechanical effect of trees in an old-growth temperate forest. *Earth Surface Processes and Landforms*, 43: 1063–1072.
- Vrška T. et al. (2009): European beech (*Fagus sylvatica* L.) and silver fir (*Abies alba* Mill.) rotation in the Carpathians - a developmental cycle or a linear trend induced by man? *Forest Ecology and Management*, 258: 347–356.
- Vrška T. et al. (2015): *Doporučené formy porostních směsí a způsoby jejich obhospodařování v ochranných pásmech zvláště chráněných území ponechaných samovolnému vývoji v 5.–7. lesním vegetačním stupni*. Certifikovaná metodika MZe. Lesnický průvodce 11/2015. VÚLHM, v.v.i., Strnady.
- Vrška T. et al. (2015): Deadwood residence time in alluvial hardwood temperate forests – A key aspect of biodiversity conservation. *Forest Ecology and Management*, 357: 33–41.
- Watt A. (1947): Pattern and process in the plant community. *The Journal of Ecology*, 35(1/2): 1–22.
- Wermelinger B. (2004): Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202: 67–82.

2.4 Lesnické hospodaření a biodiverzita: přehled přístupů

- Ammon W. (2009): *Výběrný princip v lesním hospodářství. Závěry ze 40-ti let švýcarské praxe*. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy.

- Aszalós R. et al. (2021): Natural disturbance regimes as a guide for sustainable forest management in Europe. *Ecological Applications*, 32(5): e2596.
- Axelsson R. et al. (2007): Natural forest and cultural woodland with continuous tree cover in Sweden: How much remains and how is it managed? *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22 (6): 545–558.
- Bače R., Svoboda M. (2016): *Management mrtvého dřeva v hospodářských lesích*. Certifikovaná metodika. Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti.
- Bobiec A. et al. (2005): *The afterlife of a tree*. WWF Poland, Warsaw.
- Čížek L. et al. (2016): *Metodika péče o druhově bohaté (světlé) lesy*. Certifikovaná metodika. Biologické centrum AV ČR, Entomologický ústav, České Budějovice.
- Čížek L. et al. (2020): *Ořezávané stromy – zapomenuté dědictví, historie, současnost a význam v ochraně přírody*. Agentura Gevak.
- D'Amato A.W., Palik B.J. (2021): Building on the last “new” thing: exploring the compatibility of ecological and adaptation silviculture. *Canadian Journal of Forest Research*, 51(2): 172-180.
- Dieler J. et al. (2017): Effect of forest stand management on species composition, structural diversity, and productivity in the temperate zone of Europe. *European Journal of Forest Research*, 136(4): 739–766.
- Dobrovolný L. (2018): Modelový les v podmínkách Školního lesního podniku Masarykův les Křtiny. Pp. 15–26. In: *Nepasečné hospodaření jako součást řešení problému klimatické změny*. Sborník příspěvků z odborného semináře, Křtiny.
- Duflot R. et al. (2022): Management diversity begets biodiversity in production forest landscapes. *Biological Conservation*, 268: 109514.
- Duncker P.S. et al. (2012): Classification of forest management approaches: a new conceptual framework and its applicability to European forestry. *Ecology and Society*, 17(4): 51.
- Emmer I.M. et al. (1998): Reversing borealization as a means to restore biodiversity in Central-European mountain forests – An example from the Krkonose Mountains, Czech Republic. *Biodiversity and Conservation*, 7(2): 229–247.
- Felton A. et al. (2010): Replacing coniferous monocultures with mixed-species production stands: An assessment of the potential benefits for forest biodiversity in northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 260(6): 939–947.
- Ferkl V. (2020): Může být nepasečný – výběrný způsob alternativou pro naše lesy? Pro *Silva Bohemica*, Brno.
- Franklin J.F. et al. (1997): Alternative silvicultural approaches to timber harvesting: Variable retention harvest systems. Pp. 111–139. In: Kohm K.A., Franklin J.F. (eds.): *Creating a forestry for the 21st century*. Island Press, Washington, DC.
- Fedrowitz K. et al. (2014): Can retention forestry help conserve biodiversity? A meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 51: 1669–1679.
- Grove S.J. (2002): Saproxylic insect ecology and the sustainable management of forests. *Annual reviews of Ecology and Systematics*, 33: 1–23.
- Gustafsson L. et al. (2012): Retention forestry to maintain multifunctional forests: A world perspective. *BioScience*, 62(7): 633–645.
- Hengeveld G. M. et al. (2012): A forest management map of European forests. *Ecology and Society*, 17(4): 53.

- Hilmers T. et al. (2018): Biodiversity along temperate forest succession. *Journal of Applied Ecology*, 55(6): 2756–2766.
- Hunter M.L. (1999): *Maintaining Biodiversity in Forest Ecosystems*. Cambridge University Press.
- Hurt V. (2011): *Pěstování středního lesa a převody na střední les*. Certifikovaná metodika. Mendelova univerzita v Brně.
- Jankovský L. et al. (2006): *Analýza postupů ponechávání dřeva k zetlení z hlediska vlivu na biologickou rozmanitost*. Ministerstvo životního prostředí ČR.
- Jaureguiberry P. et al. (2022): The direct drivers of recent global anthropogenic biodiversity loss. *Science Advances*, 8: eabm9982.
- Kjučukov P. (2022): *Lesnický management a ochrana biodiverzity*. Disertační práce. Česká zemědělská univerzita v Praze.
- Kjučukov P. et al. (2021): *Ekologické lesnictví – vhodná cesta k rozmanitému lesu*. Pp. 97–103. In: Petřík P., Fanta J. (eds.): *Jiné klima – jiný les*. Academia, Praha.
- Knott R. et al. (2011): *Pěstování nízkého lesa a převody na nízký les*. Certifikovaná metodika. Mendelova univerzita v Brně.
- Košulič M. (2010): *Cesta k přírodě blízkému hospodářskému lesu*. 1. vyd. FSC ČR, Brno.
- Kozák D. et al. (2018): Profile of tree-related microhabitats in European primary beech-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 429: 363–374.
- Kraus D. et al. (2016a): *Catalogue of tree microhabitats – Reference field list*. Integrate+ Technical Paper.
- Kraus D. et al. (2016b): *Seznam stromových mikrobiotopů – Terénní příručka*. Integrate+ Technický článek.
- Kraus D., Krumm F. (2013): *Integrative approaches as an opportunity for the conservation of forest biodiversity*. European Forest Institute.
- Kráska A. (2015): *Ochrana saproxylického hmyzu a opatření na jeho podporu*. Metodiky Agentury ochrany přírody a krajiny ČR.
- Krumm F. et al. (eds) (2020): *How to balance forestry and biodiversity conservation – A view across Europe*. European Forest Institute (EFI), Swiss Federal Institute for Forest, Birmensdorf.
- Kuuluvainen T. (2009): Forest management and biodiversity conservation based on natural ecosystem dynamics in Northern Europe: The complexity challenge. *Ambio*, 38(6): 309–315.
- Lindenmayer D. (2006): Salvage harvesting – past lessons and future issues. *Forestry Chronicles*, 82(1): 48–53.
- Machar I. (2014): The coppice forest management in the ecological networks in central Europe. International Multidisciplinary Scientific GeoConference Surveying Geology and Mining Ecology Management. *SGEM*, 2(3): 455–460.
- Mason F., Zapponi L. (2015): The forest biodiversity artery: towards forest management for saproxylic conservation. *iForest Biogeosciences and Forestry*. 9(2): 205–216.
- Mason W.L. et al. (2022): Continuous cover forestry in Europe: usage and the knowledge gaps and challenges to wider adoption. *Forestry*, 95(1):1–12.
- Mergner U., Kraus D. (2020): Learning from nature: Integrative forest management in Ebrach, Germany. Pp. 196–213. In: *How to balance forestry and biodiversity conservation? A view across Europe*. Swiss Federal Institute for Forest.

- Mikoláš M. et al. (2021): Natural disturbance impacts on trade-offs and co-benefits of forest biodiversity and carbon. *Proceedings of the Royal Society B*, 88: 20211631.
- Möller A. (1922): *Der Dauerwaldgedanke. Sein Sinn und seine Bedeutung*. J. Springer, Berlin.
- Mori A.S., Kitagawa R. (2014): Retention forestry as a major paradigm for safeguarding forest biodiversity in productive landscapes: A global meta-analysis. *Biological Conservation*, 175: 65–73.
- Muys B. et al. (2022): *Forest biodiversity in Europe, from science to policy*. European Forest Institute.
- Nagel T.A. et al. (2017): Evaluating the influence of integrative forest management on old-growth habitat structures in a temperate forest region. *Biological Conservation*, 216: 101–107.
- Nolet P. et al. (2018): Comparing the effects of even- and uneven-aged silviculture on ecological diversity and processes: A review. *Ecology and Evolution*, 8(2): 1217–1226.
- Paillet Y. et al. (2010): biodiversity differences between managed and unmanaged forests: Meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24(1): 101–112.
- Palik B., D'Amato A. (2017): Ecological forestry: Much more than retention harvesting. *Journal of Forestry*, 115(1): 51–53.
- Palik B.J. (2020): *Ecological silviculture foundations and applications*. Waveland Press, Inc.
- Poleno Z. (1997): *Trvale udržitelné obhospodařování lesů*. Ministerstvo zemědělství ČR.
- Pötzelsberger E. et al. (2021): *Forest biodiversity in the spotlight – what drives change?* European Forest Institute.
- Pukkala T., von Gadow K. (eds.) (2012): *Continuous cover forestry*. Springer, Dordrecht.
- Pukkala T. (2016): Plenterwald, Dauerwald or clearcut? *Forest Policy and Economics*, 62: 125–134.
- Puletti N. et al. (2017): Deadwood distribution in European forests. *Journal of Maps*, 13(2): 733–736.
- Remeš J. (2018): Development and present state of close-to-nature silviculture. *Journal of Landscape Ecology*, 11(3): 17–32.
- Rotter P. et al. (2021): *Lesníkův průvodce neklidnými časy*. Lesnická práce, s.r.o., Kostelec nad Černými lesy, VÚKOZ.
- Schall P. et al. (2018): The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *Journal of Applied Ecology*, 55(1): 267–278.
- Scherzinger W. (1996): *Naturschutz im Wald: Qualitätsziele einer dynamischen Waldentwicklung. Praktischer Naturschutz*. Verlag Eugen Ulmer, Stuttgart.
- Schulze E.-D. et al. (2007): Temperate and boreal old-growth forests: how do their growth dynamics and biodiversity differ from young stands and managed forests? Pp. 343–366. In: Wirth C. et al. (eds.): *Old-growth forests: function, fate and value*. Springer, Berlin, Heidelberg.
- Schulze E.D. et al. (2016): A review on plant diversity and forest management of European beech forests. *European Journal of Forest Research*, 135(1): 51–67.

- Schulze E.D. (2018): Effects of forest management on biodiversity in temperate deciduous forests: An overview based on Central European beech forests. *Journal for Nature Conservation*, 43: 213–226.
- Seymour R.S., Hunter M.L. (1992): *New forestry in eastern spruce-fir forests: Principles and applications to Maine*. College of Forest Resources, University of Maine.
- Simončič T. et al. (2015): A conceptual framework for characterizing forest areas with high societal values: Experiences from the Pacific Northwest of USA and Central Europe. *Environmental Management*, 56(1): 127–143.
- Spiecker H. (2003): Silvicultural management in maintaining biodiversity and resistance of forests in Europe-temperate zone. *Journal of Environmental Management*, 67: 55–65.
- Šamonil P. et al. (2014): Disturbances can control fine-scale pedodiversity in old-growth forests: is the soil evolution theory disturbed as well? *Biogeosciences*, 11: 5889–5905.
- Šebková B. et al. (2012): Interaction between tree species populations and windthrow dynamics in natural beech-dominated forest, Czech Republic. *Forest Ecology and Management*, 280: 9–19.
- Vítková L. et al. (2018): Deadwood management in Central European forests: Key considerations for practical implementation. *Forest Ecology and Management*, 429: 394–405.
- Vrška T., Král K. (2018): Lesnické lekce z dynamiky pralesů. *Lesnická práce*, 7: 470–475.
- Wohlgemuth T. et al. (2002): Dominance reduction of species through disturbance – a proposed management principle for central European forests. *Forest Ecology and Management*, 166(1-3): 1–15.
- Zaniewski P.T. et al. (2020): Intermediate disturbance by off-road vehicles promotes endangered pioneer cryptogam species of acid inland dunes. *Tuexenia*, 40: 479.
- Zumr V., Remeš J. (2020): Saproxyliční brouci jako indikátor biodiversity lesů a vliv lesnického managementu na jejich rozhodující životní atributy: review. *Zprávy lesnického výzkumu*, 65(4): 242–257.

3.1 Potravní síť

- Abbas F. et al. (2012): Roe deer may markedly alter forest nitrogen and phosphorus budgets across Europe. *Oikos*, 121(8): 1271–278.
- Bartley T.J. et al. (2019): Food web rewiring in a changing world. *Nature Ecology & Evolution*, 3(3): 345–35=
- Bascompte J., Melián C.J. (2005): Simple trophic modules for complex food webs. *Ecology*, 86(11): 2868–2873.
- Bauer B. et al. (2021): Functional trait dimensions of trophic metacommunities. *Ecography*, 44(10): 1486–1500.
- Baxter C.V. et al. (2004): Fish invasion restructures stream and forest food webs by interrupting reciprocal prey subsidies. *Ecology*, 85(10): 2656–2663.

- Birkhofer K. et al. (2017): Land-use type and intensity differentially filter traits in above- and below-ground arthropod communities. *Journal of Animal Ecology*, 86(3): 511–520.
- Bond E. M., Chase J.M. (2002): Biodiversity and ecosystem functioning at local and regional spatial scales. *Ecology Letters*, 5(4): 467–470.
- Coll M., Guershon M. (2002): Omnivory in terrestrial arthropods: mixing plant and prey diets. *Annual Review of Entomology*, 47: 267–297.
- Dale M.R.T., Fortin M.J. (2021): *Quantitative Analysis of Ecological Networks*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Dormann C.F. et al. (2009): Indices, graphs and null models: analyzing bipartite ecological networks. *Open Ecology Journal*, 2: 7–24.
- Dormann C.F. et al. (2017): Identifying causes of patterns in ecological networks: opportunities and limitations. *Annual Review of Ecology, Evolution, & Systematics*, 48: 559–584.
- Guzman L. et al. (2019): Towards a multi-trophic extension of metacommunity ecology. *Ecology Letters*, 22(1): 19–33.
- Hanley T.C., La Pierre K.J. (eds.) (2015): *Trophic Ecology. Bottom-up and Top-down Interactions across Aquatic and Terrestrial Systems*. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Holt R.D., Bonsall M.B. (2017): Apparent competition. *Annual Review of Ecology, Evolution, & Systematics*, 48(1): 447–471.
- Holt R.D., Huxel G.R. (2007): Alternative prey and the dynamics of intraguild predation: theoretical perspectives. *Ecology*, 88(11): 2706–2712.
- Holt R.D., Polis G.A. (1997): A theoretical framework for intraguild predation. *American Naturalist*, 149(4): 745–764.
- Janssen A. et al. (2007): Habitat structure affects intraguild predation. *Ecology*, 88(11), 2713–2719.
- Khum W. et al. (2022). The invasive pathogenic fungus *Hymenoscyphus fraxineus* alters predator–herbivore–ash food webs. *Biological Invasions*, 25: 125–131.
- Laundré J.W., et al. (2014): The landscape of fear: the missing link to understand top-down and bottom-up controls of prey abundance? *Ecology*, 95(5): 1141–1152.
- Liu S. et al. (2015): Spider foraging strategy affects trophic cascades under natural and drought conditions. *Scientific Reports*, 5(1): 1–9.
- Loreau M. et al. (2003). Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, 6(8): 673–679.
- Ludwig L. et al. (2018): Caught in the web: Spider web architecture affects prey specialization and spider–prey stoichiometric relationships. *Ecology & Evolution*, 8(13): 6449–6462.
- Martin E.A. et al. (2019): The interplay of landscape composition and configuration: new pathways to manage functional biodiversity and agroecosystem services across Europe. *Ecology Letters*, 22(7): 1083–1094.
- Martinson H.M., Fagan W.F. (2014): Trophic disruption: A meta-analysis of how habitat fragmentation affects resource consumption in terrestrial arthropod systems. *Ecology Letters*, 17(9): 1178–1189.

- Matas A. et al. (2021): Wild boar rooting and rural abandonment may alter food-chain length in arthropod assemblages in a European forest region. *Forest Ecology and Management*, 479: 118583.
- McLeod A.M., Leroux S.J. (2021): The multiple meanings of omnivory influence empirical, modular theory and whole food web stability relationships. *Journal of Animal Ecology*, 90(2): 447–459.
- Melguizo-Ruiz N. et al. (2020): Field exclusion of large soil predators impacts lower trophic levels and decreases leaf-litter decomposition in dry forests. *Journal of Animal Ecology*, 89(2): 334–346.
- Michalko R. et al. (2021): Disturbance by invasive pathogenic fungus alters arthropod predator–prey food-webs in ash plantations. *Journal of Animal Ecology*, 90(9): 2213–2226.
- Michalko R. et al. (2021): Reforestations of tropical forests alter interactions between web-building spiders and their prey. *Ecosystems*, 24(8): 1962–1975.
- Michalko R. et al. (2022): Interaction between hunting strategy, habitat type and stratum drive intraguild predation and cannibalism. *Oikos*, 2022(3): e08662.
- Michalko R., Pekár S. (2017): The behavioral type of a top predator drives the short-term dynamic of intraguild predation. *American Naturalist*, 189(3): 242–253.
- Moore J.C. et al. (eds.). (2018): *Adaptive food webs: stability and transitions of real and model ecosystems*. Cambridge University Press. Cambridge, UK.
- Perkins M.J. et al. (2018). Multichannel feeding by spider functional groups is driven by feeding strategies and resource availability. *Oikos*, 127(1): 23–33.
- Rosenheim J.A., Harmon J.P. (2006): The influence of intraguild predation on the suppression of a shared prey population: an empirical reassessment. Pp. 1–20. In: Brodeur J., Boivin G. (eds.): *Trophic and guild in biological interactions control*. Springer, Dordrecht.
- Schmitz O.J. (2010): *Resolving Ecosystem Complexity*. Monographs in Population Biology, 47. Princeton University Press, Oxford, USA.
- Schuldt A. et al. (2018): Biodiversity across trophic levels drives multifunctionality in highly diverse forests. *Nature Communications*, 9(1): 1–10.
- Takimoto G., Post D.M. (2013): Environmental determinants of food-chain length: a meta-analysis. *Ecological Research*, 28(5): 675–681.
- Terborgh J., Estes J.A. (2010): *Trophic Cascades. Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Island Press. Washington, USA.
- Thompson R.M. et al. (2012): Food webs: reconciling the structure and function of biodiversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(12): 689–697.
- Tylianakis J.M., Morris R.J. (2017): Ecological networks across environmental gradients. *Annual Review of Ecology, Evolution, & Systematics*, 48: 25–48.
- Winkler K. et al. (2021): Global land use changes are four times greater than previously estimated. *Nature Communications*, 12(1): 1–10.
- Woodcock P. et al. (2013): Impacts of intensive logging on the trophic organisation of ant communities in a biodiversity hotspot. *PLoS One*, 8(4): e60756.
- Young H.S. et al. (2013). The roles of productivity and ecosystem size in determining food chain length in tropical terrestrial ecosystems. *Ecology*, 94(3): 692–701.

3.2 Les jako mykorhizní systém

- Begum N. et al. (2019): Role of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth regulation: Implications in abiotic stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*, 10: 1–15.
- Binder M., Hibbett D.S. (2006): Molecular systematics and biological diversification of Boletales. *Mycologia*, 98 (6): 971–981.
- Bouchra N. et al. (2022): Mycorrhizae helper bacteria for managing the mycorrhizal soil infectivity. *Frontiers in Soil Science*, 2: 979246.
- Daguerre Y. et al. (2016): Signaling pathways driving the development of ectomycorrhizal symbiosis. Pp: 141–157. In: Martin F. (ed.): *Molecular mycorrhizal symbiosis*. John Wiley & Sons.
- Grelet G. et al. (2017): Ecology of ericoid mycorrhizal fungi: What insight have we gained with molecular tool and what is missing? Pp. 405–419. In: Martin F. (ed.): *Molecular mycorrhizal symbiosis*. John Wiley & Sons.
- Gryndler M. et al. (2004): *Mykorhizní symbióza. O soužití hub s kořeny rostlin*. Academia Praha.
- Johnson D., Gilbert L. (2014): Interplant signalling through hyphal networks. *New Phytologist*, 205(4): 1448–1454.
- Hobbie E.A. et al. (2001): Mycorrhizal vs. saprotrophic status of fungi: the isotopic evidence. *New Phytologist*, 150: 601–610.
- Kohler A. (2015): Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics*, 47(4): 410–415.
- Lehmann A. (2017): Mycorrhizas and soil aggregation. Pp. 241–262. In: Johnson N.C. (ed.): *Mycorrhizal mediation of soil*. Elsevier.
- Lepšová A. (2003): Les jako ektomykorhizní systém. *Lesnická práce*, 82(4).
- Looney B.P. (2018): Russulaceae: a new genomic dataset to study ecosystem function and evolutionary diversification of ectomycorrhizal fungi with their tree associates. *New Phytologist*, 218(1): 54–65.
- Maillard F. et al. (2023): Functional genomics gives new insights into the ectomycorrhizal degradation of chitin. *New Phytologist*, 238: 845–858.
- Miransari M. et al. (2014): Plant hormones as signals in arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Critical Reviews in Biotechnology*, 34(2): 123–133.
- Read D.J. Perez-Moreno J. (2003): Mycorrhizas and nutrient cycling in ecosystems - a journey towards relevance? *New Phytologist*, 157: 475–492.
- Simard S.W. (2018): Mycorrhizal networks facilitate tree communication, learning, and memory. Pp. 191–213. In: Baluska F. et al. (eds.): *Memory and learning in plants. Signaling and communication in plants*. Springer, Cham.
- Turner B.L., Condon L.M. (2013): Pedogenesis, nutrient dynamics, and ecosystem development: the legacy of T. W. Walker and J. K. Sysers. *Plant and Soil*, 367(1-2): 1–10.
- Xu H., Zwiazek J.J. (2020): Fungal aquaporins in ectomycorrhizal root water transport. *Frontiers in Plant Science*, 11: 302.

4.1 Půdní mikrobiom a jeho role v lesních ekosystémech se zaměřením na dekompozici organické hmoty

- Ambus P., Zechmeister-Boltenstern S. (2007): Denitrification and N-cycling in forest ecosystems. Pp.: 343–358. In: Bothe et al. (eds.): *Biology of the Nitrogen Cycle*. Elsevier Science.
- Angst G. et al. (2021): Plant- or microbial-derived? A review on the molecular composition of stabilized soil organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 156: 108189.
- Augusto L. et al. (2002): Impact of several common tree species of european temperate forests on soil fertility. *Annals of Forest Science*, 59(3): 233–253.
- Augusto L. et al. (2015): Influences of evergreen gymnosperm and deciduous angiosperm tree species on the functioning of temperate and boreal forests. *Biological Reviews*, 90(2): 444–466.
- Bálint M. et al. (2016): Millions of reads, thousands of taxa: microbial community structure and associations analyzed via marker genes. *FEMS Microbiology Reviews*, 6(24): 189–196.
- Baldrian P. et al. (2012): Active and total microbial communities in forest soil are largely different and highly stratified during decomposition. *Isme Journal*, 6(2): 248–258.
- Baldrian P. (2017): Forest microbiome: diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews*, 41(2): 109–30.
- Berg B. (2000): Litter decomposition and organic matter turnover in northern forest soils. *Forest Ecology and Management*, 133: 13–22.
- Bernard L. et al. (2022): Advancing the mechanistic understanding of the priming effect on soil organic matter mineralisation. *Functional Ecology*, 36(6): 1355–1377.
- Boon E. et al. (2013): Interactions in the microbiome: communities of organisms and communities of genes. *FEMS Microbiology Reviews*, 38(1): 90–118.
- Brady N.C., Weil, R.R. (2002): *The nature and properties of soils*. Prentice Hall.
- Burns R.G. et al. (2013): Soil enzymes in a changing environment: current knowledge and future directions. *Soil Biology and Biochemistry*, 58: 216–234.
- Dighton J. (2021): *Fungi in ecosystem processes*. 2nd ed., CRC Press.
- Edgar R. (2018): Updating the 97% identity threshold for 16S ribosomal RNA OTUs. *Bioinformatics*, 34(14): 2371–2375.
- Fernandez C.W., Kennedy P.G. (2016): Revisiting the “gadgil effect”: Do interguild fungal interactions control carbon cycling in forest soils? *New Phytologist*, 209(4): 1382–1394.
- Fierer N. (2017): Embracing the unknown: disentangling the complexities of the soil microbiome. *Nature Reviews Microbiology*, 15(10): 579–590.
- Gadd G.M. (ed.) (2001): *Fungi in Bioremediation*. Cambridge University Press.
- Groffman P.M., Tiedje J.M. (1989): Denitrification in North temperate forest soils: Spatial and temporal patterns at the landscape and seasonal scales. *Soil Biology & Biochemistry*, 21: 613–620.

- Haňáčková Z. et al. (2015): Fungal succession in the needle litter of a montane *Picea abies* forest investigated through strain isolation and molecular fingerprinting. *Fungal Ecology*, 13:157–66.
- Ho A. et al. (2017): Revisiting life strategy concepts in environmental microbial ecology. *FEMS Microbiology Ecology*, 93(3): 1–14.
- Hobbie S.E. et al. (2006): Tree species effects on decomposition and forest floor dynamics in a common garden. *Ecology*, 87(9): 2288–2297.
- Islam M.R. et al. (2022): Stabilisation of soil organic matter: interactions between clay and microbes. *Biogeochemistry*, 160(2): 145–158.
- Janusz G. et al. (2017): Lignin degradation: microorganisms, enzymes involved, genomes analysis and evolution. *FEMS Microbiology Reviews*, 41(6): 941–962.
- Joergensen R.G., Wichern F. (2018): Alive and kicking: Why dormant soil microorganisms matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 116: 419–430.
- Joly F.-X. et al. (2017): Tree species diversity affects decomposition through modified micro-environmental conditions across European forests. *New Phytologist*, 214(3): 1281–1293.
- Krishna M.P., Mohan M. (2017): Litter decomposition in forest ecosystems: A review. *Energy, Ecology and Environment*, 2(4): 236–249.
- Kuzyakov Y. (2010): Priming effects: Interactions between living and dead organic matter. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(9): 1363–1371.
- Lladó S. et al. (2018): Drivers of microbial community structure in forest soils. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 102(10): 4331–4338.
- Madigan M.T. et al. (2011): *Brock Biology of Microorganisms*. Pearson Education.
- Miko L. et al. *Život v půdě. Příručka pro začínající půdní biology*. Lipka.
- Nurmi J. (1997): Heating values of mature trees. *Acta Forestalia Fennica*, 256: 7517.
- Oulehle F. et al. (2019): Effects of bark beetle disturbance on soil nutrient retention and lake chemistry in glacial catchment. *Ecosystems*, 22(4): 725–741.
- Paul E.A. (2016): The nature and dynamics of soil organic matter: plant inputs, microbial transformations, and organic matter stabilization. *Soil Biology and Biochemistry*, 98: 109–126.
- Prescott C.E., Grayston S.J. (2013): Tree species influence on microbial communities in litter and soil: current knowledge and research needs. *Forest Ecology and Management*, 309: 19–27.
- Prescott C.E. et al. (2020): Surplus carbon drives allocation and plant–soil interactions. *Trends in Ecology & Evolution*, 35(12): 1110–1118.
- Sinsabaugh R.L. (2010): Phenol oxidase, peroxidase and organic matter dynamics of soil. *Soil Biology and Biochemistry*, 42(3): 391–404.
- Six J. et al. (2004): A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil and Tillage Research*, 79(1): 7–31.
- Sylvia D.M. (2005): *Principles and Applications of Soil Microbiology*. Pearson Prentice Hall.
- Šantrůčková H. et al. (2006): Decomposition rate and nutrient release from plant litter of norway spruce forest in the Bohemian forest. *Biologia*, 61(S20): S499–508.
- Šantrůčková H. et al. (2018): *Ekologie půdy*. Nakladatelství Jihočeské univerzity.
- Throckmorton H.M. et al. (2012): The source of microbial C has little impact on soil organic matter stabilisation in forest ecosystems. *Ecology Letters*, 15(11): 1257–1265.

- Tláskal V. et al. (2021): Complementary roles of wood-inhabiting fungi and bacteria facilitate deadwood decomposition. *MSystems*, 6(1): e01078-20.
- Uroz S. et al. (2013): Functional profiling and distribution of the forest soil bacterial communities along the soil mycorrhizosphere continuum. *Microbial Ecology*, 66(2): 404–415.
- Uroz S. et al. (2016): Ecology of the forest microbiome: Highlights of temperate and boreal ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 103: 471–488.
- Vavříček D., Kučera A. (eds.) (2017): *Základy lesnického půdoznalství a výživy lesních dřevin*. Lesnická práce.
- Yang P., van Elsas J.D. (2018): Mechanisms and ecological implications of the movement of bacteria in soil. *Applied Soil Ecology*, 129: 112–120.

4.2 Bezobratlí v lesních ekosystémech

- Abe T., Higashi M. (2001): Isoptera. Pp. 408–433. In: Levin S.A. (ed.): *Encyclopedia of Biodiversity (Second Edition)*. Academic Press.
- Asbeck T. et al. (2021): Biodiversity response to forest management intensity, carbon stocks and net primary production in temperate montane forests. *Scientific Reports*, 11: 1625.
- Bánki O. et al. (2022): *Catalogue of Life Checklist (Version 2022-12-19)*. Catalogue of Life.
- Bar-On Y.M. et al. (2018): The biomass distribution on Earth. *PNAS*, 115(25): 6506–6511.
- Beattie A.J., Hughes L. (2002): Ant-plant interactions. Pp. 211–235. In: Herrera C.M., Pellmyr O. (eds.) *Plant – Animal Interactions. An evolutionary approach*. Blackwell Publishing.
- Berke S.K. (2010): Functional groups of ecosystem engineers: A proposed classification with comments on current issues. *Integrative and Comparative Biology*, 50(2): 147–157.
- Bernes C. et al. (2015): What is the impact of active management on biodiversity in boreal and temperate forests set aside for conservation or restoration? A systematic map. *Environmental Evidence*, 4: 25.
- Biggs E. et al. (2023): Beyond the theory: From holobiont concept to microbiome engineering. *Environmental Microbiology*, 25(4): 832–835.
- Blackwell M. (2011): The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? *American Journal of Botany*, 98: 426–438.
- Boet O. et al. (2020): The role of environmental vs. biotic filtering in the structure of European ant communities: A matter of trait type and spatial scale. *PLoS ONE*, 15(2): e0228625.
- Brousseau P.-M. et al. (2018): On the development of a predictive functional trait approach for studying terrestrial arthropods. *Journal of Animal Ecology*, 87: 1209–1220.
- Burešová A. (2013): *Bioturbace a její význam při tvorbě půd*. Bakalářská práce, Univerzita Karlova, Praha.

- Castro A., Wise D.H. (2010): Influence of fallen coarse woody debris on the diversity and community structure of forest-floor spiders (Arachnida: Araneae). *Forest Ecology and Management*, 260: 2088–2101.
- Dahlsjö C.A.L., Eggleton P. (2020): Kitching R. Tropical terrestrial invertebrates—Where to from here? *Biotropica*, 52: 392–395.
- Davidson T.M. et al. (2018): Bioerosion in a changing world: a conceptual framework. *Ecology Letters*, 21: 422–438.
- Dawson S.K. et al. (2021): The traits of “trait ecologists”: An analysis of the use of trait and functional trait terminology. *Ecology and Evolution*, 11: 16434–16445.
- Díaz S. et al. (2013): Functional traits, the phylogeny of function, and ecosystem service vulnerability. *Ecology and Evolution*, 3(9): 2958–2975.
- Eckerter T. et al. (2019): Additive positive effects of canopy openness on European bilberry (*Vaccinium myrtillus*) fruit quantity and quality. *Forest Ecology and Management*, 433: 122–130.
- Edburg S.L. et al. (2012): Cascading impacts of bark beetle-caused tree mortality on coupled biogeophysical and biogeochemical processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10: 416–424.
- Eisenhauer N. et al. (2019): Recognizing the quiet extinction of invertebrates. *Nature Communications*, 10: 50.
- Eggleton P. (2020): The State of the World's Insects. *Annual Review of Environment and Resources*, 45(1): 61–82.
- Fontaine B. et al. (2012) New Species in the Old World: Europe as a frontier in biodiversity exploration, a test bed for 21st century taxonomy. *PLoS ONE*, 7(5): e36881.
- Gandhi K.J.K., et al. (2022): Bark beetle outbreaks alter biotic components of forested ecosystems. Pp. 227-259. In: Gandhi K.J.K, Hofstetter R.W. (eds.): *Bark beetle management, ecology, and climate change*. Academic Press.
- Giladi I. (2006): Choosing benefits or partners: a review of the evidence for the evolution of myrmecochory. *Oikos*, 112: 481–492.
- Gerber R., Schaffner U. (2016). *Review of invertebrate biological control agents introduced into Europe*. CABI.
- Govorushko S. (2019): Economic and ecological importance of termites: A global review. *Entomological Science*, 22: 21–35.
- Gravel D. et al. (2016): The meaning of functional trait composition of food webs for ecosystem functioning. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 371: 20150268.
- Grevé M.E. et al. (2018): Effect of forest management on temperate ant communities. *Ecosphere*, 9: e02303.
- Griffiths H.M. et al. (2021): The impact of invertebrate decomposers on plants and soil. *New Phytologist*, 231: 2142–2149.
- Hallmann C.A. et al. (2017): More than 75 percent decline over 27 years in total flying insect biomass in protected areas. *PLoS ONE*, 12(10): e0185809.
- Harvey J.A. et al. (2022): Scientists' Warning on climate change and insects. *Ecological Monographs*: e1553.
- Hartshorn J. (2021): A review of forest management effects on terrestrial leaf litter inhabiting arthropods. *Forests*, 2(1): 23.

- Hastings A. et al. (2007): Ecosystem engineering in space and time. *Ecology Letters*, 10: 153–164.
- Heděněc P. et al. (2022): Global distribution of soil fauna functional groups and their estimated litter consumption across biomes. *Scientific Reports*, 12: 17362.
- Horton C.G. (ed.) (2017): *Earthworms: Types, roles and research*. Insects and other terrestrial arthropods: Biology, chemistry and behavior Series. Nova Science Publishers.
- Chapman A.D. (2009): *Numbers of living species in Australia and the World*. 2nd edition. Australian Biodiversity Information Services.
- Johnson S.N. (ed.) (2017): *Global climate change and terrestrial invertebrates*. John Wiley & Sons, Chichester, Hoboken.
- Joimel S. et al. (2022): Collembola are among the most pesticide-sensitive soil fauna groups: A Meta-Analysis. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 41: 2333–2341.
- Jones C.G. et al. (1994): Organisms as ecosystem engineers. *Oikos*, 69(3): 373–386.
- Jones C.G. et al. (1997): Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78: 1946–1957.
- Jones C.G. et al. (2010): A framework for understanding physical ecosystem engineering by organisms. *Oikos*, 119: 1862–1869.
- Konvička et al. (2006): Ohrožený hmyz nížinných lesů: ochrana a management. Sagittaria, Olomouc.
- Krishnan S. et al. (2020): *The pollination services of forests – A review of forest and landscape interventions to enhance their cross-sectoral benefits*. Forestry Working Paper No. 15. Rome, FAO & Biodiversity International.
- Kulakowski D. (2016): Managing bark beetle outbreaks (*Ips typographus*, *Dendroctonus* spp.) in conservation areas in the 21st century. *Forest Research Papers*, 77(4): 352–357.
- Langor D.W., Spence J.R. (2006): Arthropods as ecological indicators of sustainability in Canadian forests. *Forest Chronicles*, 82: 344–350.
- le Mellec A. et al. (2011): Insect herbivory, organic matter deposition and effects on belowground organic matter fluxes in a central European oak forest. *Plant and Soil*, 342: 393–403.
- Locey K.J., Lennon J.T. (2016): Scaling laws predict global microbial diversity. *PNAS*, 113(21): 5970–5975.
- Lueder S et al. (2022): Functional traits, species diversity and species composition of a neotropical palm community vary in relation to forest. *Frontiers in Ecology and Evolution*, 10: 678125.
- Lunde L.F. et al. (2023): Beetles provide directed dispersal of viable spores of a keystone wood decay fungus. *Fungal Ecology*, 63: 101232.
- Maleque M.A. et al. (2009): Arthropods as bioindicators of sustainable forest management, with a focus on plantation forests. *Applied Entomology and Zoology*, 44(1): 1–11.
- McCary M.A., Schmitz O.J. (2021): Invertebrate functional traits and terrestrial nutrient cycling: Insights from a global meta-analysis. *Journal of Animal Ecology*, 90: 1714–1726.

- Maccherini S. et al. (2021): Silvicultural management does not affect biotic communities in conifer plantations in the short-term: A multi-taxon assessment using a BACI approach. *Forest Ecology and Management*, 493: 119257.
- Medina-Sauza R.M. et al. (2019): Earthworms building up soil microbiota, a review. *Frontiers in Environmental Science*, 7: 81.
- MEA (Millennium Ecosystem Assessment) 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Mikuláš R., Čílek V. (1998:) Terrestrial insect bioerosion and the possibilities of its fossilization (Holocene to recent, Czech Republic), *Ichnos*, 5(4): 325–333.
- Miko L. et al. (2019): *Život v půdě*. Lipka, ediční centrum, Brno.
- Mora C. et al. (2011): How many species are there on earth and in the ocean? *PLoS Biology*, 9(8): e1001127.
- Moretti M. et al. (2017), Handbook of protocols for standardized measurement of terrestrial invertebrate functional traits. *Functional Ecology*, 31: 558–567.
- Müller J. et al. (2008): The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity Conservation*, 17: 2979–3001.
- Müller J. et al. (2010): Learning from a “benign neglect strategy” in a national park: Response of saproxylic beetles to dead wood accumulation. *Biological Conservation*, 143(11): 2559–2569.
- Nock C. et al. (2016): *Functional Traits*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Nolet P. et al. (2018): Comparing the effects of even-and uneven-aged silviculture on ecological diversity and processes: A review. *Ecology and Evolution*, 8: 1217–1226.
- Orsi F. et al. (2020): Mapping hotspots and bundles of forest ecosystem services across the European Union. *Land Use Policy*, 99: 104840.
- Osborne P.L. (2000): *Tropical ecosystems and ecological concepts*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Thomas P.A., Packham J.R. (2007): *Ecology of woodlands and forests. Description, dynamics, diversity*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Paillet Y. et al. (2010): Biodiversity differences between managed and unmanaged forests: meta-analysis of species richness in Europe. *Conservation Biology*, 24(1): 101–112.
- Pižl V. (2018): Žížaly a jejich role v půdě. *Veronica*, 2018(1): 22–24.
- Pokhlyenko A.P. et al. (2020): Influence of saprophages (Isopoda, Diplopoda) on leaf litter decomposition under different humidification and chemical loading. *BioSystems Diversity*, 28(4): 384–389.
- Potapov A.M. et al. (2022): Feeding habits and multifunctional classification of soil-associated consumers from protists to vertebrates. *Biological Reviews*, 97: 1057–1117.
- Prather C.M. et al. (2013): Invertebrates, ecosystem services and climate change. *Biological Reviews*, 88: 327–348.
- Purchart L. et al. (2013): Arthropod assemblages in Norway spruce monocultures during a forest cycle - A multi-taxa approach. *Forest Ecology and Management*, 306: 42–51.
- Rainio J., Niemelä J. (2003): Ground beetles (Coleoptera: Carabidae) as bioindicators. *Biodiversity and Conservation*, 12: 487–506.

- Raffa K.F. et al. (2015): Natural History and Ecology of Bark Beetles. Pp. 1–40. Vega F.E., Hofstetter R.W. (eds.): *Bark Beetles*. Academic Press.
- Rodríguez A., Kouki J. (2015): Emulating natural disturbance in forest management enhances pollination services for dominant *Vaccinium* shrubs in boreal pine-dominated forests. *Forest Ecology and Management*, 350: 1–12.
- Rodríguez A., Kouki J. (2017): Disturbance-mediated heterogeneity drives pollinator diversity in boreal managed forest ecosystems. *Ecological Applications*, 27(2): 589–602.
- Seibold S. et al. (2019): Arthropod decline in grasslands and forests is associated with landscape-level drivers. *Nature*, 574: 671–674.
- Seibold S. et al. (2021): The contribution of insects to global forest deadwood decomposition. *Nature*, 597: 77–81.
- Setälä H. et al. (2022): Acute resource pulses from periodical cicadas propagate to belowground food webs but do not affect tree performance. *Ecology*, 103(10): e3773.
- Schall P. et al. (2018): The impact of even-aged and uneven-aged forest management on regional biodiversity of multiple taxa in European beech forests. *Journal of Applied Ecology*, 55: 267–278.
- Schapheer C. et al. (2021): Arthropod-microbiota integration: Its importance for ecosystem conservation. *Frontiers in Microbiology*, 12: 702–763.
- Scheffers B.R. et al. (2012): What we know and don't know about Earth's missing biodiversity. *Trends Ecology and Evolution*, 27: 501–510.
- Schleuning M. et al. (2023): Animal functional traits: Towards a trait-based ecology for whole ecosystems. *Functional Ecology*, 37: 4–12.
- Smith R.L., Smith T.M. (2001): *Ecology and field biology*. Benjamin Cummings, New York.
- Smrž J. (2019): *Základy biologie, ekologie a systému bezobratlých živočichů*. Karolinum, Praha.
- Sterzyńska M. et al. (2020): Responses of soil microarthropod taxon (Hexapoda: Protura) to natural disturbances and management practices in forest-dominated subalpine lake catchment areas. *Scientific Reports*, 10: 5572.
- Stork N. (2018): How many species of insects and other terrestrial arthropods are there on earth? *Annual Review of Entomology*, 63: 31–45.
- Thorn S. et al. (2016): Canopy closure determines arthropod assemblages in microhabitats created by windstorms and salvage logging. *Forest Ecology and Management*, 38: 188–195.
- Šimová I. (2015): K čemu je dobré mapovat vlastnosti organismů? *Vesmír*, 94:77–78.
- van Strien J.V. et al. (2019): Over a century of data reveal more than 80% decline in butterflies in the Netherlands. *Biological Conservation*, 234: 116–122.
- Warren R.J., Giladi I. (2014): Ant-mediated seed dispersal: A few ant species (Hymenoptera: Formicidae) benefit many plants. *Myrmecological News*, 20: 129–140.
- Weisser W.W. a Siemann E. (eds.) (2004): *Insects and Ecosystem Function*. Ecological Studies 173, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Wilson E.O. (1987): The little things that run the world. (The importance and conservation of Invertebrates). *Conservation Biology*, 1(4): 344–346.

- Wong M.K.L. et al. (2019): Trait-based ecology of terrestrial arthropods. *Biological Reviews*, 94: 999–1022.
- Wright J.P., Jones C.G. (2004): Predicting effects of ecosystem engineers on patch-scale species richness from primary productivity. *Ecology*, 85(8): 2071–2081.
- Wright J.P. Jones C.G. (2006): The concept of organisms as ecosystem engineers ten years on: Progress, limitations, and challenges. *BioScience*, 56(3): 203–209.
- Zakharova L. et al. (2019): Trait-based modelling in ecology: A review of two decades of research. *Ecological Modelling*, 407: 108703.

4.3 Ekologie hub

- Agerer R. (2001): Exploration types of ectomycorrhizae. A proposal to classify ectomycorrhizal mycelial systems according to their patterns of differentiation and putative ecological importance. *Mycorrhiza*, 11(2): 107–114.
- Baldrián P. (2017): Forest microbiom: Diversity, complexity and dynamics. *FEMS Microbiology Reviews*, 41: 109–130.
- Baldrian P. et al. (2013): Estimation of fungal biomass in forest litter and soil. *Fungal Ecology*, 6(1): 1–11.
- Brabcová V. et al. (2016): Dead fungal mycelium in forest soil represents a decomposition hotspot and a habitat for a specific microbial community. *New Phytologist*, 10(4): 1369–1381.
- Harmon M.E. et al. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research*, 34: 59–234.
- Hobbie E.A., Agerer R. (2010): Nitrogen isotopes in ectomycorrhizal sporocarps correspond to belowground exploration types. *Plant and Soil*, 237: 71–83.
- Holec J., Beran M. (2006): Červený seznam hub, makromycetů, v České republice. Příroda, Praha.
- Jin H. et al. (2005): The uptake, metabolism, transport and transfer of nitrogen in an arbuscular mycorrhizal symbiosis. *New Phytologist*, 168: 687–696.
- Kijpornyogpan T. et al. (2022): Systems biology-guided understanding of white-rot fungi for biotechnological applications: A review. *iScience*, 25(7): 104640.
- Kohler A. et al. (2015): Convergent losses of decay mechanisms and rapid turnover of symbiosis genes in mycorrhizal mutualists. *Nature Genetics*, 47(4): 410–415.
- Lehmann A. 2017: Mycorrhizas and Soil Aggregation. Pp. 241–262. Johnson N.C. (ed.): *Mycorrhizal mediation of soil*. Elsevier.
- Lepšová A. (2001): Ectomycorrhizal root system of naturally established Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seedlings from different microhabitats – forest floor and coarse woody debris. *Silva Gabreta*, 7: 223–234.
- Lepšová A. (2003): Les jako ektomykorhizní systém. *Lesnická práce*, 82(4).
- Lepšová A. (2012): *Mutualistické symbiózy dřevin v obnově člověkem narušených biotopů*. Mendelova univerzita v Brně.
- Lepšová A. (2013): *Biologická diverzita "brownfields" a mykologické aspekty biologické obnovy*. Prezentace 7. března 2013.

- Liu S. et al. (2022): Systematic classification and phylogenetic relationships of the brown-rot fungi within the Polyporales. *Fungal Diversity*, 118: 1–94.
- Maillard F. et al. (2023): Functional genomics gives new insights into the ectomycorrhizal degradation of chitin. *New Phytologist*, 238: 845–858.
- Marek J., Lepšová A. (1999): *Armillaria* populations and pathology at different forest sites of South Bohemia. *Silva Gabreta*, 3: 7–16.
- Nilsson L.O., Wiklund K. (1995): Indirect effects of N and S deposition on a Norway spruce ecosystem. An update of findings within the Skogaby project. *Water, Air, Soil Pollution*, 85: 1613–1622.
- Nováková M. (2013): *Rozklad biomasy hub v lesní půdě a identifikace struktury a funkce společenstva rozkladačů*. Diplomová práce, Masarykova univerzita, Brno.
- Ostonen I. et al. (2005): Fine root biomass, production and its proportion of NPP in a fertile middle-aged Norway spruce forest: Comparison of soil core and in-growth core methods. *Forest Ecology and Management*, 212(1-3): 264–277.
- Ouimette A.P. et al. (2020): Accounting for carbon flux to mycorrhizal fungi may resolve discrepancies in forest carbon budgets. *Ecosystems*, 23: 715–729.
- Pfeffer P.E. et al. (2004): The fungus does not transfer carbon to or between roots in an arbuscular mycorrhiza. *New Phytologist*, 163: 617–627.
- Pouska V. et al. (2011): How do log characteristics influence the occurrence of wood fungi in a mountain spruce forest? *Fungal Ecology*, 4: 201–209.
- Pouska V. et al. (2010): The diversity of wood-decaying fungi in relation to changing site conditions in an old-growth mountain spruce forest, Central Europe. *European Journal of Forest Research*, 129: 219–231.
- Rozmoš M. (2007): *Využití stabilních izotopů ve studiu mykorhizních hub*. Bakalářská práce, Masarykova univerzita, Brno.
- Russell M.B. et al. (2015): Quantifying carbon stores and decomposition in dead wood: A review. *Forest Ecology and Management*, 350: 107–128.
- Rypáček V. (1957): *Biologie dřevokazných hub*. Nakladatelství ČSAV, Praha
- Spatafora J.W. et al. (2017): The fungal tree of life: from molecular systematics to genome-scale phylogenies. *Microbiology Spectrum*, 5 (5).
- Štursová M. et al. (2020): Production of fungal mycelia in a temperate coniferous forest shows distinct seasonal patterns. *Journal of Fungi*, 6(4): 190.
- Wallander H. et al. (2001): Estimation of the biomass and seasonal growth of external mycelium of ectomycorrhizal fungi in the field. *New Phytologist*, 151(3): 753–760.

4.4 Bylinné patro a jeho ekologický význam

- Berger S. (2008): *Evergreen broad-leaved woody species: indicators of climate change*. Thesis, Südwestdeutscher Verlag für Hochschulschriften, Hannover.
- Diekmann M. et al. (2016): Weak effects on plant diversity of two invasive *Impatiens* species. *Plant Ecology*, 217: 1503–1514.
- Dierschke H. (1995): Phänologische und symphänologische Artengruppen von Blütenpflanzen Mitteleuropas. *Tuexenia*, 15: 523–529.

- Chytrý M. (ed.) (2009): *Vegetace České republiky 2. Ruderální, plevelová, skalní a suťová vegetace*. Academia, Praha.
- Chytrý M. (ed.) (2013): *Vegetace České republiky 4. Lesní a křovinná vegetace*. Academia, Praha.**
- Chytrý M. et al. (2015): The most species-rich plant communities in the Czech Republic and Slovakia (with new world records). *Preslia*, 87: 217–278.
- Chytrý M. et al. (2020): Červený seznam biotopů České republiky: Red List of Habitats of the Czech Republic. *Příroda*, 41: 1–172.
- Chytrý M. et al. (2010): *Katalog biotopů České republiky. Druhé vydání*. AOPK ČR, Praha.**
- Cílek V. et al. (eds) (2022): *Český a moravský les*. Dokořán, Praha.**
- Dierschke H. (1995): Phänologische und symphänologische Artengruppen von Blütenpflanzen Mitteleuropas. *Tuexenia*, 15: 523–529.
- Divíšek J., Chytrý M. (2018): High-resolution and large-extent mapping of plant species richness using vegetation-plot databases. *Ecological Indicators*, 89: 840–851.
- Hédli R. (2004): Vegetation of beech forests in the Rychlebské Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. *Plant Ecology*, 170: 243–265.
- Hermý M. et al. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. *Biological Conservation*, 91: 9–22.
- Hill M.O. et al. (2007): *BRYOATT: attributes of British and Irish mosses, liverworts and hornworts*. Centre for Ecology and Hydrology, Huntingdon.
- Lalanne A. et al. (2008): Opposite responses of vascular plant and moss communities to changes in humus form, as expressed by the Humus Index. *Journal of Vegetation Science*, 19: 645–652.
- Leuschner Ch., Ellenberg H. (2017): *Ecology of Central European forests*. Springer, Berlin and Heidelberg.**
- Máliš F. et al. (2013): Post-harvest biomass stock and productivity of *Calamagrostis epigejos* community under beech and spruce forest stand. *Central European Forestry Journal* 59: 197–202.
- Mölder A. et al. (2015): Bryophytes as indicators of ancient woodlands in Schleswig-Holstein (Northern Germany). *Ecological Indicators*, 54: 12–30.
- Novák P. et al. (2020). Oak-hornbeam forests of central Europe: a formalized classification and syntaxonomic revision. *Preslia*, 92: 1–34.
- Page C.N. (2002): Ecological strategies in fern evolution: a neopteridological overview. *Review of Palaeobotany and Palynology*, 119: 1–33.
- Rebele F., Lehmann C. (2001): Biological flora of central Europe: *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. *Flora*, 196: 325–344.
- Reinecke J. et al. (2016): Acido- and neutrophilic temperate forest plants display distinct shifts in ecological pH niche across north-western Europe. *Ecography*, 39: 1164–1175.
- Večeřa M. et al. (2019): Alpha diversity of vascular plants in European forests. *Journal of Biogeography*, 46: 1919–1935.**

Wagner et al. (2017): Alien plant invasions in European woodlands. *Diversity and Distributions*, 23: 969–981.

4.5 Role drobných zemních savců v lesních ekosystémech

- Anděra M., Horáček I. (2005): *Poznáváme naše savce. 2. přepracované vydání*. Sobotales, Jihlava.
- Begon M. et al. (1995): *Ecology. Third edition*. Blackwell Science Ltd., Oxford.
- Brown J.H. (1995): *Macroecology*. University of Chicago Press, Chicago.
- Čepelka L. (2014): *Vybrané aspekty ekologie drobných savců ve vztahu k variabilitě lesních stanovišť*. Mendelova univerzita v Brně, Brno.
- Flegr J. (2006): *Zamrzlá evoluce*. Academia, Praha.
- Golley F.B. et al. (1975): *Small mammals, their productivity and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lavers C. (2004): *Proč mají sloni velké uši*. Argo a Dokořán, Praha.
- Losos B. et al. (1985): *Ekologie živočichů*. SPN, Praha.
- Modlinger R. (2015): Současné možnosti ochrany kultur před ohryzem způsobeným hlodavci. *Lesnická práce*, 10: 692–693.
- Schluter D. (2000): *The Ecology of adaptive radiation*. Oxford University Press, Oxford.
- Suchomel J. et al. (2012): *Vliv managementu a regenerace lesních stanovišť na společenstva drobných savců*. Mendelova univerzita v Brně, Brno.
- Stearns S.C. (1992): *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford.
- Storch D., Mihulka S. (2000): Úvod do současné ekologie. Portál, Praha.
- Tichý V. (1960): *Význam ptactva v biologické ochraně lesa*.: Sborník. VÚLHM, Zbraslav-Strnady. (Základní info dostupněji a stručněji zde: Čech R., Hertl I. (2021): *Krajina je jen jedna - Biologická ochrana proti hlodavcům (Vracíme sovy lesu)*. [online]. URL: <https://orvysocina.lesycr.cz/vracime-sovy-lesu/biologicka-ochrana-hlodavcum/>.)
- Tkadlec E. (2008): *Populační ekologie*. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- Tkadlec E. et al. (2019): Rodent host abundance and climate variability as predictors of tickborne disease risk 1 year in advance. *Emerging Infectious Diseases*, 25: 1738–1741. (Stručněji na: <https://sciencemag.cz/klistove-infekce-souvisi-s-premnozenymi-hrabosi/>)
- Vander Zanden M.J. et al. (1999): A stable isotope study. *The American Naturalist*, 154(4): 406–416.
- Zejda J. (1985): Energy flow through the small mammal community of a floodplain forest. Pp. 357–371. In: Penka M. et al. (eds.): *Floodplain forest ecosystem 1*. Elsevier, Amsterdam, coed. Academia, Prague.
- Zelená H. (2016): Hantaviry – zákeřné nebezpečí číhající na myslivce. *Svět myslivosti*, 17(4): 26–29.
- Zelená H. et al (2019): Molecular epidemiology of hantaviruses in the Czech Republic. *Emerging Infectious Diseases*, 25: 2133–2135.

Zrzavý J. et al. (2004): *Jak se dělá evoluce: od sobeckého genu k rozmanitosti života*. Paseka, Praha.

Zrzavý J. et al. (2017): *Jak se dělá evoluce. – Labyrintem evoluční biologie*. Argo/Dokořán, Praha.

4.6 Kopytníci a jejich role v lesních ekosystémech

Ammer C. (1996): Impact of ungulates on structure and dynamics of natural regeneration of mixed mountain forests in the Bavarian Alps. *Forest Ecology and Management*, 88: 43–54.

Anděra A. (2023): *Výskyt kopytníků v ČR. Mapování v kvadrátech 11 × 12 km*. <http://www.biolib.cz>

Apollonio M. et al. (2010): *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge University Press, Cambridge.

Ballardi S. et al. (2013): A review of wild boar *Sus scrofa* diet and factors affecting food selection in native and introduced ranges. *Mammal Review*, 44(2): 124–134.

Barančková M. et al. (2007): Impact of deer browsing on natural and artificial regeneration in floodplain forest. *Folia Zoologica*, 56: 354–364.

Baubet E. et al. (2004): Diet of the wild boar in the French Alps. *Galemys*, 16: 99–111.

Čermák P. et al (2011): *Impact of ungulate browsing on forest dynamics*. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy.

Čermák P., Mrkva R. (2003): Vliv mysliveckého hospodaření na vývoj dřevinné vegetace. *Lesnická práce*.

Černý M. et al. (2016): *Inventarizace škod zvěří na lesním hospodářství České republiky: Závěrečná zpráva IFER*. Ústav pro výzkum lesních ekosystémů, Jílové u Prahy.

Červený J. et al. (2017): *Harmonizace managementu populací zvěře a lesních ekosystémů v kontextu očekávaných klimatických změn a minimalizace škod na lesních porostech*. Závěrečná zpráva, výzkumný projekt NAZV QJ1220314.

European Environmental Agency (2023): Dostupné z <https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/digital-map-of-european-ecological-regions/technical-report/technical-report>

de Boer W.F., Prins H.H.T. (1990): Large herbivores that strive mightily but eat and drink as friends. *Oecologia*, 82: 264–274.

Duda J. et al. (2020): *Přestavba lesa potřebuje lov*. Pro Silva Bohemica, Česká technologická platforma pro zemědělství.

Flowerdew J.R., Ellwood S.A. (2001): Impact of woodland deer on small mammal ecology. *Forestry*, 74: 277–287.

Frank B. (2008): Understanding the nature of human dimensions: integrating people in wild boar management. In: *7th international symposium on wild boar (Sus scrofa) and on sub-order Suiformes*. Sopron, Hungary.

Geisser H., Reyer H.U. (2005): The influence of food and temperature on population density of wild boar *Sus scrofa* in the Thurgau (Switzerland). *Journal of Zoology*, 267: 89–96.

- Genov P. (1981): Food composition of wild boar in north-eastern and western Poland. *Acta Theriologica*, 26:185–205.
- Gill R.M.A. (1992): Review of damage by mammals in North temperate forest: 1. Deer. *Forestry*, 65: 145 – 169.
- Gill R.M.A., Fuller R.J. (2007): The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *Ibis*, 149: 119–127.
- Goulding M.J. et al. (1998): *Current status and potential impact of wild boar (Sus scrofa) in the English countryside: a risk assessment*. Report to the Ministry of Agriculture, Fisheries and Food, Central Science Laboratory, York.
- Heroldová M. (1990): Trophic niches of the mouflon (*Ovis musimon*) and the sika deer (*Cervus nippon*) in the same biotope in winter. *Folia Zoologica*, 39(2): 105–110.
- Heroldová M. (1993): The food of red deer (*Cervus elaphus*) in a part of the Krušné hory mountains affected by emission. *Folia Zoologica*, 42: 381–382.
- Heroldová M. (1996): Dietary overlap of three ungulate species in the Palava Biosphere Reserve. *Forest Ecology and Management*, 88: 139–142.
- Heroldová M. (2010): Introdokování a autochtonní kopytníci. Potravní strategie v různých lesních prostředích. Habilitační práce, Ústav biologie obratlovců, Brno.
- Hofmann R.R. (1989): Evolutionary steps of ecophysiological adaptation and diversification of ruminants: a comparative view of their digestive system. *Oecologia*, 78: 443–457.
- Homolka M. (1991): The food of roe deer (*Capreolus capreolus*) in the mixed forest habitat of the Dražanská vrchovina highlands. *Folia Zoologica*, 40: 307–315.
- Homolka M. (1995): The diet of *Cervus elaphus* and *Capreolus capreolus* in deforested areas of the Moravskoslezské Beskydy Mountains. *Folia zoologica*, 44: 227–236.
- Homolka M. et al. (2008): White-tailed deer winter feeding strategy in area shared with other deer species. *Folia zoologica*, 57: 283–293.
- Homolka M., Heroldová M. (1990): Vegetation as the food supply for game in a forest near Hostěnice. *Acta scientiarum naturalium Academiae scientiarum Bohemicae – Brno*, 24(11):1–44.
- Homolka M., Heroldová M. (1992): Similarity of the results of stomach and faecal contents analyses in studies of the ungulate diet. *Folia Zoologica*, 41: 193–208.
- Homolka M., Heroldová M. (1999): Životní podmínky a perspektiva losa evropského na území České republiky. Pp. 152–156. In: *Sborník referátů Introdokovaná spárkatá zvěř „99“*. Současná a budoucí chovatelská problematika. Česká lesnická společnost. Dobříš 20. - 21. srpna 1999.
- Homolka M., Heroldová M. (2001): Native red deer and introduced chamois: foraging habits and competition in a subalpine meadow-spruce forest area. *Folia zoologica*, 50: 89–98.
- Homolka M., Heroldová M. (2003): Impact of large herbivores on mountain forest stands in the Beskydy Mountains. *Forest Ecology and Management*, 181: 119–129.
- Homolka M., Heroldová M. (2006): Kvalitní potravní nabídka: prevence mladých porostů před okusem velkých herbivorů v oblasti NPP Kněhyně. *Beskydy*
- Kamler J. et al. (2007): Únosný stav zvěře – komplex vztahů mezi býložravci a vegetací. Pp. 23–26. In: *Zjišťování početních stavů zvěře a myslivecké plánování*. Most.

- Kamler J. et al. (2009): Reduction of herbivore density as a tool for reduction of herbivore browsing on palatable tree species. *European Journal of Forest Research*, 129: 155–162.
- Kamler J., Homolka M. (2005): Faecal nitrogen: a potential indicator of red and roe deer diet quality in forest habitats. *Folia Zoologica*, 54: 89–98.
- Katona K. et al. (2014): Evaluating the impact of wild boar on oak regeneration in Hungary. In: *10th International Symposium on Wild Boar and other Suids*, Velenje, Slovenia, September 1-5, 2014.
- Kirschning J. et al. (2008): Population genetics of the wild boar in Europe. In: *7th international symposium on wild boar (Sus scrofa) and on sub-order Suiformes*. Sopron, Hungary.
- Lotocký M., Turek K. (2022): Myslivecká statistika 2021/2022. *Myslivost*, 10: 12.
- Lubojacký J. et al. (2021): Hlavní problémy v ochraně lesa v Česku v roce 2020 a prognóza na rok 2021. Škodliví činitelé v lesích Česka 2020/2021 *Zpravodaj ochrany lesa, Ochrana lesa na kalamitních holinách* 24: 17–26.
- Mikulka O. et al. (2018): The Importance of natural food in wild boar (*Sus scrofa*) diet during autumn and winter. *Folia Zoologica*, 67: 165–172.
- Petty S.J., Avery M.I. (1990): *Forest bird communities*. Occasional Paper 26, Forestry Commission, Edinburgh.
- Pondělíček J. (2011): Myslivost – vznik, současnost a směřování. *Myslivost: Stráž myslivosti*, 59: 12.
- Putman R.J. (1986) Competition and coexistence in a multispecies grazing system. *Acta Theriologica*, 31: 271–291.
- Putman R.J. (1994): *Community Ecology*. Chapman and Hall, London.
- Putman R. et al. (2011): Identifying threshold densities for wild deer in the UK above which negative impacts may occur. *Mammal Review*, 41: 175–196.
- Putman R. et al. (2011). Assessing deer densities and impacts at the appropriate level for management: a review of methodologies for use beyond the site scale. *Mammal Review*, 41: 197–219.
- Reimoser F., Putman R.J. (2011): Impact of large ungulates on agriculture, forestry and conservation habitats in Europe. In: Putman R.J. (eds.): *Ungulate management in Europe: Problem and practise*. Cambridge University Press, UK.
- Simon J., Kolář C. (2001): Ekonomické hodnocení ztrát loupáním vysokou zvěří na základě analýzy na časové růstové řadě smrkových porostů z oblasti Hrubého Jeseníku. *Lesnická práce*, 80: 206–208.
- Švarc J. et al. (1981): *Ochrana proti škodám způsobeným zvěří*. SZN, Praha.
- Švestka M. et al. (1996): *Praktické metody v ochraně lesa*. Ministerstvo zemědělství České republiky.
- Tei S. et al. (2003): Zoonotic transmission of hepatitis E virus from deer to human beings. *Lancet*, 362: 371–373.
- Thomas P.A., Packham J.R. (2007): *Ecology of Woodlands and Forests. Description, Dynamic and Diversity*. Cambridge University Press.
- Wolf R. (1999): Historie chovu jelena siky na území České republiky. Pp. 52–56. In: *Sborník referátů Introdokovaná spárkatá zvěř „99“*. *Současná a budoucí chovatelská problematika*. Česká lesnická společnost. Dobříš 20.-21. srpna 1999.

- Zahradník P., Zahradníková M. (2022): *Integrovaná ochrana rostlin. Příloha k metodické příručce pro rok 2022. Seznam povolených přípravků a dalších prostředků na ochranu lesa*. Lesní ochranná služba VÚLHM, v.v.i., Nakladatelství a vydavatelství Lesnická práce.
- Zejska J., et al. (1985): Study of behaviour in field roe deer (*Capreolus capreolus*). *Acta Scientiarum Naturalium Academiae Scientiarum Bohemoslovaca*, 19: 1–37.
- Zeman J., et al. (2016): Wild boar impact to the natural regeneration of oak and acorn importance in its diet. *Acta universitatis agriculturae et silviculturae Mendeliana Brunensis*, 64: 579–585.
- Zeman et al. (2018): Influence of various diet supply on the diet composition of wild boar during the year. *Biologia*, Bratislava, 73(3): 259–265.

4.7 Úloha a význam vrcholových predátorů v lesních ekosystémech

- Allombert et al. (2005): A natural experiment on the impact of overabundant deer on forest invertebrates. *Conservation Biology*, 19: 1917–1929.
- Alverson W.S. et al. (1988): Forests too deer: edge effects in northern Wisconsin. *Conservation Biology*, 2: 348–358.
- Anděra M., Gaisler J. (2012): *Savci České republiky: popis, rozšíření, ekologie, ochrana*. Academia, Praha.
- Anděra M., Horáček I. (2005): *Poznáváme naše savce*. Sobotáles, Praha.
- Andersen R. et al. (2007): Selectivity of Eurasian lynx *Lynx lynx* and recreational hunters for age, sex and body condition in roe deer *Capreolus capreolus*. *Wildlife Biology*, 13: 467–474.
- Andersone Ž., Ozoliņš J. (2004): Food habits of wolves *Canis lupus* in Latvia. *Acta Theriologica*, 49: 357–367.
- Apollonio M. et al. (2010): *European ungulates and their management in the 21st century*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Barančková M. et al. (2007): Impact of deer browsing on natural and artificial regeneration in floodplain forest. *Folia Zoologica*, 56: 354–364.
- Beschta R.L., Ripple W.J. (2012): The role of large predators in maintaining riparian plant communities and river morphology. *Geomorphology*, 157–158: 88–98.
- Bubeník A.B. (1966): Vliv rysa (*Lynx lynx* L.) a vlka (*Canis lupus* L.) na strukturu populací srnčí (*Capreolus capreolus* L.) a jelení zvěře (*Cervus elaphus* L.). *Lynx n. s.*, 6: 7–10.
- Čermák P., Mrkva R. (2003a): Browsing damage to broadleaves in some national nature reserves (Czech Republic) in 2000–2001. *Ekológia (Bratislava)*, 22: 132–141.
- Čermák P., Mrkva R. (2003b): Vliv mysliveckého hospodaření na vývoj dřevinné vegetace. *Lesnická práce*, 82.
- Čermák P., Mrkva R. (2006): Přirozená obnova pod tlakem zvěře na příkladu NPR Vrapač. *Lesnická práce*, 85: 28–29.
- Čermák P. et al. (2011): *Impact of ungulate browsing on forest dynamics*. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy.

- Černý M. et al. (2016): *Inventarizace škod zvěří na lesním hospodářství České republiky: Závěrečná zpráva*. IFER - Ústav pro výzkum lesních ekosystémů, Jílové u Prahy.
- Červený J. (2006): Myslivec a rys, dva lovci a jedna kořist – srnčí zvěř. *Svět myslivosti*, 7: 8–11.
- Červený J. et al. (2006): Velké šelmy v České republice. IV. Rys ostrovid. *Vesmír*, 85: 86–94.
- Červený J. et al. (2005): *Program péče pro velké šelmy: rysa ostrovida (Lynx lynx), medvěda hnědého (Ursus arctos) a vlka obecného (Canis lupus) v České republice*. (předběžná verze).
- Duľa M. et al. (2021): Multi-seasonal systematic camera-trapping reveals fluctuating densities and high turnover rates of Carpathian lynx on the western edge of its native range. *Scientific Reports*, 11: 9236.
- Elmhagen B. (2010): Top predators, mesopredators and their prey: interference ecosystems along bioclimatic productivity gradients. *Journal of Animal Ecology*, 79: 785–94.
- Elmhagen B., Rushton S.P. (2007): Trophic control of mesopredators in terrestrial ecosystems: top-down or bottom-up? *Ecology Letters*, 10: 197–206.
- Engman J.H. (2005): *Czech roe deer in maps: Srnčí trofeje v ČR v mapovém vyjádření*. Lysá nad Labem.
- Filonov C. (1980): Predator–prey problems in nature reserves of the European part of the RSFSR. *Journal of Wildlife Management*, 44: 389–396.
- Findo S. (2002): Potravná ekológia vlka (*Canis lupus*) v Slovenských Karpatoch. Pp. 43–55. In: *Výskum a ochrana cicavcov na Slovensku. V. Zborník Ref. z Konf. Zvolen*. Banská Bystrica.
- Findo S. et al. (2011): *Ochrana lesa proti škodám zverou*. Lesnícky výskumný ústav, Zvolen.
- Gable T.D. (2018): The forgotten prey of an iconic predator: a review of interactions between grey wolves *Canis lupus* and beavers *Castor* spp. *Mammal Review*, 48(2): 123–138.
- Gill R.M.A., Fuller R.J. (2007): The effects of deer browsing on woodland structure and songbirds in lowland Britain. *Ibis (Lond. 1859)*, 149: 119–127.
- Haemig P.D. et al. (2008): Red fox and tick-borne encephalitis (TBE) in humans: can predators influence public health? *Scandinavian Journal of Infection Diseases*, 40: 527–532.
- Hairston N.G. et al. (1960): Community structure, population control, and competition. *American Naturalist*, 94: 421–425.
- Hell P., Slamečka J. (1999): *Medved' v slovenských Karpatoch a vo svete*. PaRPRESS, Bratislava.
- Hell, P., Slamečka, J. & Gašpárik, J. (2004). *Rys a divá mačka v slovenských Karpatoch a vo svete*. PaRPRESS, Bratislava.
- Helldin J.O. (2006): Lynx (*Lynx lynx*) killing red foxes (*Vulpes vulpes*) in boreal Sweden – Frequency and population effects. *Journal of Zoology*, 270: 657–663.
- Heurich M. et al. (2012): Survival and causes of death of European Roe Deer before and after Eurasian Lynx reintroduction in the Bavarian Forest National Park. *European Journal of Wildlife Research*, 58: 567–578.

- Heurich M. et al. (2018): Illegal hunting as a major driver of the source-sink dynamics of a reintroduced lynx population in Central Europe. *Biological Conservation*, 224: 355-365.
- Homolka M., Heroldová M. (2003): Impact of large herbivores on mountain forest stands in the Beskydy Mountains. *Forest Ecology and Management*, 181: 119-129.
- Hughes J., Macdonald D.W. (2013): A review of the interactions between free-roaming domestic dogs and wildlife. *Biological Conservation*, 157: 341-351.
- Jędrzejewski W., Jędrzejewska B. (2005): Large carnivores and ungulates in European temperate forest ecosystems: bottom up and top down control. Pp. 230-246. In: Ray J.C. et al. (eds.): *Large Carniv. Conserv. Biodivers.* Island Press, Washington DC.
- Kamler J. et al. (2009): Reduction of herbivore density as a tool for reduction of herbivore browsing on palatable tree species. *European Journal of Forest Research*, 129: 155-162.
- Kenderes K. et al. (2009). Natural gap dynamics in a central European mixed beech-spruce-fir old-growth forest. *Ecoscience*, 16: 39-47.
- Komárek J. (1942): *Lovy v Karpatech*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha.
- Konvička M. (2004): *Ohrožený hmyz nížinných lesů: ochrana a management*. Sagittaria, Olomouc.
- Koubek P., Červený J. (2003): Vliv rysa ostrovida na populace srnčí zvěře. *Svět myslivosti*, 4: 8-10.
- Kuijper D.P.J. (2011): Lack of natural control mechanisms increases wildlife-forestry conflict in managed temperate European forest systems. *European Journal of Forests Research*, 130: 895-909.
- Kuijper D.P.J. et al. (2009): Do ungulates preferentially feed in forest gaps in European temperate forest? *Forest Ecology and Management*, 258: 1528-1535.
- Kuijper D.P.J. et al. (2013): Landscape of fear in Europe: wolves affect spatial patterns of ungulate browsing in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Ecography*, 36: 1263-1275.
- Kullberg C., Ekman J. (2000): Does predation maintain tit community diversity? *Oikos*, 89: 41-45.
- Linnell J.D.C. et al. (2005): The Linkage between conservation strategies for large carnivores and biodiversity: the view from the "half-full" forests of Europe. Pp. 381-398. In: Ray J. et al. (eds.): *Large Carnivores and the Conservation of Biodiversity*. Island Press.
- Lõhmus A. (2001): *Status of large carnivore conservation in the Baltic states: large carnivore control and management plan for Estonia, 2002-2011*. Council of Europe, Strassburg.
- Loss S.R. et al. (2013): The impact of free-ranging domestic cats on wildlife of the United States. *Nature Communications*, 4: 1396.
- Madsen P., Hahn K. (2008): Natural regeneration in a beech-dominated forest managed by close-to-nature principles – a gap cutting based experiment. *Canadian Journal of Forest Research*, 38: 1716-1729.
- McLaren B.E, Peterson R.O. (1994): Wolves, moose, and tree rings on Isle Royale. *Science*, 266: 1555-1558.

- Mech L.D., Boitani L. (2003): *Wolves: behavior, ecology and conservation*. University of Chicago Press, Chicago.
- Mejlgaard T. et al. (2013): Lynx prey selection for age and sex classes of roe deer varies with season. *Journal of Zoology*, 289: 222–228.
- Melis C. et al. (2009): Predation has a greater impact in less productive environments: variation in roe deer, *Capreolus capreolus*, population density across Europe. *Global Ecology and Biogeography*, 18: 724–734.
- Míchal I. (1992): *Obnova ekologické stability lesů*. Academia, Praha.
- Modrý M. et al. (2004): Differential response of naturally regenerated European shade tolerant tree species to soil type and light availability. *Forest Ecology and Management*, 188: 185–195.
- Molinari-Jobin A. et al. (2003): The pan-alpine conservation strategy for lynx. *Council of Europe Publishing, Nature and Environment*, 130: 1–22.
- Molinari-Jobin A. et al. (2002): Significance of lynx *Lynx lynx* predation for roe deer *Capreolus capreolus* and chamois *Rupicapra rupicapra* mortality in the Swiss Jura Mountains. *Wildlife Biology*, 8: 109–115.
- Molinari-Jobin A. et al. (2004): Life cycle period and activity of prey influence their susceptibility to predators. *Ecography*, 27: 323–329.
- Molinari-Jobin A. et al. (2007): Variation in diet, prey selectivity and home-range size of Eurasian lynx *Lynx lynx* in Switzerland. *Wildlife Biology*, 13: 393–405.
- Nowak S. (2005): Patterns of wolf *Canis lupus* predation on wild and domestic ungulates in the Western Carpathian Mountains (S Poland). *Acta Theriologica*, 50: 263–276.
- Okarma H. et al. (1984): The physical condition of red deer falling a prey to the wolf and lynx and harvested in the Carpathian mountains Poland. *Acta Theriologica*, 29: 283–290.
- Okarma H. et al. (1995): The trophic ecology of wolves and their predatory role in ungulate communities of forest ecosystems in Europe. *Acta Theriologica*, 40: 335–386.
- Okarma H. et al. (1997): Predation of Eurasian lynx on roe deer and red deer in Białowieża Primeval Forest, Poland. *Acta Theriologica*, 42: 203–224.
- Ostfeld R.S., Holt R.D. (2004): Are predators good for your health? evaluating evidence for top-down regulation of zoonotic disease reservoirs. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2: 13–20.
- Pasanen-Mortensen M. et al. (2017): The changing contribution of top-down and bottom-up limitation of mesopredators during 220 years of land use and climate change. *Journal of Animal Ecology*, 86.
- Petříček V., Míchal I. (2002): *Péče o chráněná území: 2. Lesní společenstva*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- Pyare S., Berger J. (2003): Beyond demography and delisting: ecological recovery for Yellowstone's grizzly bears and wolves. *Biological Conservation*, 113: 63–73.
- Ripple W.J., Beschta R.L. (2004): Wolves and the ecology of fear: can predation risk structure ecosystems? *Bioscience*, 54: 755–766.
- Ripple W.J., Beschta R.L. (2012a): Large predators limit herbivore densities in northern forest ecosystems. *European Journal of Wildlife Research*, 58: 733–742.

- Ripple W.J., Beschta, R.L. (2012b): Trophic cascades in Yellowstone: The first 15 years after wolf reintroduction. *Biological Conservation*, 145: 205–213.
- Rooney T.P. et al. (2004): Biotic impoverishment and homogenization in unfragmented forest understory communities. *Conservation Biology*, 18: 787–798.
- Selva N. et al. (2005): Factors affecting carcass use by a guild of scavengers in European temperate woodland. *Canadian Journal of Zoology*, 83: 1590–1601.
- Sidorovich V. (2017): Responses of wolf feeding habits after adverse climatic events in central-western Belarus. *Mammalian Biology*, 83.
- Śmietana W. (2005): Selectivity of wolf predation on red deer in the Bieszczady Mountains, Poland. *Acta Theriologica*, 50: 277–288.
- Sobotka R. (2007): *Pytláci v Beskydech*. Víkend, Líbeznice.
- Špinkytė-Bačkaitienė R., Pételis K. (2012): Diet composition of wolves (*Canis lupus* L.) in Lithuania. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, 12: 100–105.
- Stahl P. et al. (2001): Predation on livestock by an expanding reintroduced lynx population: long-term trend and spatial variability. *Journal of Applied Ecology*, 38: 674–687.
- Stockton S. (2005): A natural experiment on the effects of high deer densities on the native flora of coastal temperate rain forests. *Biological Conservation*, 126: 118–128.
- Sunde P. et al. (1999): Intraguild predation of lynxes on foxes: Evidence of interference competition? *Ecography*, 22: 521–523.
- Šustr P. (2013): *Jelenovití na Šumavě*. Správa Národního parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava, Vimperk.
- Terborgh J., Estes J.A. (2010): *Trophic Cascades: Predators, prey and the changing dynamics of nature*. Island Press, Washington DC.
- Turek K. et al. (2010). Škody zvěří na lesních porostech Moravskoslezských Beskyd a vybrané ekologické faktory, které je ovlivňují. *Acta Musei Beskidensis*, 2: 173–181.
- Vorlíček P. (2007): *Tisková zpráva MZe 12. 11. 2007*. Dostupné online: http://www.bezpecnostpotravin.cz/tiskova-zprava-mze-12-11-2007_1.aspx.
- Voskár J. (1993): Ekológia vlka obyčejného (*Canis lupus*) a jeho podiel na formování a stabilite karpatských ekosystémov na Slovensku. *Ochrana prírody*, 12: 241–276.
- Žunna A. et al. (2009): Food habits of the wolf *Canis lupus* in Latvia based on stomach analyses. *Estonian Journal of Ecology*, 58: 141.

4.8 Ptáci biomu opadavého temperátního lesa

- Bureš S. (2002): *Ptactvo a hmyzí škůdci lesů a zahrad*. Knihovna Moravského ornitologického sdružení, Přerov.
- Fuller R.J. (1995): *Bird life of woodland and forests*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Gregory R.D. et al. (2015): Developing indicators for European birds. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 360: 269–288.
- Holmes R.T., Likens G.E. (2016): *Hubbard Brook. The story of a forest ecosystem*. Yale University Press.

- Mikusinski G. et al. (2018): *Ecology and conservation of forest birds*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reif J. et al. (2009): Vliv globálních klimatických změn na vývoj početnosti ptáků v ČR. *Ochrana přírody*.
- Reif J., Vermouzek Z. (2018): Collapse of farmland bird populations in an Eastern European country following its EU accession. *Conservation Letters*, 12(1): e12585.
- Šťastný K. (2019): Biodiverzita avifauny v České republice. *Živa*, 5: 261–263.

4.9 Interakce mezi dřevinami temperátního lesa a jejich proměny podél gradientů podmínek

- Bošela M. et al. (2013): Evaluating competitive interactions between trees in mixed forests in the Western Carpathians: Comparison between long-term experiments and SIBYLA simulations. *Forest Ecology and Management*, 310: 577–588.
- Bošela M. et al. (2015): Different mixtures of Norway spruce, silver fir, and European beech modify competitive interactions in central European mature mixed forests. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(11): 1577–1586.
- Bošela M. et al. (2021): Thinning decreases above-ground biomass increment in central European beech forests but does not change individual tree resistance to climate events. *Agricultural and Forest Meteorology*, 306: 108441.
- Bošela M. et al. (2022): Modelling future growth of mountain forests under changing environments. Pp. 223–262. In: Tognetti R. et al. (eds.): *Climate-smart forestry in mountain regions*. Springer International Publishing.
- Bottero A. (2017): Density-dependent vulnerability of forest ecosystems to drought. *Journal of Applied Ecology*, 54: 1605–1614.
- Burkhardt H.E., Tomé M. (2012): *Modeling Forest Trees and Stands*. Springer, Netherlands.
- Condés S. et al. (2022): Temperature effect on size distributions in spruce-fir-beech mixed stands across Europe. *Forest Ecology and Management*, 504: 119819.
- Fichtner A. (2017): From competition to facilitation: how tree species respond to neighbourhood diversity. *Ecology Letters*, 20: 892–900.
- Ford K.R. et al. (2017): Competition alters tree growth responses to climate at individual and stand scales. *Canadian Journal of Forest Research*, 47(1): 53–62.
- Forrester D.I. et al. (2017): Diversity and competition influence tree allometric relationships – developing functions for mixed-species forests. *Journal of Ecology*, 105: 761–774.
- Goisser M. et al. (2016): Does belowground interaction with *Fagus sylvatica* increase drought susceptibility of photosynthesis and stem growth in *Picea abies*? *Forest Ecology and Management*, 375: 268–278.
- Haberstroh S., Werner C. (2022): The role of species interactions for forest resilience to drought. *Plant Biology*, 24: 1098–1107.
- Kunstler G. et al. (2015): Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature*, 529: 204–207.

- Lamothe K.A. et al. (2019): Linking the ball-and-cup analogy and ordination trajectories to describe ecosystem stability, resistance, and resilience. *Ecosphere*, 10(3): e02629.
- Mina M et al. (2018): Multiple factors modulate tree growth complementarity in Central European mixed forests. *Journal of Ecology*, 6: 1106–1119.
- Pretzsch H. (2019): The effect of tree crown allometry on community dynamics in mixed-species stands versus monocultures. A review and perspectives for modeling and silvicultural regulation. *Forests*, 10(9): 810.
- Pretzsch H. et al. (2012): Climate effects on productivity and resource-use efficiency of Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.]) in stands with different spatial mixing patterns. *Trees*, 26: 1343–1360.
- Pretzsch H. (2022): Facilitation and competition reduction in tree species mixtures in Central Europe: Consequences for growth modelling and forest management. *Ecological Modelling*, 464: 109812.
- Reyer C.P. et al. (2015): Forest resilience, tipping points and global change processes. *Journal of Ecology*, 103: 1–4.
- Scheffer M. (2009): *Critical transitions in nature and society*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, USA.
- Seidl R. et al. (2016): Searching for resilience: addressing the impacts of changing disturbance regimes on forest ecosystem services. *Journal of Applied Ecology*, 53:120–129.

4.10 Zdroje vnitrodruhové variability a jejich význam u lesních organismů

- Araújo M.S. et al. (2011): The ecological causes of individual specialisation. *Ecology Letters*, 14(9): 948–958.
- Araújo M.S., Gonzaga M.O. (2007): Individual specialization in the hunting wasp *Trypoxylon (Trypargilum) albonigrum* (Hymenoptera, Crabronidae). *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 61(12): 1855–1863.
- Balme G.A. et al. (2020): Ecological opportunity drives individual dietary specialization in leopards. *Journal of Animal Ecology*, 89(2): 589–600.
- Berger-Tal O. et al. (2011): Integrating animal behavior and conservation biology: a conceptual framework. *Behavioral Ecology*, 22(2): 236–239.
- Bertorelle G. et al. (2009): *Population genetics for animal conservation*. Cambridge University Press.
- Bolnick D.I. (2011): Why intraspecific trait variation matters in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 26(4): 183–192.
- De Lisle S.P. et al. (2022): Complex community-wide consequences of consumer sexual dimorphism. *Journal of Animal Ecology*, 91(5): 958–969.
- Des Roches S. et al. (2018): The ecological importance of intraspecific variation. *Nature Ecology & Evolution*, 2(1): 57–64.

- Des Roches S. et al. (2021): Conserving intraspecific variation for nature's contributions to people. *Nature Ecology & Evolution*, 5(5): 574–582.
- de Roos A.M. (2021): Dynamic population stage structure due to juvenile–adult asymmetry stabilizes complex ecological communities. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 118(21): e2023709118.
- Flégr J. (2009): *Evoluční biologie*. 2. vyd. Academia, Praha.
- Freeland J.R. (2020): *Molecular Ecology*. 3rd ed. John Wiley & Sons.
- Gibert P. et al. (2019): Phenotypic plasticity, global change, and the speed of adaptive evolution. *Current Opinion in Insect Science*, 35: 34–40.
- Liang D. et al. (2020): How to become a generalist species? Individual niche variation across habitat transformation gradients. *Frontiers in Ecology & Evolution*, 8: 464.
- Michalko R., Pekár S. (2017): The behavioral type of a top predator drives the short-term dynamic of intraguild predation. *American Naturalist*, 189(3): 242–253.
- Michalko R., Řežucha R. (2018): Top predator's aggressiveness and mesopredator's risk-aversion additively determine probability of predation. *Behavioral Ecology & Sociobiology*, 72(7): 1–8.
- Murphy S.M. et al. (2020): Predator population size structure alters consumption of prey from epigeic and grazing food webs. *Oecologia*, 192(3): 791–799.
- Olive C.W. (1980): Foraging specialization in orb-weaving spiders. *Ecology*, 61(5): 1133–1144.
- Pekár S. et al. (2022): Ecological specialization and reproductive isolation among closely related sympatric ant-eating spiders. *Journal of Animal Ecology*, 91(9): 1855–1868.
- Pekár S., Raspotnig G. (2022): Defences of Arachnids: diversified arsenal used against range of enemies. *Entomologia Generalis*, 42(5): 663–679.
- Rey O. et al. (2020): Linking epigenetics and biological conservation: Towards a conservation epigenetics perspective. *Functional Ecology*, 34(2): 414–427.
- Robertson B.A. et al. (2013): Ecological novelty and the emergence of evolutionary traps. *Trends in Ecology & Evolution*, 28(9): 552–560.
- Rudolf V.H. (2007): The interaction of cannibalism and omnivory: consequences for community dynamics. *Ecology*, 88(11): 2697–2705.
- Sandoval C.P. (1994): Plasticity in web design in the spider *Parawixia bistriata*: a response to variable prey type. *Functional Ecology*, 8: 701–707.
- Tkadlec E. (2007): *Populační ekologie: struktura, růst a dynamika populací*. Univerzita Palackého v Olomouci, Olomouc.
- Violle C. et al. (2012): The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(4): 244–252.
- Westneat D. et al. (eds.) (2010): *Evolutionary behavioral ecology*. Oxford University Press.

5.1 Cyklus uhlíku – jeho nadzemní a podzemní sekvestrace a klíčová místa cyklu

- Aubinet M. et al. (eds.) (2012): *Eddy covariance: A practical guide to measurement and data analysis*. Springer Atmospheric Sciences, Springer Verlag.

- Burba G. (2022): *Eddy covariance method for scientific, regulatory, and commercial applications*. LI-COR Biosciences.
- Bar-On Y.M. et al. (2018): The biomass distribution on Earth. *Biological Sciences*, 115(25): 6506–6511.
- Błońska E. et al. (2019): Impact of deadwood decomposition on soil organic carbon sequestration in Estonian and Polish forests. *Annals of Forest Science*, 76:102.
- Bowditch E. et al. (2022): Application of climate-smart forestry. – Forest manager response to the relevance of European definition and indicators. *Trees, Forest and People*, 9: 100313.
- Brang P. et al. (2014): Suitability of close-to-nature silviculture for adapting temperate European forests to climate change. *Forestry*, 87: 492–503.
- Bujoczek L. et al. (2021): How much, why and where? Deadwood in forest ecosystems: The case of Poland. *Ecological Indicators*, 121: 107027.
- Černý M. (2005): Use of the growth models of main tree species of the Czech Republic in combination with the data of the Czech National Forest Inventory. In: Neuhöferová P. (ed.): *The growth functions in forestry, Korf's growth function and its use in forestry and world reputation*. Czech University of Agriculture Prague. Kostelec nad Černými Lesy, Prague.
- Cornish R. (2006): *Statistics: An introduction to sample size calculations*. Mathematics Learning Support Centre.
- Cienciala E. et al. (2008): Development of forest carbon stock and wood production in the Czech Republic until 2060. *Annals of Forest Science*, 65: 603.
- Čermák J. et al. (2015): Open field-applicable instrumental methods for structural and functional assessment of whole trees and stands. *iForest*, 8: 226–278.
- Čermák P. et al. (2016): *Katalog lesnických a adaptačních opatření*. 2016. Mendelova univerzita v Brně.
- Dalmonech D. et al. (2022): Feasibility of enhancing carbon sequestration and stock capacity in temperate and boreal European forests via changes to management regimes. *Agricultural and Forest Meteorology*, 327: 109203.
- Halbritter A.H. et al. (2019): The handbook for standardized field and laboratory measurements in terrestrial climate change experiments and observational studies (ClimEx). *Methods in Ecology and Evolution*, 11(1): 22–37.
- Hetemäki L. et al. (eds.) (2022): *Forest bioeconomy and climate change*. Springer.
- Kuzyakov Y. (2006): Sources of CO₂ efflux from soil and review of partitioning methods. *Soil Biology & Biochemistry*, 38: 425–448.
- Körner C.H. (2017): A matter of tree longevity. *Science*, 355(6321): 130–131.
- Robert T.W. et al. (eds.) (2000): *Land Use, land-use change and forestry*. IPCC, Cambridge University Press, UK.
- Penman J. et al. (eds.) (2003): *Good practice guidance for land use, land-use change and forestry*. IPCC/OECD/IEA/IGES, Hayama, Japan.
- Jandl R. et al. (2021): Soil organic carbon stocks in mixed-deciduous and coniferous forests in Austria. *Frontiers in Forest and Global Change*, 4: 688851.
- Kaarakka L. et al. (2021): Improved forest management as a natural climate solution: A review. *Ecological Solutions and Evidence*, 2: e12090.

- Lamlom S.H., Savidge R.A. (2003): A reassessment of carbon content in wood: variation within and between 41 North American species. *Biomass and Bioenergy*, 25: 381–388.
- Lau A. et al. (2019): Tree biomass equations from terrestrial LiDAR: A case study in Guyana. *Forests*, 10(6): 527.
- Lunardini V.J. (1995): *Permafrost duration time*. CRREL Report.
- Lynch J.M., Whipps J.M. (1990): Substrate flow in the rhizosphere. *Plant and Soil*, 129: 1–10.
- Marek V.M. et al. (2011): *Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu. 1. vydání*. Academia, Praha.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005): *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Müller L.J. et al. (2020): A guideline for life cycle assessment of carbon capture and utilization. *Frontiers in Energy Research*, 8.
- Nabuurs G.J. et al. (2013): First signs of carbon sink saturation in European forest biomass. *Nature Climate Change*, 3: 792–796.
- Nabuurs G.J. et al. (2015): *A new role for forests and the forest sector in the EU, post-2020 climate targets. From Science to Policy 2*. European Forest Institute.
- Nave L.E. (2010): Harvest impacts on soil carbon storage in temperate forests. *Forest Ecology and Management*, 259(5): 857–866.
- Noormets A. et al. (2015): Effects of forest management on productivity and carbon sequestration: A review and hypothesis. *Forest Ecology and Management*, 355: 124–140.
- Ontl T.A. et al. (2020): Forest management for carbon sequestration and climate adaptation. *Journal of Forestry*, 118(1): 86–101.
- Podivítrová L., Jarský V. (2011): Inovační aktivity v lesním hospodářství České republiky. *Zprávy lesnického výzkumu*, 56(4): 320–328
- Shvidenko A. et al. (2023): A modelling system for dead wood assessment in the forests of Northern Eurasia. *Forests*, 14(1): 45.
- Smith M., Neufeld D. (2023): Visualizing carbon storage in Earth's ecosystems. Dostupné na <https://www.visualcapitalist.com/sp/visualizing-carbon-storage-in-earths-ecosystems/>
- Svoboda M. (2007): *Mrtvé dřevo - přehled dosavadních poznatků. Průběžná zpráva za řešení projektu 2B06012 Management biodiversity v Krkonoších a na Šumavě v roce 2006*. Dostupné na <https://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/reserseDead-Wood.pdf>
- Tognetti R. et al. (eds.) (2022): *Climate-smart forestry in mountains regions. 2022. Managing forest ecosystems*. Springer.
- Vorster A.G. et al. (2020): Variability and uncertainty in forest biomass. *Carbon Balance and Management*, 15: 8.
- Vrška T. (2018): Nevyhnutelnost principu „3K“ v našich lesních rezervacích. 2018. *Ochrana přírody*, 2.
- Vrška T. (2021): *Vytváříme pestré lesy pro klimatickou změnu a budoucí generace*. Prezentace k Adaptační strategii pro lesy ŠLP ML Křtiny, 9. listopadu 2021.

- Wirth C. et al. (2004): Generic biomass functions for Norway spruce in central Europe – a meta-analysis approach toward prediction and uncertainty estimation. *Tree Physiology*, 24: 121–139.
- Zianis D. et al. (2005): *Biomass and stem volume equations for tree species in Europe*. Silva Fennica Monographs 4, Tampere, Finland.

5.2 Cyklus prvků v lesním ekosystému a klíčová místa se zaměřením na dusík a fosfor

- Achat D.L. et al. (2015): Quantifying consequences of removing harvesting residues on forest soils and tree growth—A meta-analysis. *Forest Ecology and Management*, 348: 124–141.
- Becquer A. (2014): From soil to plant, the journey of P through trophic relationships and ectomycorrhizal association. *Frontiers in Plant Science*, 5: 548.
- Castro-Rodríguez V. et al. (2017). Molecular fundamentals of nitrogen uptake and transport in trees. *Journal of experimental botany*, 68(10), 2489–2500.
- Jilling A. et al. (2018): Minerals in the rhizosphere: overlooked mediators of soil nitrogen availability to plants and microbes. *Biogeochemistry*, 139: 103–122.**
- Kuypers M.M. et al. (2018): The microbial nitrogen-cycling network. *Nature Reviews Microbiology*, 16(5), 263–276.**
- Kuzyakov Y., Blagodatskaya E. (2015): Microbial hotspots and hot moments in soil: concept & review. *Soil Biology and Biochemistry*, 83: 184–199.**
- Lang F. et al. (2016): Phosphorus in forest ecosystems: new insights from an ecosystem nutrition perspective. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 179(2): 129–135.**
- Li Y. et al. (2018). Nitrification and nitrifiers in acidic soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 1, 290–301.
- Ložek V. (2011): *Zrcadlo minulosti: česká a slovenská krajina v kvartéru. Dokořán.***
- Isobe K. et al. (2018). Highly abundant acidophilic ammonia-oxidizing archaea causes high rates of nitrification and nitrate leaching in nitrogen-saturated forest soils. *Soil Biology and Biochemistry*, 122, 220–227.
- Lambers H. et al. (2008): Plant nutrient-acquisition strategies change with soil age. *Trends in ecology and evolution*, 23(2): 95–103.
- Leake J. (2021): Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium in controlling plant communities and agroecosystem functioning. *Canadian Journal of Botany*, 82: 1016–1045.
- Penn C.J., Camberato J.J. (2019): A critical review on soil chemical processes that control how soil pH affects phosphorus availability to plants. *Agriculture*, 9(6): 120.
- Phillips R., Leake J. (2013): Networks of power and influence: the role of mycorrhizal mycelium. In: Brzostek E. a Midgley M. G. (eds.): *The mycorrhizal-associated nutrient economy: a new framework for predicting carbon-nutrient couplings in temperate forests*. *New Phytologist*, 199(1): 41–51.

Reichle D.E. (ed.). (1973). *Analysis of temperate forest ecosystems (Vol. 1)*. Springer Science & Business Media.

Rennenberg H. & Dannenmann M. (2015): Nitrogen nutrition of trees in temperate forests—the significance of nitrogen availability in the pedosphere and atmosphere. *Forests*, 6(8): 2820–2835.

Rosling A. et al. (2016): Phosphorus cycling in deciduous forest soil differs between stands dominated by ecto- and arbuscular mycorrhizal trees. *New Phytologist*, 209(3): 1184–1195.

Řezáčová V. et al. (2017): Carbon fluxes in mycorrhizal plants. *Mycorrhiza-eco-physiology, secondary metabolites, nanomaterials*, 1–21.

Sohrt J. et al. (2017). Quantifying components of the phosphorus cycle in temperate forests. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Water*, 4(6): e1243.

Šimek M., Macková J. (2015): *Degradace půdy a emise skleníkových plynů z půd a ze zemědělství—nutné zlo?* Nakladatelství Academia.

Talkner U. et al. (2015): Phosphorus nutrition of beech (*Fagus sylvatica* L.) is decreasing in Europe. *Annals of forest science*, 72(7), 919–928.

van Der Heijden et al. (2015): Mycorrhizal ecology and evolution: the past, the present, and the future. *New phytologist*, 205(4), 1406–1423.

Wei J. et al. (2017): N₂O and NO_x emissions by reactions of nitrite with soil organic matter of a Norway spruce forest. *Biogeochemistry*, 132: 325–342.

Zhu F. et al. (2019). Uptake patterns of glycine, ammonium, and nitrate differ among four common tree species of northeast China. *Frontiers in plant science*, 10: 799.

5.3 Hydrologie lesů v měnícím se klimatu

Andreasen M. et al. (2023): Seasonal dynamics of canopy interception loss within a deciduous and a coniferous forest. *Hydrological processes*, 37(4): e14828.

Beudert B. et al. (2018): Natural disturbance by bark beetle offsets climate change effects on streamflow in headwater catchments of the Bohemian Forest. *Silva Gabreta*, 24: 21–45.

Brázdil R. et al. (2021): Observed changes in precipitation during recent warming: The Czech Republic, 1961–2019. *International Journal of Climatology*, 41: 3881–3902.

Daňhelka J. (ed.) (2019): *Sucho 2014-2018*. Sborník abstraktů semináře. Český hydrometeorologický ústav, Praha.

Fendeková M. (2018): Analysing 21st century meteorological and hydrological drought events in Slovakia. *Journal of Hydrology and Hydromechanics*, 66: 393–403.

Gerrits A.M.J. et al. (2010): Spatial and temporal variability of canopy and forest floor interception in a beech forest. *Hydrological Processes*, 24: 3011–3025.

Jasechko S. et al. (2013): Terrestrial water fluxes dominated by transpiration. *Nature*, 496: 347–350.

Kantor P. (1989): Transpirace smrkových a bukových porostů. *Vodohospodářský časopis*, 37 (2): 222–237.

Kantor P. (1990): Základní vazby celkového výparu a odtoku vody ze smrkových a bukových lesů. *Vodohospodářský časopis*, 38 (3): 327–348.

- Kopáček J. et al. (2020). Changes in microclimate and hydrology in an unmanaged mountain forest catchment after insect-induced tree dieback. *Science of The Total Environment*, 720: 137518.
- Lamačová A. et al. (2018): Modelling future hydrological pattern in a Bohemian Forest headwater catchment. *Silva Gabreta*, 24: 47–67.
- Oreňák M. et al. (2014): Vplyv bylinnej složky (*Vaccinium myrtillus*, *Rubus idaeus*) na celkový intercepčný proces horskej smrečiny v Západných Tatrách. Pp.: 343–351. In: Brych K., Tesař M. (eds.): *Hydrologie malého povodí 2014*. Sborník konference. Ústav pro hydrodynamiku AVČR, Praha.
- Oulehle F. et al. (2017): Recovery from acidification alters concentrations and fluxes of solutes from Czech catchments. *Biogeochemistry*, 132: 251–272.
- Pretzsch H. et al. (2014): Mixed Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst) and European beech (*Fagus sylvatica* [L.] stands under drought: from reaction pattern to mechanism. *Trees*, 28: 1305–1321.
- Šach F., Černohous V. (2016): Lesní odtokové plochy a malá povodí s experimenty těžby dřeva ve vazbě na jejich vodnost. *Zprávy lesnického výzkumu*, 61: 54–65.
- Štěpánek P. et al. (2019): *Očekávané klimatické podmínky v České republice. Část I. Změna základních parametrů*. Výzkumná zpráva, Ústav výzkumu globální změny AV ČR.
- Trnka M. (2019): Zemědělské sucho v kontextu změny klimatu. In: Daňhelka J. (ed.) *Sucho 2014-2018*. ČHMÚ, Praha.
- Ward R.C., Robinson M. (1990): *Principles of hydrology. 3rd edition*. McGraw-Hill Book Company, London.
- Zhang Y. et al. (2023): Multi-decadal trends in global terrestrial evapotranspiration and its components. *Scientific Reports*, 6: 19124.

6.1 Ekologická stabilita a stabilizace lesních ekosystémů

- Adams M. A. (2013): Mega-fires, tipping points and ecosystem services: Managing forests and woodlands in an uncertain future. *Forest Ecology and Management*, 294: 250–261.
- Bendixsen D.P. et al. (2015): Stress factors associated with forest decline in xeric oak forests of south-central United States. *Forest Ecology and Management*, 347: 40–48.
- Bücking H. et al. (2016): Common mycorrhizal networks and their effect on the bargaining power of the fungal partner in the arbuscular mycorrhizal symbiosis. *Communicative & Integrative Biology*, 9(1): e1107684.
- De Mazancourt C. et al. (2013). Predicting ecosystem stability from community composition and biodiversity. *Ecology Letters*, 16(5): 617–625.
- Dijkstra F.A. et al. (2007): Plant diversity, CO₂, and N influence inorganic and organic N leaching in grasslands. *Ecology*, 88(2): 490–500.
- Klein T. et al. (2016): Belowground carbon trade among tall trees in a temperate forest. *Science*, 352(6283): 342–344.

- Liang J. et al. (2016): Positive biodiversity-productivity relationship predominant in global forests. *Science*, 354(6309): aaf8957.
- Lilleskov E.A. (2019): Atmospheric nitrogen deposition impacts on the structure and function of forest mycorrhizal communities: a review. *Environmental Pollution*, 246: 148–162.
- Loreau M. (2010): *From populations to ecosystems*. Princeton University Press.**
- Loreau M., De Mazancourt C. (2013): Biodiversity and ecosystem stability: a synthesis of underlying mechanisms. *Ecology Letters*, 16: 106–115.
- Machar I. et al. (2017): Modelling of climate conditions in forest vegetation zones as a support tool for forest management strategy in European beech dominated forests. *Forests*, 8(3): 82.
- Metz J. et al. (2016): Site-adapted admixed tree species reduce drought susceptibility of mature European beech. *Global Change Biology*, 22(2): 903–920.
- Mikita T. et al. (2016): *Modelování podmínek pro pěstování smrku, buku a dubu*. Frame-adapt.
- Mittelbach G. G., McGill B.J. (2019): *Community ecology*. Oxford University Press.**
- Molina R., Horton T.R. (2015): Mycorrhiza specificity: its role in the development and function of common mycelial networks. *Mycorrhizal networks*: 1–39.
- Mölder I., Leuschner C. (2014): European beech grows better and is less drought sensitive in mixed than in pure stands: tree neighbourhood effects on radial increment. *Trees*, 28: 777–792.
- Morin X. et al. (2011): Tree species richness promotes productivity in temperate forests through strong complementarity between species. *Ecology Letters*, 14(12): 1211–1219.
- Morin X. et al. (2014): Temporal stability in forest productivity increases with tree diversity due to asynchrony in species dynamics. *Ecology Letters*, 17(12): 1526–1535.
- Oelmann Y. et al. (2007): Soil and plant nitrogen pools as related to plant diversity in an experimental grassland. *Soil Science Society of America Journal*, 71(3): 720–729.
- Pretzsch H., Schütze G. (2009): Transgressive overyielding in mixed compared with pure stands of Norway spruce and European beech in Central Europe: evidence on stand level and explanation on individual tree level. *European Journal of Forest Research*, 128: 183–204.
- Pretzsch Hans (2013): Facilitation and competition in mixed-species forests analyzed along an ecological gradient. *Nova Acta Leopoldina*, 114(391): 159–174.
- Simard S. et al. (2015): Resource transfer between plants through ectomycorrhizal fungal networks. Pp. 133–176. In: Horton T. (ed.): *Mycorrhizal Networks*. Springer, Dordrecht.
- Simard S. (2018): Mycorrhizal networks facilitate tree communication, learning, and memory. Pp. 191–213. In: Baluska F. et al. (eds.): *Memory and Learning in Plants. Signaling and Communication in Plants*. Springer, Cham.
- Steckel M. et al. (2020): Species mixing reduces drought susceptibility of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) and oak (*Quercus robur* L., *Quercus petraea* (Matt.) Liebl.) – Site water supply and fertility modify the mixing effect. *Forest Ecology and Management*, 461: 117908.

- Tedersoo L. (2020): How mycorrhizal associations drive plant population and community biology. *Science*, 367(6480): eaba1223.
- Teste F.P. et al. (2009): Access to mycorrhizal networks and roots of trees: importance for seedling survival and resource transfer. *Ecology*, 90(10): 2808–2822.
- Thurm E.A. et al. (2016): Mixture reduces climate sensitivity of Douglas-fir stem growth. *Forest Ecology and Management*, 376: 205–220.
- del Rio M. (2014): Temporal variation of competition and facilitation in mixed species forests in Central Europe. *Plant Biology*, 16: 166–176.
- Walder F. et al. (2012): Mycorrhizal networks: common goods of plants shared under unequal terms of trade. *Plant Physiology*, 159(2): 789–797.

6.2 Lesy a globální změna klimatu

- Abatzoglou J.T., Williams A.P. (2016): Impact of anthropogenic climate change on wildfire across western US forests. *PNAS*, 113: 11770–11775.
- Alkama R. et al. (2022): Vegetation-based climate mitigation in a warmer and greener World. *Nature Communications*, 13: 606.
- Anderegg W.R.L. et al. (2020): Climate-driven risks to the climate mitigation potential of forests. *Science*, 368: eaaz7005.
- Anderegg W.R.L. et al. (2022): Future climate risks from stress, insects and fire across US forests. *Ecology Letters*, 25: 1510–1520.
- Anderegg, W.R.L. et al. (2022): A climate risk analysis of Earth's forests in the 21st century. *Science*, 377: 1099–1103.
- Allen C.D. et al. (2010): A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology Management*, 259(4): 660–684.
- Allen C.D. et al. (2015): On underestimation of global vulnerability to tree mortality and forest die-off from hotter drought in the Anthropocene. *Ecosphere*, 6(8):129.
- Baerbel H. (2021): Paleo-CO2 data archive (Version 1) [Data set]. Zenodo. <https://doi.org/10.5281/zenodo.5777278>
- Bauman D. et al. (2022): Tropical tree mortality has increased with rising atmospheric water stress. *Nature*, 608: 528–533.
- Barriopedro D. et al. (2010): The hot summer of 2010: Redrawing the temperature record map of Europe. *Science*, 332: 220–224.
- Bastos A. et al. (2020): Impacts of extreme summers on European ecosystems: a comparative analysis of 2003, 2010 and 2018. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 375: 20190507.
- Beugnon R. et al. (2022): Diverse forests are cool: promoting diverse forests to mitigate carbon emissions and climate change. *Journal of Sustainable Agriculture and Environment*, 1: 5– 8.
- Booth B.B.B. et al. (2012): High sensitivity of future global warming to land carbon cycle processes. *Environmental Research Letters*, 7: 024002.
- Boulton C.A. et al. (2022): Pronounced loss of Amazon rainforest resilience since the early 2000s. *Nature Climate Change*, 12: 271–278.

- Bowditch E. et al. (2020): What is Climate-Smart Forestry? A definition from a multinational collaborative process focused on mountain regions of Europe. *Ecosystem Services*, 43: 101113.
- Bowman D.M.J.S. et al. (2020): Vegetation fires in the Anthropocene. *Nature Reviews Earth and Environment*, 1: 500–515.
- Bowman D.M.J.S. et al. (2021): Australian forests, megafires and the risk of dwindling carbon stocks. *Plant Cell and Environment*, 44: 347–355.
- Brodribb T.J. et al. (2020): Hanging by a thread? Forests and drought. *Science*, 368: 261–266.
- Burke K.D. et al. (2018): Pliocene and Eocene provide best analogs for near-future climates. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115: 13288–13293.
- Cabon A. et al. (2022): Cross-biome synthesis of source versus sink limits to tree growth. *Science*, 376: 758–761.
- Canadell J.G. et al. (2021): Multi-decadal increase of forest burned area in Australia is linked to climate change. *Nature Communications*: 12: 6921.
- Canadell J.G., Jackson R.B. (eds.) (2021): *Ecosystem collapse and climate change*. Springer Cham.
- del Castillo M. et al. (2022): Climate-change-driven growth decline of European beech forests. *Communications Biology*, 5: 163.
- Ciais P. et al. (2005): Europe-wide reduction in primary productivity caused by the heat and drought in 2003. *Nature*, 437: 529–533.
- Copernicus, 2022: <https://climate.copernicus.eu/surface-air-temperature-august-2022>
- Copernicus, 2022: <https://atmosphere.copernicus.eu/europes-summer-wildfire-emissions-highest-15-years>
- Dannenberg M.P. et al. (2022): Exceptional heat and atmospheric dryness amplified losses of primary production during the 2020 U.S. Southwest hot drought. *Global Change Biology*, 28: 4794–4806.
- Dhar A. et al. (2022): Aftermath of mountain pine beetle outbreak in British Columbia: Stand dynamics, management response and ecosystem resilience. *Forests*, 7(8): 171.
- Doelman J.C., Stehfest E. (2022): The risks of overstating the climate benefits of ecosystem restoration. *Nature*, 609: E1–E3.
- Dow C. et al. (2022): Warm springs alter timing but not total growth of temperate deciduous trees. *Nature*, 608: 552–557.
- Duffy K.A. et al. (2021): How close are we to the temperature tipping point of the terrestrial biosphere? *Science Advances*, 7: eaay1052.
- FAO (2022): *The State of the World's Forests 2022. Forest pathways for green recovery and building inclusive, resilient and sustainable economies*. FAO, Rome.
- FAO, nadzemní biomasa, interaktivní mapa: https://data.apps.fao.org/catalog/dataset/above-ground-biomass-in-forest-ag_lnd_frstbiopha/resource/9a82eeec-36c9-4a44-b58f-f3f7063b77c3
- Feng Y. et al. (2022): Doubling of annual forest carbon loss over the tropics during the early twenty-first century. *Nature Sustainability*, 5: 444–451.
- Fleischer K. (2019): Amazon forest response to CO₂ fertilization dependent on plant phosphorus acquisition. *Nature Geoscience*, 12: 736–741.

- Friedlingstein P. et al. (2022): Global carbon budget 2021. *Earth System Science Data*, 14(4): 1917–2005.
- Gregow H. et al. (2017): Increasing large scale windstorm damage in Western, Central and Northern European forests, 1951–2010. *Scientific Reports*, 7: 46397.
- Global Carbon Project (2022): <https://www.globalcarbonproject.org/>
- Hammond W.M. et al. (2022): Global field observations of tree die-off reveal hotter-drought fingerprint for Earth's forests. *Nature Communications*, 13: 1761.
- Hanewinkel M. et al. (2013): Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 3: 203–207.
- Hansen J. et al. (2013): Climate sensitivity, sea level and atmospheric carbon dioxide. *Philosophical Transactions of the Royal Society A*, 371: 20120294.
- Hantemirov R.M. et al. (2022): Current Siberian heating is unprecedented during the past seven millennia. *Nature Communications*, 13: 4968.
- Harris N.L. et al. (2021): Global maps of twenty-first century forest carbon fluxes. *Nature Climate Change*, 11: 234–240.
- Hartmann H. et al. (2022): Climate change risks to global forest health: emergence of unexpected events of elevated tree mortality worldwide. *Annual Review of Plant Biology*, 73(1): 673–702.
- Houghton R.A. (2005): Aboveground forest biomass and the global carbon balance. *Global Change Biology*, 11: 945–958.
- Hubau W. et al. (2020): Asynchronous carbon sink saturation in African and Amazonian tropical forests. *Nature*, 579: 80–87.
- IPCC (2013): *Climate change 2013: The physical science basis. Contribution of working group I to the fifth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. Cambridge University Press, Cambridge.
- IPPC Secretariat (2021): *Scientific review of the impact of climate change on plant pests – A global challenge to prevent and mitigate plant pest risks in agriculture, forestry and ecosystems*. FAO on behalf of the IPPC Secretariat, Rome.
- Jackson R.B. et al. (2008): Protecting climate with forests. *Environmental Research Letters*, 3(4): 044006.
- Jactel H. et al. (2019): Responses of forest insect pests to climate change: not so simple. *Current Opinion in Insect Science*, 35: 103–108.
- Jandl R. et al. (2019): Forest adaptation to climate change—is non-management an option? *Annals of Forest Science*: 76: 48.
- Jolly W. et al. (2015): Climate-induced variations in global wildfire danger from 1979 to 2013. *Nature Communications*, 6: 7537.
- Kampf S.K. et al. (2022): Increasing wildfire impacts on snowpack in the western U.S. *PNAS*, 119(39): e2200333119.
- Kender S. et al. (2021): Paleocene/Eocene carbon feedbacks triggered by volcanic activity. *Nature Communications*, 12: 5186.
- Kelly R. et al. (2013): Recent burning of boreal forests exceeds fire regime limits of the past 10,000 years. *PNAS*, 110(32): 13055–13060.
- Lawrence D. et al. (2022): The unseen effects of deforestation: Biophysical effects on climate. *Frontiers in Forests and Global Change*, 5: 756115

- Lehmann F. et al. (2020): Complex responses of global insect pests to climate warming. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 18(3): 141–150.
- Lesk C. et al. (2017): Threats to North American forests from southern pine beetle with warming winters. *Nature Climate Change*, 7: 713–717.
- Lüthi D. et al. (2008): High-resolution carbon dioxide concentration record 650,000–800,000 years before present. *Nature*, 453: 379–382.
- Luyssaert S. et al. (2008): Old-growth forests as global carbon sinks. *Nature*, 455: 213–215.
- Mack M.C. et al. (2021): Carbon loss from boreal forest wildfires offset by increased dominance of deciduous trees. *Science*, 372: 280–283.
- Markonis Y. et al. The rise of compound warm-season droughts in Europe. *Science Advances*, 7: eabb9668.
- Marcott S.A. et al. (2013): A reconstruction of regional and global temperature for the past 11,300 years. *Science*, 339: 1198–1201.
- Matusick G. et al. (2018): Chronic historical drought legacy exacerbates tree mortality and crown dieback during acute heatwave-compounded drought. *Environmental Research Letters*, 13: 095002.
- McDowell N.G. et al. (2020): Pervasive shifts in forest dynamics in a changing world. *Science*, 368: eaaz9463.
- McKay D.A. et al. (2022): Exceeding 1.5°C global warming could trigger multiple climate tipping points. *Science*, 377: eabn7950.
- Morice C.P. et al. (2021): An updated assessment of near-surface temperature change from 1850: the HadCRUT5 data set. *Journal of Geophysical Research: Atmospheres*, 126: e2019JD032361.
- Norris J. et al. (2016): Evidence for climate change in the satellite cloud record. *Nature*, 536:0 72–75.
- Pan et al. (2013): The structure, distribution, and biomass of the world's forests. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 44: 593–622.
- Peng C. et al. (2011): A drought-induced pervasive increase in tree mortality across Canada's boreal forests. *Nature Climate Change*, 1: 467–471.
- Peñuelas J. et al. (2017): Shifting from a fertilization-dominated to a warming-dominated period. *Nature Ecology and Evolution*, 1, 1438–1445.
- Pozner E. et al. (2022): A hidden mechanism of forest loss under climate change: The role of drought in eliminating forest regeneration at the edge of its distribution. *Forest Ecology and Management*, 506: 119966.
- Quaas J. et al. (2022): Robust evidence for reversal of the trend in aerosol effective climate forcing. *Atmospheric Chemistry and Physics*, 22: 12221–12239.
- Quirion B.R. et al. (2021): Insect and disease disturbances correlate with reduced carbon sequestration in forests of the contiguous United States. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4: 716582.
- Rammer W. et al. (2021): Widespread regeneration failure in forests of Greater Yellowstone under scenarios of future climate and fire. *Global Change Biology*, 27: 4339–4351.
- Reich P.B. et al. (2022): Even modest climate change may lead to major transitions in boreal forests. *Nature*, 608: 540–545.

- Reichstein M. et al. (2007): Reduction of ecosystem productivity and respiration during the European summer 2003 climate anomaly: a joint flux tower, remote sensing and modelling analysis. *Global Change Biology*, 13: 634–651.
- Reichstein, M., Bahn, M., Ciais, P. et al. Climate extremes and the carbon cycle. *Nature* 500, 287–295 (2013).
- Rivers M. et al. (2022): Scientists' warning to humanity on tree extinctions. *Frontiers in Forests and Global Change*, 4: 716582.
- Rohatyn S. et al. (2022): Limited climate change mitigation potential through forestation of the vast dryland regions. *Science*, 377: 1436–1439.
- Sanderson B.M., Fisher R.A. (2020): A fiery wake-up call for climate science. *Nature Climate Change*, 10: 175–177.
- Shah J. et al. (2022): Increasing footprint of climate warming on flash droughts occurrence in Europe. *Environmental Research Letter*, 17(6): 064017.
- Shakun J. et al. (2012): Global warming preceded by increasing carbon dioxide concentrations during the last deglaciation. *Nature*, 484: 49–54.
- Sherwood S. C. et al. (2020): An assessment of Earth's climate sensitivity using multiple lines of evidence. *Reviews of Geophysics*, 58: e2019RG000678.
- Stevens-Rumann C.S. et al. (2018): Evidence for declining forest resilience to wildfires under climate change. *Ecology Letters*, 21: 243–252.
- Tyukavina A. et al. (2022): Global trends of forest loss due to fire from 2001 to 2019. *Frontiers in Remote Sensing*, 3: 825190.
- van der Velde I.R. et al. (2021): Vast CO₂ release from Australian fires in 2019–2020 constrained by satellite. *Nature*, 597, 366–369.
- van Mantgem P.J. et al. (2009): Widespread increase of tree mortality rates in the western United States. *Science*, 323: 521–524.
- van Wees D. et al. (2021): The role of fire in global forest loss dynamics. *Global Change Biology*, 27: 2377–2391.
- Vizzarri M. et al. (2022): The Role of Forests in Climate Change Mitigation: The EU Context. Pp. 507–520. In: Tognetti R. et al. (eds.): *Climate-Smart Forestry in Mountain Regions*. Managing Forest Ecosystems, vol 40, Springer, Cham.
- Westerhold T. et al. (2020): An astronomically dated record of Earth's climate and its predictability over the last 66 million years. *Science*, 369: 1383–1387.
- Wang S. et al. (2020): Recent global decline of CO₂ fertilization effects on vegetation photosynthesis. *Science*, 370: 1295–1300.
- Waters C.N. et al. (2016): The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. *Science*, 351: aad2622(2016).
- Wiens J.J. (2016): Climate-related local extinctions are already widespread among plant and animal species. *PLoS Biology*, 14(12): e2001104.
- Williams P. et al. (2013): Temperature as a potent driver of regional forest drought stress and tree mortality. *Nature Climate Change*, 3: 292–297.
- Winkler A.J. (2021): Slowdown of the greening trend in natural vegetation with further rise in atmospheric CO₂. *Biogeosciences*, 18(17): 4985–5010.
- World Resource Institute (2022): <https://www.wri.org/insights/global-trends-forest-fires>
- Xu L. et al. (2021): Changes in global terrestrial live biomass over the 21st century. *Science Advances*, 7: eabe9829.

- Yi C. et al. (2022): Tree mortality in a warming world: causes, patterns, and implications. *Environmental Research Letters*, 17: 030201.
- Yuan W. et al. (2019): Increased atmospheric vapor pressure deficit reduces global vegetation growth. *Science Advances*, 5: eaax1396.
- Zeebe R. et al. (2016): Anthropogenic carbon release rate unprecedented during the past 66 million years. *Nature Geoscience*, 9: 325–329.
- Zhu Z. et al. (2016): Greening of the Earth and its drivers. *Nature Climate Change*, 6: 791–795.

6.3 Les a lesní dřeviny v nastávajících podmínkách změny klimatu

- Boisvenue C., Running S.W. (2006): Impacts of climate change on natural forest productivity – evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12(5): 862–882.
- Buček A., Lacina J. (1999): *Geobiocenologie II*. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita Brno.
- Cílek V. et al. (eds.) (2022): *Český a moravský les*. Dokořán s.r.o.
- Čermák P. et al. (2016): *Katalog lesnických adaptačních opatření*. Mendelova univerzita v Brně, Brno, Praha.
- Fanta J., Petřík P. (eds.) (2021): *Jiné klima – jiný les*. Academia.
- Hanewinkel M. et al. (2013): Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 3: 203–207.
- Johnston M., Hessel H. (2012): Climate change adaptive capacity of the Canadian forest sector. *Forest Policy and Economics*, 24: 29–34.
- Jourdan M. et al. (2021): Managing mixed stands can mitigate severe climate change impacts on French alpine forests. *Regional Environmental Change*, 21: 78
- Klimetzek D., Pelz D.R. (1992): Nest counts versus trapping in ant surveys: influence on diversity. Pp. 171–179. In: Billen J. (ed.) *Biology and evolution of social insects*. Leuven University Press, Leuven.
- Kopecká V., Buček A. (1999): *Modelování možných důsledků globálních klimatických změn na území České republiky*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, Praha, Brno.
- Král K. et al. (2010): Developmental phases in a temperate natural spruce-fir-beech forest: determination by a supervised classification method. *European Journal of Forest Research*, 129(3): 339–351.
- Krejza J. et al. (2021): Evidence of climate-induced stress of Norway spruce along elevation gradient preceding the current dieback in Central Europe. *Trees*, 35: 103–119.
- Lai Y.-J. (2020): Climate classification of Asian university forests under current and future climate. *Journal of Forest Research*, 25(3):136–146.
- Luo Y. et al. (1999): A search for predictive understanding of plant responses to elevated CO₂. *Global Change Biology*, 5: 143–156.

- Marek M.V. et al. (2011): *Uhlík v ekosystémech České republiky v měnícím se klimatu*. Academia, Praha.
- Mette T. et al. (2021): Climate analogues for temperate European forests to raise silvicultural evidence using twin regions. *Sustainability*, 13(12): 6522.
- Mikita T. et al. (2016): *Modelování podmínek pro pěstování smrku, buku a dubu*. Frame-adapt.
- Min S.K. (2011): Human contribution to more-intense precipitation extremes. *Nature*, 470: 378–381.
- Nazarenko L. et al. (2015): Future climate change under RCP emission scenarios with GISS ModelE2. *Journal of Advances in Modeling Earth Systems*, 7(1): 244–267.
- Pachauri R.K. et al. (2014): *Climate change 2014: synthesis report*. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change, IPCC.
- Plíva K. (1987): *Typologický klasifikační systém ÚHÚL*. ÚHÚL, Brandýs nad Labem.
- Rotter P. et al. (2021): *Lesníkův průvodce neklidnými časy*. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy.
- Salomón R.L. et al. (2022): The 2018 European heatwave led to stem dehydration but not to consistent growth reductions in forests. *Nature Communications*, 13: 28.
- Slodičák M., Novák J. (2007): *Výchova lesních porostů hlavních hospodářských dřevin*. Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, Jíloviště-Strnady.
- Steinhilber F. et al. (2012): 9,400 years of cosmic radiation and solar activity from ice cores and tree rings. *Earth, Atmospheric and Planetary Sciences*, 109(16): 5967–5971.
- Špunda V. et al. (2005): Diurnal dynamics of photosynthetic parameters of Norway spruce trees cultivated under ambient and elevated CO₂: the reasons of mid-day depression in CO₂ assimilation. *Plant Science*, 168: 1371–1381.
- Štěpánek P. et al. (2019): *Očekávané klimatické podmínky v České republice část I- Změna základních parametrů*. Ústav výzkumu globální změny, Akademie věd ČR, Brno.
- Thurm E.A. et al. (2018): Alternative tree species under climate warming in managed European forests. *Forest Ecology and Management*, 430: 485–497.
- Urban O. (2003): Physiological impacts of elevated CO₂ concentration ranging from molecular to whole plant responses. *Photosynthetica*, 41(1): 9–20.
- Zhan X. (2013): Attributing intensification of precipitation extremes to human influence. *Geophysical Research Letters*, 40: 5252–5257.
- Zweifel R. et al. (2021): TreeNet–The biological drought and growth indicator network. *Frontiers in Forest and Global Change*: 4.

6.4 Když se z organismu stává škůdce

- Butin H. (1995): *Tree diseases and disorders. Cause, biology and control in forest and amenity trees*. Oxford university press, Oxford.
- Čapek M. et al. (1985): *Hromadné hynutie dubov na Slovensku*. Příroda, Bratislava.
- Čermák P. et al. (2014): *Ochrana dřevin – obecná ochrana, abiotické a antropogenní stresory*. Mendelova univerzita v Brně, Brno.

- Čermák P. et al. (2019): *Mitigace a adaptace v hospodaření s dřevinnými porosty – východiska, současný stav realizace, blízké výhledy*. Mendelova univerzita v Brně, Brno.
- Čermák P. et al. (2016): *Katalog lesnických adaptačních opatření*. MENDELU, ČZU, IFER, NIBIO.
- Durstbeger T. et al. (2008): The foliar uptake of micronutrients. *Acta Horticulturae*, 804: 631–637.
- Hartmann G. et al. (2001): *Atlas poškození lesních dřevin*. Nakladatelství Brázda, Praha.
- Chown S.L., Nicolson S.W. (2004): *Insect Physiological Ecology: Mechanisms and Patterns*. Oxford University Press, New York.
- Jakuš R. et al. (2015): *Hodnotenie zdravotného stavu smreka vo vzťahu k náletu podkôrneho hmyzu a k odumieraní lesa*. Ústav ekológie lesa, Slovenská akadémia vied.
- Kreuter M.L. (2002): *Biologická ochrana rostlin*. Rebo Productions, Praha.
- Křístek J., Urban J. (2004): *Lesnická entomologie*. Academia, Praha.
- Stanturf J.A. et al. (eds.). (2012): *Forest landscape restoration: integrating natural and social sciences*. Springer, Dordrecht.
- Uhlířová H., Kapitola P. (2004): *Poškození lesních dřevin*. Lesnická práce, Praha.
- Zahradník P. (ed.) 2014: *Metodická příručka integrované ochrany rostlin pro lesní porosty*. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy.
- Zahradník J., Severa F. (2004): *Hmyz*. Aventinum, Praha.
- Zahradníková M., Zahradník P. (2022): *Metodická příručka integrované ochrany rostlin pro lesní porosty. Příloha 1: Seznam povolených přípravků a dalších prostředků na ochranu lesa.*: Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy.

6.5 Chřadnutí lesa vlivem komplexních příčin

- Arnolds E. (1991): Decline of ectomycorrhizal fungi in Europe. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 35: 209–244.
- Bal T.L. et al. (2015): Nutrient stress predisposes and contributes to sugar maple die-back across its northern range: a review. *Forestry*, 88(1): 64–83.
- Batysta M. (2011): *Interakce půda-rostlina z hlediska transportu prvků v prostředí lesních půd ovlivněných acidifikací*. Česká zemědělská univerzita v Praze, Praha.
- Bobbink R., Hettelingh J.P. (2010): Review and revision of empirical critical loads and dose-response relationships. *Proceedings of an expert workshop, Noordwijkerhout*, 2325.
- Bobbink R. et al. (eds.) (2022): *Review and revision of empirical critical loads of nitrogen for Europe*. German Environmental Agency.
- Borůvka L. et al. (2007): Forest soil acidification assessment using principal component analysis and geostatistics. *Geoderma*, 140: 374–382.
- Borken W., Matzner E. (2004): Nitrate leaching in forest soils: an analysis of long-term monitoring sites in Germany. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 167: 277–283.

- Braun S. et al. (2017): Growth trends of beech and Norway spruce in Switzerland: The role of nitrogen deposition, ozone, mineral nutrition and climate. *Science of the Total Environment*, 599: 637–646.
- Braun S. et al. (2020): Foliar nutrient concentrations of European beech in Switzerland: relations with nitrogen deposition, ozone, climate and soil chemistry. *Frontiers in Forests and Global Change*, 3: 1–15.
- Braun S. et al. (2022): Effects of nitrogen deposition on forests and other wooded land (EUNIS class T, formerly G). In: Bobbink R. et al. (eds.): Review and revision of empirical critical loads of nitrogen for Europe. German Environmental Agency.**
- Braun S., et al (2022b). Epidemiological estimate of growth reduction by ozone in *Fagus sylvatica* L. and *Picea abies* Karst: sensitivity analysis and comparison with experimental results. *Plants*, 11: 777.
- Brown N. et al. (2018): Predisposition of forests to biotic disturbance: Predicting the distribution of Acute Oak Decline using environmental factors. *Forest Ecology and Management*, 407: 145–154.
- Brunner I., Sperisen C. (2013): Aluminum exclusion and aluminum tolerance in woody plants. *Frontiers in Plant Science*, 4: 172.
- Carter T. S. et al. (2017): Mechanisms of nitrogen deposition effects on temperate forest lichens and trees. *Ecosphere*, 8(3): e01717.
- Cienciala E. et al. (2017). Recent spruce decline with biotic pathogen infestation as a result of interacting climate, deposition and soil variables. *European Journal of Forest Research*, 136: 307–317.**
- Choma M. et al. (2017): Recovery of the ectomycorrhizal community after termination of long-term nitrogen fertilisation of a boreal Norway spruce forest. *Fungal Ecology*, 29: 116–122.
- DeForest J.L. (2004): Atmospheric nitrate deposition and the microbial degradation of cellobiose and vanillin in a northern hardwood forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 36: 965–971.
- De Witte L.C. et al. (2017): Nitrogen deposition changes ectomycorrhizal communities in Swiss beech forests. *Science of the Total Environment*, 605-606: 1083–1096.
- Holuša J. et al. (2018). Combined effects of drought stress and *Armillaria* infection on tree mortality in Norway spruce plantations. *Forest Ecology and Management*, 427: 434–445.
- Hůnová I. et al. (2016): Towards a better spatial quantification of nitrogen deposition: A case study for Czech forests. *Environmental Pollution*, 213: 1028–1041.
- Hůnová I. et al. (2018): *Zpřesnění kvantifikace atmosférické depozice dusíku*. Výzkumná zpráva DKRVO. Technický dokument TD000104. Praha: ČHMÚ.
- Hůnová I. et al. (2021): Jak se změnila atmosférická depozice síry a dusíku v našich lesích za poslední čtvrtstoletí? *Meteorologické zprávy*, 74: 168–172.**
- Hruška J. et al. (2009): Účinky kyselého deště na lesní a vodní ekosystémy 2. Vliv depozic síry a dusíku na půdy a lesy. *Živa*, 3: 141–144.**
- Janssens I. A. et al. (2010): Reduction of forest soil respiration in response to nitrogen deposition. *Nature Geoscience*, 3: 315–322.

- Jarvis S. et al. (2013): Regional scale gradients of climate and nitrogen deposition drive variation in ectomycorrhizal fungal communities associated with native Scots pine. *Global Change Biology*, 19: 1688–1696.
- Jönsson A.M. et al. (2004): Frost sensitivity and nutrient status in a fertilized Norway spruce stand in Denmark. *Forest Ecology and Management*, 201: 199–209.
- Jones M.E. et al. (2004): Influence of ozone and nitrogen deposition on bark beetle activity under drought conditions. *Forest Ecology and Management*, 200(1-3): 67–76.
- Kassymov A. et al. (2021): Znečišťování ovzduší. Pp. 19–24. In: Škáchová H., Vlasáková L.: *Znečištění ovzduší na území České republiky v roce 2020*. ČHMÚ, Praha.
- Kidd P.S., Proctor J. (2000): Effects of aluminium on the growth and mineral composition of *Betula pendula* Roth. *Journal of Experimental Botany*, 51(347): 1057–1066.
- Lilleskov E.A. et al. (2019): Atmospheric nitrogen deposition impacts on the structure and function of forest mycorrhizal communities: A review. *Environmental Pollution*, 246: 148–162.**
- Matzner E., Murach D. (1995): Soil changes induced by air pollutant deposition and their implication for forests in Central Europe. *Water Air and Soil Pollution*, 85: 63–76.
- Meining S.V. et al. (2008): *Waldzustandsbericht der Forstlichen Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg*. Forstliche Versuchs- und Forschungsanstalt Baden-Württemberg (FVA), Freib. Forsch.
- Nellemann C., Thomsen M.G. (2001): Long-term changes in forest growth: potential effects of nitrogen deposition and acidification. *Water, Air, and Soil Pollution*, 128: 197–205.
- Novotný R. et al. (2020): Monitoring of forests indicates decrease of important elements in tree nutrition of main tree species across the Czech Republic and Slovakia over the long term. *Journal of Environmental Science and Engineering*, 9: 39–55.
- Oulehle F. et al. (2017): Recovery from acidification alters concentrations and fluxes of solutes from Czech catchments. *Biogeochemistry*, 132: 251–272.
- Peng Y.F. et al. (2019): Effects of nitrogen-phosphorus imbalance on plant biomass production: a global perspective. *Plant and Soil*, 436: 245–252.
- Perkins T.D. et al. (1999): Long-term nitrogen fertilization increases winter injury in montane Red Spruce (*Picea rubens*) foliage. *Journal of Sustainable Forestry*, 10: 165–172.
- Rotter P. et al. (2020): Why do forests respond differently to nitrogen deposition? A modelling approach. *Ecological Modelling*, 425: 109034.**
- Rotter P. et al. (2021): *Lesníkův průvodce neklidnými časy*. Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy, VÚKOZ.**
- Růžek M. et al. (2019): Input-output budgets of nutrients in adjacent Norway spruce and European beech monocultures recovering from acidification. *Forests*, 10(1): 68.
- Schmidt M. et al. (2015): Tree species diversity effects on productivity, soil nutrient availability and nutrient response efficiency in a temperate deciduous forest. *Forest Ecology and Management*, 338: 114–123.
- Šrámek V. et al. (2021): *Doporučené metody nakládání s těžebními zbytky v lesních porostech s významnou produkční funkcí z hlediska udržitelnosti bilance hlavních živin: certifikovaná metodika*. Výzkumný ústav lesního hospodářství a myslivosti, Strnady.**

- Van der Linde S. et al. (2018): Environment and host as large-scale controls of ectomycorrhizal fungi. *Nature*, 558: 243–248.
- Van Strien A.J. et al. (2018): Woodland ectomycorrhizal fungi benefit from large-scale reduction in nitrogen deposition in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, 55: 290–298.
- Vrubel J. et al. (2009): *Návrh nového systému kompenzace imisních škod vlastníkům lesa*. Ekotoxa, Brno–Opava.
- Waldner P. (2015): Exceedance of critical loads and of critical limits impacts tree nutrition across Europe. *Annals of Forest Science*, 72(7): 929–939.
- Zhang H. et al. (2020): Drought promotes soil phosphorus transformation and reduces phosphorus bioavailability in a temperate forest. *Science of the Total Environment*, 732: 139295.
- Zechmeister-Boltenstern S. et al. (2011): Soil microbial community structure in European forests in relation to forest type and atmospheric nitrogen deposition. *Plant and Soil*, 343: 37–50.

Název: Ekologie lesa. Jak se les mění a funguje

Editoři: Pavel Rotter, Luboš Purchart

Sazba: Dan Petrucha – www.ngo-grafika.cz

Grafická úprava a technické zpracování grafů a obrazové dokumentace:
Kateřina Pašková Janatová

Návrh a grafická úprava obálky:
Kateřina Pašková Janatová

Vydala: Mendelova univerzita v Brně, Zemědělská 1, 613 00 Brno

Tisk: Vydavatelství Mendelovy univerzity v Brně,
Zemědělská 1, 613 00 Brno

Počet stran: 645

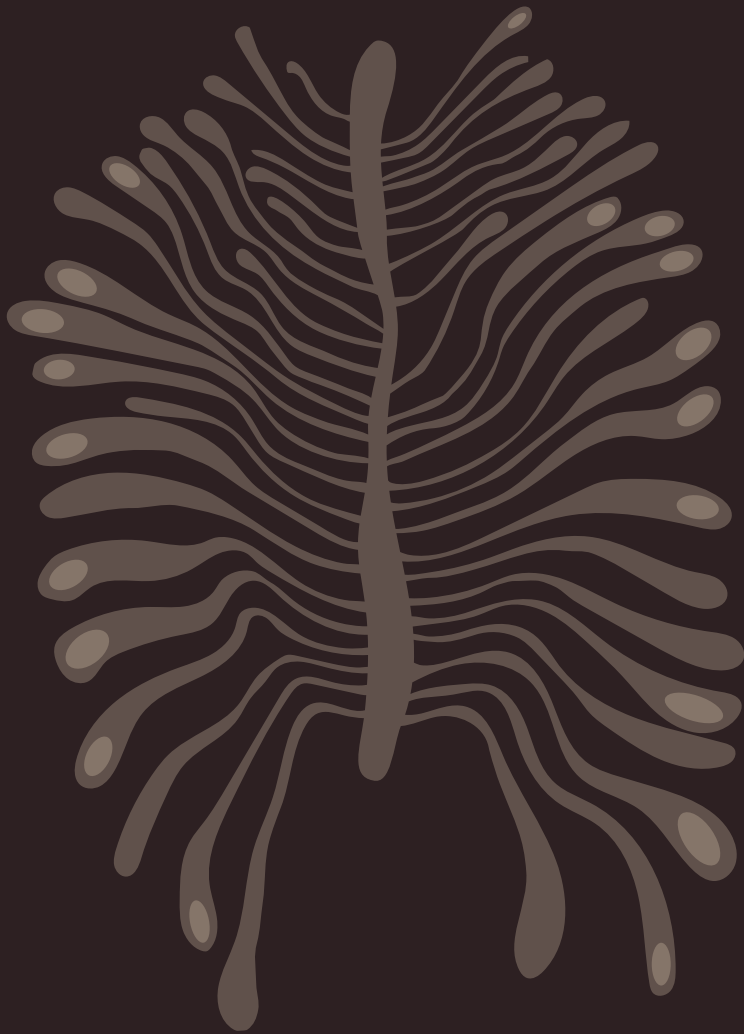
Náklad: 100

Vydání: první, 2023

ISBN 978-80-7509-926-6 (tisk)

ISBN 978-80-7509-927-3 (online ; pdf)

<https://doi.org/10.11118/978-80-7509-927-3>



Kniha zve čtenáře na cestu po nových poznatcích z ekologie lesa s cílem přiblížit fungování, stabilitu i zranitelnost tohoto fascinujícího ekosystému. Oproti tradičnějším přístupům jsou při popisu lesa zdůrazněny především vztahy mezi organismy, sítě těchto vztahů a jejich podíl na utváření lesa. V tomto ohledu je náš popis lesa poplatný tomu, jak v současnosti sama sebe vnímá i společnost: skrze vztahy a sítě. Tento přístup je ze své podstaty nanejvýš ekologický. Kniha však zdůrazňuje i další pilíře ekologického fungování: recyklaci, (auto)regulaci, která má různé mechanismy, a další stabilizační mechanismy, jež se vyvinuly v rámci dlouhé evoluce sítě vztahů v lesním prostředí. Věříme, že pochopení významu těchto vztahů i dalších hybatelů přirozené dynamiky lesa – disturbancí – umožní společnosti lépe reagovat na aktuální výzvy. V případě hospodářských lesů temperátní zóny to znamená adaptovat je na přicházející globální klimatickou změnu.