

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta

**Vliv environmentálních faktorů na přežívání smrku
ztepilého v oblastech rozpadu horských smrčín v
důsledku lýkožrouta smrkového**

Bakalářská práce

Nikola Ondřichová

Školitel: RNDr. Martin Hais, Ph.D.

České Budějovice 2017

Ondřichová, N., 2017: Vliv environmentálních faktorů na přežívání smrku ztepilého v oblastech rozpadu horských smrčín v důsledku lýkožrouta smrkového. [Impact of environmental factors on the survival of Norway spruce in areas of mountain spruce forest decay due to the bark beetle attack. Bc. Thesis. In Czech.] - 39p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: V první části této práci jsem se snažila klasifikovat a popsat faktory, které mohou zvyšovat odolnost smrku ztepilého vůči lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus*). V druhé části práce jsem testovala vliv vybraných faktorů na přežívání smrku ztepilého v rozpadlém lese a v kontrolním živém porostu.

Anotation: In the first part of this study, I attempted to classify and describe factors, that could increase the resistance of Norway spruce against a bark beetle attack. I tested the impact of selected factors on the survive of Norway spruce in the forest decay compared to live forest in the second part of this study.

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury.

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejnění své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích, 19. 04. 2017

.....

Nikola Ondřichová

Poděkování:

Děkuji svému školiteli RNDr. Martinu Haisovi, Ph.D. za odbornou pomoc, cenné rady, trpělivost a obětovaný čas při vedení práce.

Dále bych chtěla poděkovat správě NP Šumava za cenné informace a poskytnutí dat, můj velký dík patří panu Ing. Aleši Kučerovi a paní RNDr. Ivě Bufkové, Ph.D.

Poděkování samozřejmě patří celé mé rodině za morální a finanční podporu během studia.

Obsah

1. Rešerše	1
1.1. Úvod	1
1.2. Disturbance lesa	1
1.2.1. Požáry	1
1.2.2. Vichřice	2
1.2.3. Antropogenní disturbance	3
1.2.4. Hmyz	4
1.3. Environmentální faktory podporující napadení smrkových lesů lýkožroutem.....	7
1.3.1. Sucho	7
1.3.2. Parazité	8
1.4. Faktory ovlivňující vývoj lýkožrouta smrkového (<i>Ips typographus</i>)	8
1.4.1. Teplota.....	8
1.4.2. Fotoperioda – délka dne	9
1.4.3. Predátoři a parazitoidi.....	9
1.4.4. Potravní nabídka (množství dřeva).....	10
1.5. Faktory zvyšující odolnost smrku ztepilého (<i>Picea abies</i>)	10
1.5.1. Stanovištní a půdní podmínky	10
1.5.2. Klimatické podmínky	11
1.5.3. Druhová struktura porostu	12
1.5.4. Prostorová a věková struktura porostu	13
1.5.5. Individuální obrana stromu.....	14
2. Případová studie	15
2.1. Úvod	15
2.2. Cíle a hypotézy	15
2.3. Metodika.....	16
2.3.1. Charakteristika zájmového území	16
2.3.2. Popis metody	17
2.4. Výsledky.....	20
2.4.1. Hodnocení vybraných faktorů (morfometrická charakteristika)	20
2.4.2. Hodnocení vlivu vlhkostních podmínek na přežívání smrčín	20
2.5. Diskuze	22
2.6. Závěr.....	24
3. Literatura	25
4. Přílohy:	34

1. Rešerše

1.1. Úvod

Disturbance jsou přirozenou součástí horských lesních ekosystémů a mají nezastupitelný význam v ovlivňování dynamiky lesa (Frelich, 2002). Mezi hlavní činitele, kteří způsobují velkoplošné odlesnění v NP Šumava, patří větrné, a převážně hmyzí disturbance (Kolejka et al. 2010).

Za disturbance lze obecně považovat fyzikální sílu, proces nebo událost, která způsobí náhlou změnu v chování nebo ve vlastnostech systému (Rykiel et al. 1988). Jsou důležitým procesem nejen pro obnovu horských smrčín, ale i pro udržení biodiverzity různých skupin organismů, které jsou vázány na horskou smrčinu (Jonášová, 2013). Významně ovlivňují změnu krajinného rázu (Löw & Míchal, 2003). Waring a Running (2007) definují disturbance lesa jako faktor, který přináší významnou redukci indexu listové plochy po dobu delší než 1 rok. Tato definice je podobná definici od Olivera a Larsona (1990), kteří označují disturbance lesa jako událost, která uvolňuje prostor pro přirozenou obnovu lesa. Následkem disturbance posouvá ekosystém své sukcesní stádium zpět v čase (Rammig et al. 2007).

1.2. Disturbance lesa

Různé typy disturbance lesa fungují na podobném principu, ale délka jejich působení a průběh se však liší (Splechta et al. 2005). Nejprve dojde k narušení dosavadního ekosystému lesa působením nějaké síly, a tím dojde ke vzniku volného prostoru pro následnou přirozenou obnovu (Frelich, 2002). Veškeré disturbance jsou hybnými silami, ty vedou k formování přirozeného horského ekosystému (Splechta et al. 2005). Přirozené lesy jsou během svého vývoje ovlivňovány mnoha faktory, abiotickými i biotickými, které velmi zásadně narušují složení a diverzitu lesních společenstev (Hřib et al. 2009). Tyto faktory mezi sebou často interagují (Hřib et al. 2009).

1.2.1. Požáry

Jedním z abiotických faktorů způsobující disturbance lesa jsou požáry, které mohou být dvojího typu: pozemní požáry ničící lesní porost (keře a stromy) a požáry v korunovém patře, které obvykle ničí koruny stromů (Waring & Running, 2007). Oheň je však důležitý, protože silně ovlivňuje rozšíření a početnost druhů rostlin a vlastnosti povrchu půdy (Levine,

1991). Rostliny se dokáží vyrovnat s opakujícími se požáry různými způsoby, vykazují celou řadu vlastností, které se týkají odolnosti vůči požárům a regenerace (Noble & Slatyer, 1980). Požáry se mohou lišit mezi jehličnatými druhy a jejich rozsah a následky nelze s přesností předem odhadnout (Rogers et al. 2015). Následky lesních požárů mohou být různé, způsobují například zrychlení koloběhu živin, ztrátu půdní semenné banky, změnu heterogenity krajiny či změny v organické vrstvě povrchu půdy (Whelan, 1995).

Frekvence, intenzita, velikost, období i typ požáru závisí kromě prostorové struktury lesa, na druhovém složení, ale hlavně na počasí a podnebí (Dale et al. 2001). Sušší letní klima s dlouhou dobou beze srážek zvyšuje riziko vzniku požárů (Kjellström et al. 2014). Zahájení a šíření ohně záleží tedy nejen na množství a četnosti srážek, ale i podmínkách jako je topografie, teplota, rychlost větru nebo relativní vlhkost vzduchu (Dale et al. 2001).

1.2.2. Vichřice

Vítr je hlavním faktorem, který utváří horské lesní ekosystémy ve střední Evropě (Kolejka et al. 2010). Navíc existuje příčinná souvislost mezi výskytem vichřic a populační dynamikou lýkožrouta smrkového (*Ipstypographus*) (Okland & Bjørnstad, 2006).

Vichřice mohou snížit hustotu zakmenění porostu, jeho prostorovou strukturu a měnit podmínky příznivé pro přežívání a vývoj porostu jako například podmínky klimatické (Peterson & Pickett, 1995). Silné vichřice také způsobují vývraty celých stromů nebo jejich zlomy v dolní části kmene (Skuhřavý, 2002). Může dojít k přetrhání jemného kořenového vlášení, čímž se snižuje příjem potravy nutné pro výživu stromů, a to vede k prudkému zvýšení potravní nabídky pro škůdce. (Skuhřavý, 2002). Podle Schwenkeho (1996), bývá nepatrné ovlivnění kořenového systému jedním z nejvýraznějších faktorů, podílejících se na tom, že se smrk stává náchylnějším k napadení škůdci.

Z historie víme, že vichřice na Šumavě jsou poměrně časté, přestože jejich frekvence kolísá (Skuhřavý, 2002). K rozsáhlým větrným kalamitám na různých místech středních Čech došlo v letech 1928–1929, které měly za následek 3 mil. m³ padlého dřeva (Kolejka et al. 2010). Větrná disturbance zasáhla Šumavu také 18. - 19. ledna 2007, kdy orkán Kyrill zničil desítky kilometrů čtverečních horských smrčín (Kolejka et al., 2010). MunichRe (2002) uvádí, že se v regionu na hranici Německa, Rakouska a České Republiky pravděpodobně jednou za sto let vyskytne vichřice o průměrné rychlosti 120-160 km/h.

Rozsáhlé polomy v Německu, Nizozemsku, Rakousku, Česku a Polsku způsobil orkán také v roce 2002 (MunichRe, 2002).

Rovněž hurikány mají za následek náhlý a masivní úhyn stromů v podobě vývrátů a polomů a změny v obnově lesa (Lugo & Scatena, 1996).

1.2.3. Antropogenní disturbance

Antropogenní disturbance lesních ekosystémů jsou stále více uznávány jako procesy, které mají dlouhodobé důsledky pro biochemické cykly v půdě (Gimmi et al. 2008).

Těžba se provádí v rozsahu obvykle jednoho hektaru tzv. holosečným způsobem, představující zásah do lesního ekosystému, avšak šířka holé seče není omezena při dokácení porostů o výměře menší než jeden hektar (Kubčák et al. 2005). Také díky kácení jsou kmeny více a více osluněny, stromy jsou oslabeny a stávají se citlivějšími k napadení kůrovcem (Svoboda et al. 2008). Odstraňování spadlých stromů má za následek snižování vhodných stanovišť, které poskytují dostupnost a množství živin i vláhy pro vývoj semenáčků (Holub et al. 2001).

Holoseče způsobují zvýšení denní teplotní amplitudy ve dne v letním období (Hais & Kučera, 2008). Takovéto půdy dosahují vyšších teplotních maxim, oproti plochám ponechaných samostatnému vývoji, jelikož je zde vyšší míra dopadajícího slunečního záření (Hais & Kučera, 2008).

Holoseče také významně ovlivňují hydrobiologické podmínky půdy. Rozrušené půdy bez vegetace špatně vážou vodu a za současného působení vyšších teplot se voda z půdy rychleji vypařuje (Chen et al. 1993).

Je dokázáno, že unikají do okolního prostředí nejrůznější látky negativně ovlivňující lesy (Šantrůčková et al. 2007). Evropské horské ekosystémy byly vystaveny stále se zvyšujícím depozicím síry a dusíku v průběhu více než jednoho století (Šantrůčková et al. 2007).

Lesy citlivé na kyselé depozice, obvykle s krystalickým podložím a nízkým základním nasycením půdy, jsou vystaveny zrychlenému účinku okyselování půdy atmosférickými depozicemi (Šantrůčková et al. 2007). Kyselá depozice způsobí rychlý pokles pH a zvýší se koncentrace volného kationtu hliníku v půdě (Šantrůčková et al. 2007). To působí na kořeny a snižuje se jejich schopnost přijímat živiny kořenovým vlášením (Skuhravý, 2002). U

jehličnatých stromů jsou škodlivinami nejvíce postiženy jehlice, kterým imise rozkládají voskovou vrstvu jehlic a ovlivňují průduchy (Skuhravý, 2002). Pokles smrkových lesů, s typickými příznaky jako je ztráta jehlic a chloróza (Šantrůčková et al. 2007), se v České republice nejvíce projevuje v tzv. černém trojúhelníku (Lorz et al. 2003). K akutnímu poškození, které vede k odumření stromů, stačí při vhodném počasí desítky minut (Kindlmann, 2012). Imise mají také negativní vliv na schopnost stromu produkovat pryskyřici pro svou obranu proti lýkožroutu (Kindlmann, 2012).

1.2.4. Hmyz

Nejobávanějším hmyzím škůdcem lesních porostů bývá podkorní hmyz (Skuhravý, 2002). Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) je nejvážnějším škůdcem smrkových porostů v Euroasii (Waring & Running, 2007). Většina druhů podkorního hmyzu se může rozmnožovat a vyvíjet jen v prokazatelně slábnoucích nebo už mrtvých stromech (Waring & Running, 2007). Během roku se při příznivých podmínkách mohou vyvinout dvě až tři generace lýkožrouta smrkového (Skuhravý, 2002). Škodlivost je podmíněna jeho rozmnožovacím potenciálem (Skuhravý, 2002). Lýkožrout smrkový se řadí mezi r-stratégy, kteří mohou rychle využít větrem oslabený lesní porost ke svému namnožení, riziko rozmnožení je závislé na velikosti polomu (Eriksson et al. 2007). Lze tedy říci, že míra přemnožení je určována hlavně množstvím napadnutelných stromů na jednotku plochy (Kenis et al. 2004). Bylo zjištěno, že také teplota má velký vliv na rozvoj lýkožrouta (Wermelinger, 2004). Například produkce vajec závisí na teplotě s dolní hranicí 11,4 °C (Wermelinger, 2004). Větrné kalamity a pozdní zpracování jejich následků ve spojení se suchem a slunečným a teplým počasím, tak představují ideální podmínky pro jeho přemnožení (Wermelinger, 2004). Lýkožrout smrkový se pak může stát významným činitelem zapříčiňujícím nejen odumření jednotlivých stromů, ale i rozsáhlých smrkových porostů (Kindlmann, 2012). Ponechání souší však zvyšuje míru přežívání semenáčků v lese ponechaném samoobnově, které je oproti umělé výsadbě levnější a vytváří porost odolnější vůči lýkožroutu (Kindlmann, 2012).

Lýkožrout smrkový dává přednost stromům s nejvyšším radiačním úhrnem na svazích s jižní a jihovýchodní expozicí (Netherer & Nopp-Mayr, 2005). Stimulační chemickou látkou pro jsou pro něho feromony vylučované jedinci téhož druhu (Skuhravý, 2002). Samci jsou lákáni především alfa-pinenem, v menším množství i dalšími monoterpeny uvolňujícími se

z nemocných či padlých stromů, o koncentraci 0,01 – 0,05 % (Skuhravý, 2002). Toto chemické dorozumívání zahrnující agregaci feromonů je spojeno s přítomností celé řady mikroorganismů, včetně plísně tvořící modré skvrny, která se také účastí na vyčerpání obrany hostitelského stromu (Christiansen et al. 1987).

Po vyhloubení tzv. komůrek, samci produkují agregační feromony, citlivě vnímané jedinci obou pohlaví (Kindelmann, 2012). Po vypuštění agregačních feromonů, začínají samci produkovat antiagregační feromony, regulující rozmístění lýkožroutů na kmeni a poté řídí přemístění náletu na okolní stromy (Christiansen et al. 1987). Dochází tak v porostu ke vzniku ohnisek napadených stromů, dále se scelující v případě masivního přemnožení (Skuhravý, 2002). Lýkožrout převážně migruje do vzdálenosti 1 km, která může být i větší (Skuhravý, 2002). Obecně, však do vzdálenosti větší než 8 km není lýkožrout schopný založit nové ohnisko, neboť účinné napadání stromů je jen do vzdálenosti 100–150 metrů (Skuhravý, 2002). První generace dospělých jedinců v roce může vylétat v květnu, další v červenci (Waring & Running, 2007).

V případě přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), jsou napadány původní stromy, a výjimečně i mladé stromky (Modlinger et al. 2009). V rozsáhlých polomech se lýkožrout může namnožit do takových počtů, že napadá i jiné stromy, nenarušené větrnou distorbancí (Okland & Bjornstad 2006). Šíření lýkožrouta smrkového je limitováno pouze vyčerpáním potravních zdrojů nebo vnitřním či vnějším oslabením populace (Vacek & Podrázský 2008). Kácení je jedním z neúčinnějších prostředků sloužící k redukci početnosti lýkožrouta, ale není zcela jednoznačné, zda vždy musí fungovat (Kindelmann, 2012). Coops et al. (2009) uvádí, že na zkoumaných plochách v Britské Columbií oblasti s probírkou porostů nezažily žádnou mortalitu, oproti oblastem bez probírky, kde vzrostla mortalita na 5,5% při počátečních letech napadení.

1.2.4.1. Příklady disturbance hmyzem ve světě

Ve střední Evropě byl vliv distorbancí na dynamiku lesa donedávna opomíjen (Splechta et al. 2005). Pravděpodobnými důvody této situace byla malá rozloha původních lesů, kde by bylo možné studovat efekt distorbancí na dynamiku lesa, a také velký význam přikládán stanovišti a jeho vlivu na druhovou skladbu a vývoj lesa (Splechta et al., 2005). V poslední době se ale objevuje více studií, které ukazují na význam distorbancí při formování dynamiky lesa ve střední i západní Evropě (Fischer et al. 2002). Za nejvýznamnější činitele

jsou považovány vítr a hmyz, které spolu souvisejí a ovlivňují dynamiku horských lesů ve střední a západní Evropě (Kulakowski & Bebi, 2004).

V Severní Americe je za nejnebezpečnějšího hmyzího škůdce považován *Dendroctonus ponderosae*, který napadá dospělé stromy *Pinus contorta Dougl.* a působí rozsáhlou mortalitu borovicových lesů (Wulder et al. 2005). V Kanadě dosáhla opakovaně populace *Dendroctonus ponderosae* úrovně epidemie, především v Britské Kolumbii vzrostl počet zamořených lesích porostů z přibližně 164 tisíc ha v roce 1999 na 7 089 902 ha v roce 2004. (Westfall, 2005). V roce 2007 vzrostla plocha napadených stromů v lesích Britské Kolumbie a Kanady na více než 11 milionů ha (Westfall & Ebata, 2008). *Denroctonus ponderosae* přispívá k nejvyšší úmrtnosti stromů v rámci národních lesů Rocky Mountain Forest Spojených států (Colorado, Kansas, Nebraska, Jižní Dakota a Wyoming). V Rocky Mountain Forest bylo napadeno a zničeno od roku 1997 do roku 1999 přibližně 315 800 stromů (Harris et al. 2001).

1.2.4.2. Příklady disturbance lýkožrouta smrkového v ČR

K prvnímu masivnímu přemnožení lýkožrouta došlo v letech 1833 až 1839, kdy bylo zničeno 203 600 m² (Skuhřavý, 2002). Po roce 1920 se lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) masivně přemnožil po větrném polomu v jižních Čechách v okolí Nových Hradů (Kudela, 1980). Větrnému polomu padlo za oběť množství stromů, jejichž dřevní hmota byla přibližně 22 000 m³ (Kudela, 1980). Další kůrovcová kalamita postihla Čechy a Moravu až koncem poslední dekády padesátých let 20. století (Skuhřavý, 2002). Projevila se především v Krkonoších, Krušných horách, Orlických horách, v horských částech Šumavy, v Českém lese, v okolí Přimdy, v Doupovských horách a v širší okolí Mariánských lázní (Skuhřavý, 2002). Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) se přemnožil díky podcenění možnosti přemnožení a nebyla včas učiněna potřebná protiopatření (Skuhřavý, 2002).

V roce 1984 postihly Šumavu rozsáhlé vichřice (Zatloukal, 1998). Polomy však nebyly dostatečně rychle zlikvidovány a poskytly vhodné podmínky pro gradaci lýkožrouta (Skuhřavý, 2002). Přemnožení se podařilo relativně ustálit teprve v období 1988-1989 (Skuhřavý, 2002). Názory na kalamitu lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) v 90. letech v Národním parku Šumava byly velmi rozporuplné (Zatloukal, 1998). Další výrazná dynamika šíření lýkožrouta smrkového (*Ip styographus*) na Šumavě začala v roce 1995 (Jonášová, 2013). Správa národního parku vyhlásila přísný zásahový režim, který však vedl

ke vzniku rozsáhlých holin a uschnutí mnoha porostů. (Jonášová, 2013). V roce 1996 se zvýšil roční úbytek dvojnásobně a v letech 1997-2000 se roční ztráty lesních porostů díky lýkožroutu na bavorské straně pohybovaly v rozsahu 400-600 ha (Heurich et al. 2001).

Neujasněná a téměř každoročně měnící se koncepce, jak se chovat k lýkožroutu smrkovému (*Ips typographus*), vedlo k opožděným zásahům proti němu (Skuhravý, 2002). To mělo za následek stav, kde bylo u nás místo několika stovek hektarů téměř 2 600 ha mrtvého lesa a holin. (Skuhravý, 2002). Výskyt lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) v západní části střední Evropy stále stoupá (Skuhravý, 2002). K dalšímu masivnímu přemnožení kůrovce přispěl v roce 2007 orkán Kyrill, ten poničil desítky kilometrů čtverečních horských smrčín (Kolejka et al. 2010). Následovalo brzké suché jaro, které namnožení a dřívější první let lýkožrouta podpořilo (Steyrer & Tomiczek, 2007).

V roce 2008 bylo na Šumavě napadeno cca 240 tisíc m³ smrků, cca polovina byla vytěžena a druhá ponechána přirozenému vývoji v bezzásahových zónách (Jonášová, 2013). Tento rok znamenal k masivní šíření lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) po celém Národním parku Šumava (Jonášová, 2013).

1.3. Environmentální faktory podporující napadení smrkových lesů lýkožroutem

1.3.1. Sucho

Významným faktorem ovlivňujícím ekosystém lesa je sucho, které má vliv na stromy v mnoha ohledech (Brady & Weil, 2002). Stres suchem vede k celkovému oslabení stromů i následnému náchylnějšímu napadení hmyzími škůdci (Dale et al. 2001). Také má vliv na růst stromu, snižuje jeho turgor, a tím i obranyschopnost proti útokům lýkožrouta (Skuhravý, 2002). Sucho působí též na vývoj semenáčků, které nedostatkem vody, z důvodu nedostatečně rozvinutého kořenového systému, jsou vysoce ohrožené (Dale et al. 2001).

V náročných podmínkách způsobených suchem dochází k úhynu stromů (Dale et al. 2001). Nejprve podléhají semenáčky, které mohou podlehnout i při krátkém období sucha (Dale et al. 2001). Dospělé stromy jsou náchylné až při velkých a déle trvajících obdobích sucha, díky hlubokým kořenům a ukládání živin a sacharidů (Dale et al. 2001). Akutní vodní stres je také většinou považován za faktor, jenž zvyšuje náchylnost stromu ovlivněním uvolňování pryskyřice (Christiansen et al. 1987).

1.3.2. Parazité

K oslabení stromu mohou přispět i biotičtí činitelé jako jsou například plísně, houby, někteří zástupci hmyzu a mnoho druhů bezobratlých i obratlovců (Skuhravý, 2002). Například houba václavka smrková (*Armillaria solidipes*), zástupce ze skupiny stopkovýtrosých hub, je rozšířená po celé Evropě (Skuhravý, 2002). Její podhoubí se rozrůstá pod kůrou odumřelých i zdravých stromů, čímž přispívá k jejich oslabení a vytváří příznivé podmínky pro usídlení lýkožrouta smrkového (Skuhravý, 2002).

Další významnou poloparazitickou rostlinou napadající smrkové porosty je jmelí (*Viscum album*) (Skuhravý, 2002). Negativně působí na zdravotní stav stromů, které jsou poté náchylnější na napadení lýkožroutem (Skuhravý, 2002). Ve střední a severní Evropě je význam jmelí v souvislosti s lýkožroutem zanedbatelný, avšak v oblasti Bosny a Hercegoviny a jihozápadního Srbska patří k nejvýznamnějším škodlivým činitelům různých jehličnanů (Skuhravý, 2002).

Porost, který byl již postižen masivním rozmnožením jiného škůdce, je také snadno napadnutelný lýkožroutem (Skuhravý, 2002).

1.4. Faktory ovlivňující vývoj lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*)

1.4.1. Teplota

Teplota představuje rozhodující faktor ovlivňující lýkožrouta ze dvou důvodů (Wermelinger, 2004). Za prvé jsou to životní projevy, jelikož hmyz je, mimo jiné, i závislý na přísunu tepla z okolí. S probíhající změnou klimatu lze očekávat změny i v reprodukci a mortalitě (Skuhravý, 2002).

V zimě lýkožrouti přežívají většinou ve stádiu dospělce (Wermelinger, 2004). Lýkožrout smrkový zimuje zejména pod kůrou stromů, ostatní lýkožrouti v hrabance, nejčastěji v blízkosti paty kmene (Doležal et al. 2007). Ležící kmeny zajišťují díky izolačním vlastnostem sněhu stálé teploty kolem 0°C, čímž dochází k menšímu riziku vymrzání lýkožroutů, jelikož tuto teplotu přežívají lýkožrouti s nižší mortalitou (Doležal et al. 2007). V zimě stoupá úmrtnost lýkožrouta až na 70% (Wermelinger, 2004). Největší mortalita dosahuje v populaci zimujících na stromech (Doležal et al. 2004).

V létě je teplota důležitá zejména pro rozvoj lýkožrouta a jeho výlet (Berec et al. 2013). Díky zastínování stromů se snižuje teplota kůry, a tím dochází k zpomalení vývoje kůrovce

(Berec et al. 2013). Například v roce 2012 na Šumavě, vzhledem k deštivému počasí, se první letní generace dospělých lýkožroutů neobjevila až do začátku srpna (Berec et al. 2013). Zvýšení teploty během vegetačního období způsobí vývin více generací než obvykle (Skuhravý, 2002). Tyto zvýšené teploty v jarních měsících jsou velmi příznivé masivnímu rozmnožení, jelikož časný nástup teplot na jaře prodlužuje ideální období pro let lýkožrouta, napadání stromů, kladení vajíček a urychluje jeho vývoj (Skuhravý, 2002). Avšak zvýšený počet dní s teplotami nad 30°C má naopak negativní vliv na vývoj lýkožrouta i na rychlost vývoje plodu (Jönsson et al. 2007).

1.4.2. Fotoperioda – délka dne

Bylo zjištěno, že při zkrácení dne na 6 hodin a konstantní teplotě 20°C, byla u lýkožroutů vyvolána imaginální diapauza (Doležal & Sehnal, 2007). Oproti tomu v konstantní teplotě a délce dne 16:8 hodin (světlo: tma) 18:6 probíhal vývoj lýkožrouta normálně a docházelo k rojení i rozmnožování (Doležal & Sehnal, 2007). Kritická délka dne, kdy dochází k vyvolání imaginální diapauzy, byla uvedena 14,7 hodin (Kindlmann, 2012). Tato délka dne vychází v našich zeměpisných šířkách zhruba v polovině srpna a přibližně tedy od této doby dochází k fyziologickým procesům, které vedou ke změně na diapauzní vývoj (Kindlmann, 2012). Lýkožrout dokáže vnímat faktory vyvolávající diapauzu s předstihem před vlastním diapauzujícím stadiem (Doležal & Sehnal, 2007). K té dochází u lýkožrouta ve stádiu larvy 3. instaru a o úplné indukci diapauzy pak rozhoduje kukla a dospělec (Doležal & Sehnal, 2007).

1.4.3. Predátoři a parazitoidi

K nejnámějším přirozeným nepřátelům lýkožrouta patří brouk pestrokrovečník mravenčí (*Thanasimus formicarius*), pohybující se během rojení lýkožrouta po kmenech stromů a živící se dospělými brouky (Skuhravý, 2002). Svá vajíčka klade do chodeb lýkožrouta, z nich se pak líhnou larvy živící se jeho larvami a kuklami (Skuhravý, 2002). Mezi další významné predátory lýkožrouta řadíme dravé larvy rodu *Medetera* a *Lonchaea*, jejichž larvy žijí také v chodbách kůrovců a požírají jejich kukly (Skuhravý, 2002). Z ptáků je predátorem zejména datlík tříprstý (*Picoides tridactylus*), jenž se živí dospělci i jejich larvami (Skuhravý, 2002).

K dalším nepřítelům lýkožrouta, kteří mají značný význam na regulaci jeho populační hustoty, spadají parazitoidi (Kindlmann, 2012). Nejvýznamnějšími jsou lumčící (*Braconnidae*), jehož druh *Coeloides bostrichorum* může parazitovat až v 80-90% populace, a kovověnky (*Pteromalidae*) (Kindlmann, 2012). Čeleď kovověnky zahrnují dva druhy napadající a hubící populace lýkožrouta, a to *Roptrocerus xylophagorum* a *Ropalicus tutela* (Skuhrový, 2002). Také entomopatogenní houba *Beauveria bassiana* je využívána při ochraně lesních porostů před lýkožroutem smrkovým (Hunt et al. 1984).

1.4.4. Potravní nabídka (množství dřeva)

Strom poskytuje lýkožroutu nejen potravu, ale i útočiště a místo k založení populace a dokončení svého vývojového cyklu, protože mu nabízí ideální podmínky, zejména teplotní (Skuhrový, 2002). Pro lýkožrouta je tedy důležité mít stálou potravní nabídku v podobě stromů (Skuhrový, 2002). K tomu mu dopomáhají zejména vichřice, kdy jsou pro lýkožrouta ideální neodvezené větrem povalené kmeny, které už nejsou schopny bránit se vypouštěním pryskyřice (Kindlmann et al. 2013). Také díky suchu a požárům, které jsou s ním spojené, jsou stromy snadným cílem (Whelan, 1995). To jen dokazuje, že disturbance jsou propojené a vzájemně se doplňují (Jonášová, 2013).

Strom musí nejprve dosáhnout určité stáří (>60let), které je pro napadení lýkožroutem vhodné (Baier, 1996). Nejvíce ideální jsou pro lýkožrouta uměle vysazené porosty stejného věku a stejného druhu (převážně *Picea abies*), které pro něj představují obrovskou a snadno dostupnou potravní nabídku (Kindlmann et al. 2003). To vede k následnému přemnožení (Baier, 1996).

1.5. Faktory zvyšující odolnost smrku ztepilého (*Picea abies*)

1.5.1. Stanovištní a půdní podmínky

Smrk je dřevina plastická a přizpůsobivá, přirozeně se nachází v 7 a 8 vegetačním stupni (Zlatník, 1976). Vzhledem k zvýšeným nárokům na vodu, je hojně zastoupen i ve vlhkých a zamokřených oblastech (Matějka, 2009). Stromy, které rostou na produktivních půdách, se lépe dokáží ubránit lýkožroutu než stromy nacházející se na chudých půdách (Skuhrový, 2002). Méně ohroženy jsou také stromy, rostoucí na půdě se sníženou hodnotou těžkých kovů (Skuhrový, 2002). Pro správný růst je významný obsah biogenních prvků v půdě, z níž

čerpají stromy živiny (Matějka, 2009). Velmi důležitý je hořčík, vápník a draslík (Skuhravý, 2002).

Mrtvé a tlející dřevo je důležitým faktorem pro růst stromu (Svoboda et al. 2008). Rozpad dřevní hmoty má určitý význam v přirozeném lese, protože pomáhá vytvářet přirozené prostředí lesa i například stanoviště pro organismy, energetický tok a cyklus živin (Harmon et al. 1986). Ovlivňuje také půdní a sedimentový transport, ukládání i uchovávání (Harmon et al. 1986). Rozpadající se stromy a klády ve vysokohorských smrkových lesích tvoří jedno z hlavních míst s dostatkem živin, která jsou ideální pro vývoj semenáčků stromů *Picea abies* (Svoboda et al. 2008). Poskytují stromu nejen živiny, ale i příznivé teplotní podmínky pro jeho růst, taje na nich totiž sníh mnohem rychleji než na ostatních podkladech (Jonášová, 2013). To, že stromy mohou růst v liniích není náhodný efekt, ale výsledek rozkladu klád, ze kterých poté vyrůstají stromy (Svoboda et al. 2008). Podle Svobody et al. (2008) na stromech odumřelých kvůli vyvrácení vichřicí byla zjištěna větší hustota semenáčků než na stromech odumřelých kvůli napadení lýkožrouta. Také slabší zakrytí klády vegetací má pozitivní vliv na růst semenáčků (Svoboda et al. 2008). Na rozkladu dřeva se významně podílejí i houby, které tudíž hrají důležitou roli v ekologii lesů a v regulaci energie a toku živin (Svoboda et al. 2008).

Umístění stromu v nadmořských výškách a orientace stromů na svahu má velký význam pro jejich odolnost (Laush et al. 2010). Stromy orientované na severní stranu jsou nejvíce odolné než na stranách ostatních a nedochází u nich k velkému nebezpečí z napadení lýkožroutem (Skuhravý, 2002). Podle Jakuše et al. (2011), stromy rostoucí na lesních okrajích se severním umístěním nejsou obvykle vystaveny tak velkému stresu. Severní svahy nejsou vystavovány tak velkým teplotám a na stromy nepůsobí silné sluneční záření (Lausch et al. 2011).

1.5.2. Klimatické podmínky

Klima je jedním z hlavních faktorů fenologie, fyziologie, distribuce a interakce rostlin (Walther, 2003). Lesy jsou považovány za obzvláště citlivé na měnící se podmínky životního prostředí v důsledku dlouhověkosti dřevin (Kräuchi, 1993). Podle Svobody et al. (2015) jsou stromy různé věkové kategorie rozdílně citlivé k teplotním podmínkám, kdy mladší stromy reagují méně citlivě k teplotě než stromy starší více jak 60 let. Zejména smrkové porosty bývají jedny z nejvíce náchylných druhů vůči klimatickým změnám

(Eriksson et al. 2005). Smrk preferuje nižší teploty, vlhké a chladné klima (Kindlmann et al. 2013), jelikož nízké teploty jsou obzvláště důležité pro expanzi lesních porostů (Colwell et al. 2008). Neustále stoupající průměrná roční teplota ovlivňuje vitalitu stromu tím, že se snižuje dostupnost vody a přicházejí častější jarní sucha (Kindlmann et al. 2013). Letní teploty mají pozitivní vliv na staré stromy rostoucí ve vyšších nadmořských výškách, a naopak negativní vliv na stromy rostoucí v nižších nadmořských výškách (Svoboda et al. 2015). Zatímco u mladých stromů pod 60 let jsou rozdíly ve vztahu klimatu a nadmořské výšky méně patrné (Svoboda et al. 2015).

Vliv klimatu je úzce spojen s růstem stromů, kdy zvýšené množství srážek zejména na jaře má pozitivní vliv nejen na růst stromu, ale i na koloběh uhlíku (Svoboda et al. 2015), jelikož rychlost růstu je ovlivněno dostupností a zásobou vody (Khaine & Woo, 2015). Mírná oblačnost ve vyšších nadmořských výškách a šířkách může prodloužit vegetační období, čímž se zlepší růst stromů, reprodukce i jejich přežití (Walther, 2003). Podle Rötzer et al. (2005) má významný vliv na vitalitu a růst i rovnováha mezi teplotami, která potlačuje klimatické extrémy a dochází k absenci stresových vlivů. Pokud má strom dostatek vodní zásoby, krátká, a ne příliš intenzivní období sucha mu nijak neuškodí (Khaine & Woo, 2015). Vztah klima-růst ovlivňují i jiné faktory jako je například stanoviště, ve kterém se daný porost nachází (Beck, 2007).

1.5.3. Druhov^á struktura porostu

Smíšené lesy jsou považovány za méně náchylné vůči narušení hmyzími škůdci (Damien et al. 2016). Druhov^á bohatost zajišťuje stromům lepší odolnost proti škůdcům a patogenům než u porostu tvořeným pouze monokulturami (Lausch et al. 2011), protože se pro ně snižuje dostupnost a nabídka hostitelských stromů (Damien et al. 2016). V porostech se tedy zvyšuje rezistence s podílem a rychlostí růstu ostatních druhů stromů (Damien et al. 2016). Bylo zjištěno, že v druhově bohatém porostu může docházet k jakési chemické bariéře k tzv. repelentnímu efektu, kdy nehostitelské stromy mohou narušit čichové signály mezi lýkožrouty, kteří se mezi sebou dorozumívají stimulačními látkami (Byers et al. 1998). Například těkavé látky z březové kůry (*Betula pendula*) inhibují odezvu orientace lýkožrouta na hromadění feromonů ostatních jedinců (Byers et al. 1998). Jednotlivé stromy nebo malé skupiny stromů v rozvolněném lese jsou také napadeni lýkožroutem ve smrkových porostech velmi omezeně (Jakuš et al. 2011). Podle Vehviläinen et al. (2008) se ve smrkových lesích

obsahujících březový porost snižuje množství případů napadení lýkožroutem. Smíšené lesy poskytují i biologickou rozmanitost, která je větší například v smrkovo-dubových, smrkovo-bukových či smrkovo-březových lesích vyšší než v lesích tvořených smrkovými monokulturami (Felton et al. 2016).

Smísením smrku s druhy jako je borovice či bříza považované za více mechanicky stabilní, se zlepšuje celková stabilita smrku vůči větru (Dhôte, 2005). Navíc bylo zjištěno, že bříza dokáže ve velkém množství ukládat uhlík v půdě (Gamfeldt et al. 2013). Lesy s bohatou druhovou rozmanitostí jsou více odolné vůči disturbancím (Gamfeldt et al. 2013). Podle Valinger and Fridman, (2011) byly ztráty po vichřici a bouři nižší téměř o 50% v lesích s podílem listnatých stromů než v lesích tvořených pouze jednou monokulturou. V místech s podílem listnatých stromů je riziko požárů menší než v čistě jehličnatých porostech, jelikož je obecně známo, že olistění u jehličnanů je více hořlavé než u listnatých stromů díky obsahu pryskyřic a olejů (Gonzales et al. 2006).

1.5.4. Prostorová a věková struktura porostu

V minulosti byl věk porostu považován za nejvýznamnější faktor, který dokázal předpovědět sílu a rozsah narušení (Čada et al. 2013). To potvrzuje domněnku, že s nižším stářím porostu, do 60-ti let, se zvyšuje schopnost bránit se vůči napadení kůrovcem, ale i vůči disturbancím jako jsou například vichřice, oheň či mykorhizní organismy (Čada et al. 2013). U mladých stromů jsou dostatečné energetické zásoby, ty ale s přibývajícím věkem klesají (Christiansen et al. 1987).

Velký význam má také vzdálenost od nejbližšího napadeného stromu (Jakuš et al. 2011). Hustota populace a vzdálenost od napadeného stromu hraje důležitou roli (Lausch et al. 2011). Čím větší je vzdálenost od napadeného stromu, tím větší je šance na přežití (Jakuš et al. 2011). U stromů s většími vzdálenostmi mezi sebou byla zjištěna menší konkurence v přístupu k živinám, vodě i světlu (Jakuš et al. 2011). Nadmořská výška může také ovlivnit hustotu stromů (Svoboda et al. 2005). Se snižující se nadmořskou výškou se zvyšuje výška stromu (Svoboda et al. 2005).

Další důležitou roli zde hraje i individuální stínění (Jakuš et al. 2011). Stínění ovlivňuje vodní transpiraci, která je spojená s vodním stresem (Jakuš et al. 2011). S individuálním zastíněním integruje hustota, délka koruny i defoliace stromu (Jakuš et al. 2011). U stromů rostoucích ve více otevřeném prostoru nebo rozvolněném lese, jsou často

větve zavětveny téměř až k zemi, a to i přes vysoké stáří (< 60 let), tím se mohou lépe chránit před slunečním zářením a jsou tedy i odolnější (Matějka, 2010). Díky rozvolnění lesa se zvyšuje jeho prostorová heterogenita (Clinton, 2013). Porost po kůrovcové gradaci umožňuje lepší vstup větru, čímž dochází k rychlejšímu rozpadu stojících souší, k nárůstu ležících kmenů i k prosvětlení porostu (Červenka et al. 2016). To vede k lepšímu přístupu světla a obnova stromů se zvyšuje (Červenka et al. 2016).

1.5.5. Individuální obrana stromu

Kůra a fyziologický stav hostitelského stromu jsou rozhodující v obraně proti lýkožroutu (Urbanek & Ivancic, 2011). Kmen jehličnanu tvoří konstitutivní i trvale indukovanou obranu proti hmyzím škůdcům, kdy konstitutivní obrana je především tloušťka kůry a sklerenchym (Urbanek & Ivancic, 2011). Trvale indukovanou obranou jsou druhotné metabolity jako terpeny a fenologické látky (Urbanek & Ivancic, 2011). Během napadení stromu lýkožroutem dochází k systémové indukované obraně, která představuje třetí účinnou obrannou strategii napadeného stromu (Christiansen et al. 1999).

Systémová indukovaná obrana závisí na následném signálu kaskády přenosů, jenž zahrnuje kyselinu salicylovou, kyselinu jasmonovou, ethylen, peroxid vodíku a peroxidové radikály jako hlavní sloučeniny schopné vyvolat projevy mnoha genů pro obranné účely (Hayat et al. 2007). Bylo zjištěno, že změny obsahu kyseliny salicylové během napadení lýkožroutem jsou dynamickým procesem, který závisí na vážnosti lýkožroutové kolonizace a environmentálních faktorech jako jsou vysoké teploty a stres z krátkodobého sucha (Urbanek, 2009). Smrk ztepilý (*Picea abies*) obsahuje systém pryskyřičných kanálků (Christiansen et al. 1987). Tyto kanálky hrají důležitou roli ve vývoji a zachování zvýšené odolnosti (Christiansen et al. 1999). Poškození nebo infekce lýka vyvolá hypersenzitivní odpověď, která vede k akumulaci pryskyřice a dalších obranných chemických látek v buňkách obklopující místo napadení (Raffa, 1991). Pokud se uvolní velké množství pryskyřice z těchto kanálků, tok pryskyřice zabrání pronikání lýkožrouta a může dojít až k jeho usmrcení zalitím jím vytvořených chodeb (Miller & Keen, 1960). Uvolnění pryskyřice závisí na zásobní kapacitě kanálkového systému a viskozitě oleoresinu (Hodges & Lorio, 1971). Množství dostupné pryskyřice se liší podle sezóny, kdy se nové kanálky tvoří na vnější části letokruhů (Reid & Watson, 1966). Čas, kdy dochází k formování pryskyřičných kanálků, je považován za kriticky důležitý u stromů, které jsou napadány celý rok po sobě jdoucími generacemi lýkožroutů (Lorio, 1986).

2. Případová studie

2.1. Úvod

Během posledních dvaceti let dochází k výraznému odlesňování v Národním parku Šumava vlivem lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.) (Jakuš et al. 2011). V případě epidemie dochází k napadání velkých souvislých ploch zdravých smrků ztepilých (*Picea abies*), ale i některých jiných druhů jehličnatých stromů v lesních porostech (Jakuš et al. 2011). Někteří jedinci či malé skupinky stromů však mohou toto masivní napadení přežít (Jakuš et al. 2011). Tato studie se zabývá tím, jak vybrané faktory pozitivně ovlivňují přežití stromů během masivního rozšíření lýkožrouta smrkového.

2.2. Cíle a hypotézy

Cíl 1: Zhodnotit, zda morfologie koruny smrku může ovlivnit přežití smrčín při masivním přemnožení lýkožrouta.

Hypotéza 1: Původní ekotypy (morfotypy) smrku s užší korunou mají větší pravděpodobnost přežití gradaci lýkožrouta.

Cíl 2: Zhodnotit, jak vlhkostní podmínky mohou ovlivnit přežití smrčín při masivním přemnožení lýkožrouta.

Hypotéza 2: Na vlhčích stanovištích bude větší podíl živých stromů než na okolních porostech (sušších stanovištích).

Dílčí hypotéza (A): Podíl živých stromů na vlhkých stanovištích se bude v průběhu rozpadu smrčín vlivem lýkožrouta zvyšovat. To je v případě silné dominance faktoru vlhkosti, kdy po celou dobu gradace lýkožrout preferuje sušší stromy v celém zájmovém území.

Dílčí hypotéza (B): Podíl živých stromů bude v průběhu rozpadu smrčín konstantní. To znamená, že každý rok preferuje lýkožrout stromy na sušších stanovištích, ale jen do určité vzdálenosti od místa výskytu (odhadem 400 m).

2.3. Metodika

2.3.1. Charakteristika zájmového území

Zájmovým územím této studie je oblast centrální Šumavy, přičemž hlavní pozornost je věnovaná oblasti s významným rozpadem horských smrčín (*Picea abies*) vlivem přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.), který vyvrcholila na přelomu 20. a 21. století. Území postižené přemnožením lýkožrouta smrkového v okolí Březníku je ohraničené na východě Velkou a Malou Mokrůvkou, na západě zasahuje až k Roklanu, na severu tvoří hranici zhruba linie Medvědí-Studená hora a na jihu je tato oblast vymezena státní hranicí. Nadmořská výška se zde pohybuje v průměru okolo 1100 – 1200 m.n.m.

Podloží je v první řadě tvořeno rudami a granodiority, mezi půdními typy převažují podzoly a kambiozoly a v oblastech s vysokou vlhkostí to mohou být i histosoly nebo glejosoly (Chábera, 1987).

Studované území se nachází v pásmu přirozených horských smrčín v 7. a 8. lesním vegetačním stupni (Hladilin, 1996). Bylinné patro utvářejí především traviny (*Calamagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*), brusnice borůvka (*Vaccinum* sp.) a mechy (*Polytrichum formosum*, *Dicratum scoparium*, *Sphagnum* sp.). Smrk ztepilý (*Picea abies*) zde dominuje s příměsí jeřábu ptačího (*Sorbus aucuparia*). Místy tady najdeme i buk lesní (*Fagus sylvatica*), jedli bělokorou (*Abies albe*) a břízu pýřitou (*Betula pubescens*) (Hladilin, 1996). Hlavním krajinným krytem jsou zde tedy horské smrčiny, ale významný podíl v této lokalitě mají i rašeliniště (Rokytská, Rybářenská, Roklanská slat' a další) a horské louky (Hladilin, 1996).

Klima je zde charakterizováno krátkým, chladným a vlhkým létem a zimy jsou zde dlouhé a chladné s dlouhotrvající sněhovou pokrývkou (Quit, 1971). Oblast vykazuje i v rámci Šumavy nejvyšší srážkové úhrny, přičemž je Březník nazýván nejdeštivějším místem na Šumavě s ročním srážkovým úhrnem až 1552 mm a průměrnou teplotou 4°C (Strnad, 2003).



Obr. 1: Rozpadlé smrkové porosty vlivem lýkožrouta smrkového v okolí Luzenského údolí na Šumavě. Letecký snímek (foto *M. Hais*).

2.3.2. Popis metody

Při hodnocení vlivu morfometrické charakteristiky na přežití smrku ztepilého, jsme v zájmovém území náhodně vybrali stromy (v rozpadlém lese a v živém porostu), jejichž polohu jsme zaměřili pomocí přesné GPS (Trimble) a zároveň pomocí pomocné GPS (Garmin). Poté jsme provedli měření celkové výšky stromu díky laserovému dálkoměru. Měření výšky u všech stromů proběhla třikrát a poté jsem je zprůměrovala. Na základě získaných dat jsem stromy lokalizovala na leteckých snímcích z let 2015 a 2016 s prostorovým rozlišením 20 cm. Snímky mi poskytla Správa NP Šumava. U těchto snímků jsem následně zjistila šířky korun jednotlivých stromů v prostředí GIS. Průměry korun jsem měřila tak, že jsem vytvořila kruhový polygon, který odpovídal korunové projekci stromu a z tohoto kruhu jsem následně vypočítala průměr. Z těchto dat jsem poté vypočítala tzv. index koruny (I_k), který je podílem průměru koruny a výšky stromu.

$$I_k = \frac{\text{průměr koruny (m)}}{\text{výška stromu (m)}}$$

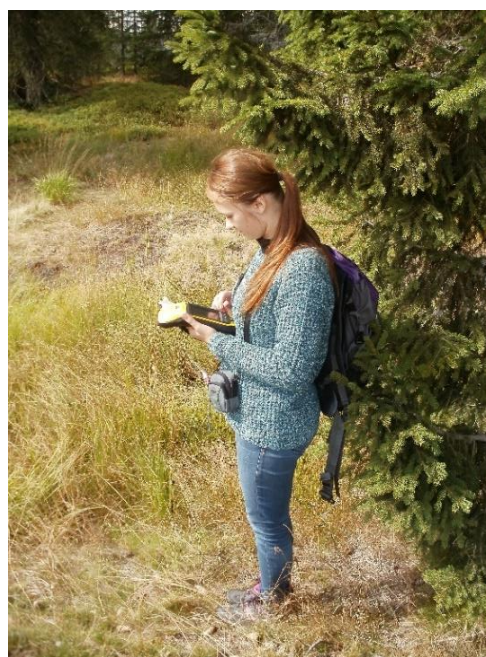
Tento index vychází ze studie Hasenauer & Monserud, (1996), kdy tito autoři uvádějí poměr délky a šířky koruny jako ukazatel vitality stromu. Výsledné indexy jsem porovnávala s daty získanými z referenčního souboru živých stromů v nenapadeném lese. Nenapadený les jsem

zvolila co nejbližší lokalitě rozpadlých smrčín, navíc aby byl srovnatelný vegetačním stupněm, zakmeněním a stářím porostu, které odpovídalo 80 až 100 let stromu. Výběr referenčního lesa jsem konzultovala s lesními ekology z NP Šumava. Ze zaměřených 52 stromů v oblasti Březníků bylo použito 38 stromů z důvodu špatného rozpoznání na leteckých snímcích. V živém lese v lokalitě Na Ztraceném byla zaměřeno 50 stromů. Použito bylo 27 stromů z důvodu hustého zakmenění porostu a špatného rozpoznání na leteckých snímcích.

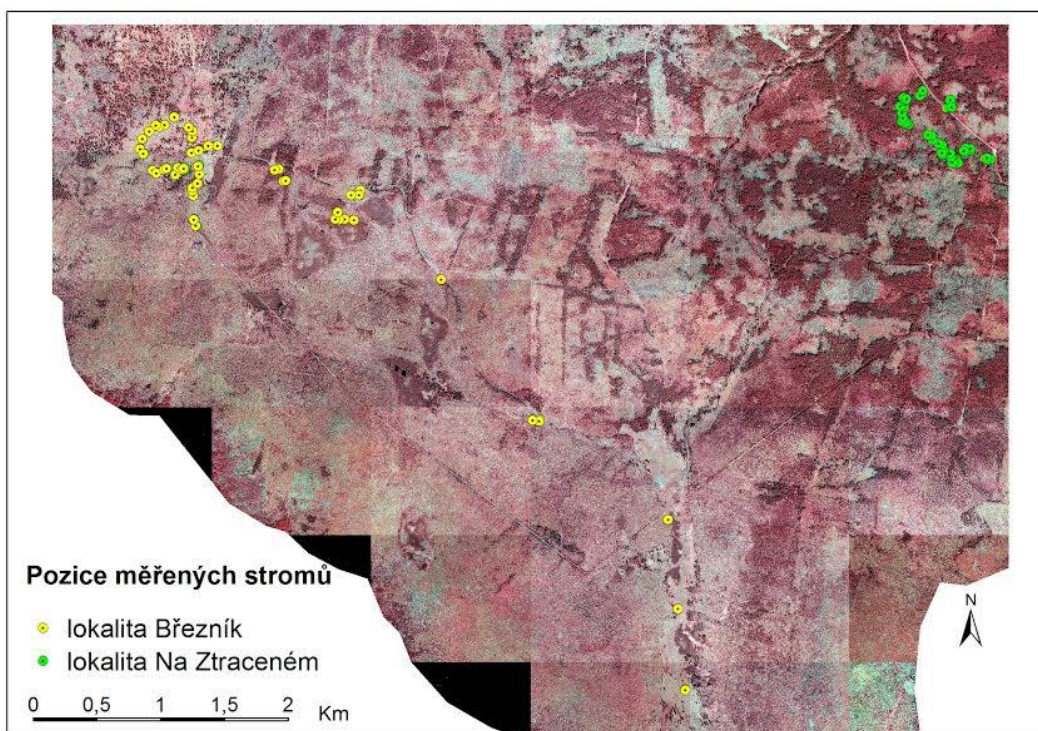
V dalším průzkumu jsem hodnotila, jak mohou vlhkostní podmínky ovlivnit přežití stromu během masivního rozmnožení lýkožrouta. Tento průzkum byl založen na datech vlhkostních podmínek, která byla získána terénním mapováním vegetace v oblasti centrální Šumavy v roce 2007. Tyto data mi poskytla RNDr. Iva Bufková Ph.D. z NP Šumava. Následně jsem opatřila databáze živých stromů z leteckých snímků z roku 1998, 1999 a 2000. Stromy zdigitalizoval pan Zdeněk Brož. Za pomoci všech získaných dat jsem vytvořila mapy zájmového území z let 1998-2000 v programu ArcGIS. Na těchto mapách jsem znázornila podíl živých lesů na podmáčených stanovištích a podíl živých lesů na nepodmáčených stanovištích. Vytvořila jsem i tabulku, která uvádí plochu živých porostů v hektarech a procentech. V programu Statistica jsem vytvořila graf, kde jsem srovnávala výšky stromů v závislosti na stanovišti. Výsledky jsem pak testovala v programu Statistica pomocí metody analýza variance (ANOVA).



Obr. 2: Měření laserovým dálkoměrem v terénu.



Obr. 3: Měření GPS v terénu.



Obr. 4: Zájmové území s body GPS, které představují naměřené stromy.

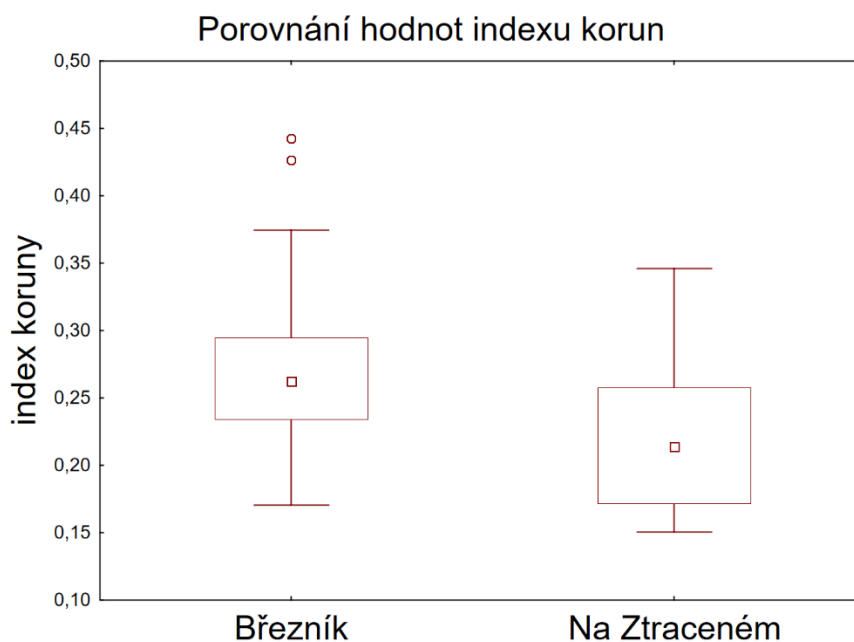


Obr. 5: Měření obvodů korun stromů v programu ArcGIS.

2.4. Výsledky

2.4.1. Hodnocení vybraných faktorů (morfometrická charakteristika)

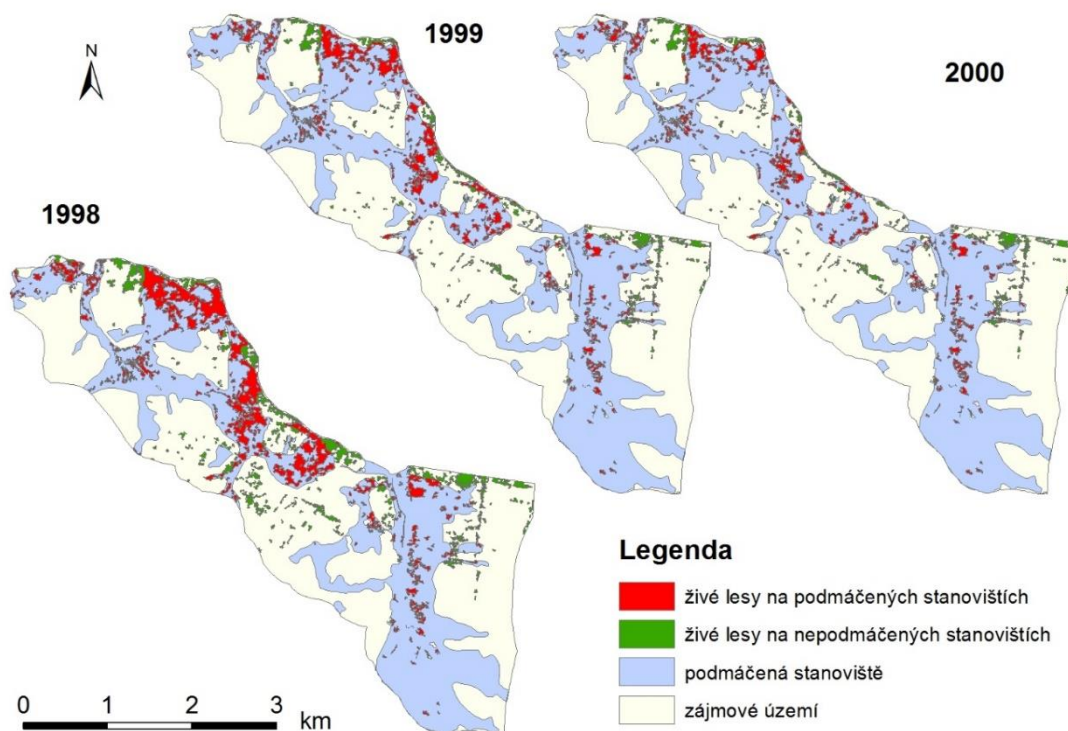
Z grafu (Obr. 6), který porovnává hodnoty indexu korun stromů (I_k), můžeme sledovat rozdíly v tomto indexu mezi oběma porovnávanými lokalitami. Tento rozdíl vyšel jako statisticky průkazný při testování metodou analýzy variance (ANOVA) $F(1, 63) = 13,096$, $p < ,0001$). Oproti původnímu očekávání však měly smrky širší koruny na lokalitě Březník.



Obr. 6: Porovnání hodnot indexu korun stromů v rozpadlém lese (Březník) a v živém porostu (Na Ztraceném).

2.4.2. Hodnocení vlivu vlhkostních podmínek na přežívání smrčín

Na mapách (Obr. 7) jsou zobrazeny živé lesy na podmáčených stanovištích a na nepodmáčených stanovištích v letech 1998 až 2000. Z obrázku je zřejmé, že v průběhu let větší část porostu přežila na podmáčených stanovištích než na stanovištích nepodmáčených. Tento rozdíl je nejlépe vidět mezi rokem 1998 a 1999.



Obr. 7: Zájmové území s podílem živých lesů na podmáčených a nepodmáčených stanovištích.

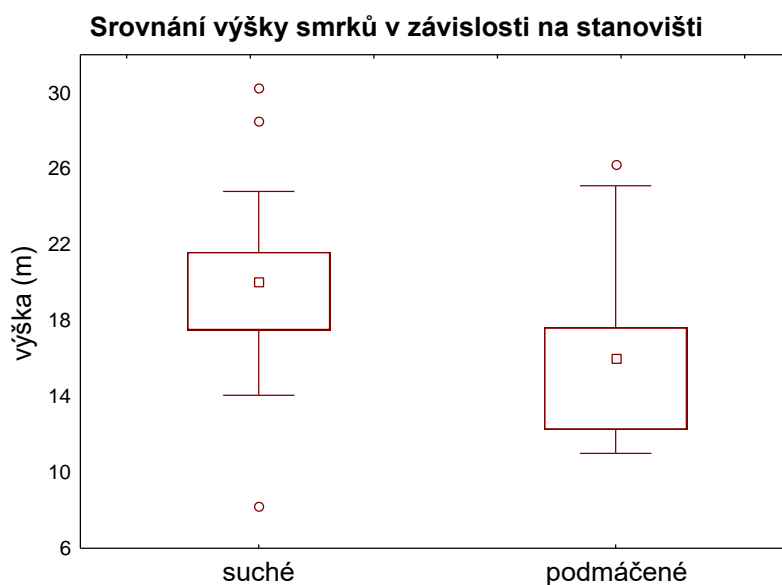
Tabulka (Tab. I) udává počet celkové plochy a plochy podmáčené. Lze z ní vyčíst, že přestože klesal počet živých stromů, jejich podíl na podmáčených stanovištích zůstával stejný. V roce 1998 byla největší celková plocha živých porostů s velikostí 151 hektarů v porovnání s ostatními uvedenými roky. Největší podíl živých porostů na podmáčených stanovištích pak byl v roce 1999 a tvořil 69,9 % z celkové plochy.

Tab. I: Počet celkové a podmáčené plochy v hektarech a procentech.

	Celková plocha živých porostů (ha)	Živé porosty na podmáčených stanovištích (ha)	Živé porosty na podmáčených stanovištích (%)	Podíl polygonů podmáčená plocha (%)
1998	151,0	102,5	67,9	60,7
1999	101,9	71,2	69,9	66,7
2000	84,8	57,2	67,5	68,8

Graf (Obr. 8) znázorňuje srovnání výšky stromů v závislosti na stanovištích. Z grafu lze vyčíst, že stromy na podmáčených stanovištích dosahovaly nižší výšky v porovnání se

stromy na suchých stanovištích. Testování pomocí analýzy variance (ANOVA) je na hranici průkaznosti ($F(1, 50) = 11,418$, $p = 0,00142$). Graf (Obr. 8) jsem sestavila z dat získaných terénním mapováním 38 stromů v oblasti Roklanské hájenky, Novohudských slatí a Luzenského údolí.



Obr. 8: Srovnání výšky stromů na suchých a podmáčených stanovištích.

2.5. Diskuze

Lesní ekosystém se přirozeně nachází ve stavu dynamické rovnováhy mezi procesy sukcese a disturbance. To vše probíhá v různém časovém měřítku s různou periodicitou. Disturbance mají navíc význam pro obnovu horských smrčín, ale i pro udržení biodiverzity různých skupin organismů vázaných na horskou smrčinu (Jonášová, 2013). Významně ovlivňují změnu krajinného rázu (Löw & Míchal, 2003). V případě NP Šumava jsou nejvíce zastoupené disturbance hmyzem a větrem. Při masivním přemnožení hmyzích škůdců tak dochází k velkoplošnému napadení a následnému úhynu stromů. Někteří jedinci mohou toto napadení přežít. Jakuš et al. (2011) uvádí, že přeživší stromy mají vlastnosti spojené s tvarem koruny, primární strukturou defoliace a hustotou zakmenění. Tyto vlastnosti spolu souvisejí v různém rozsahu. Tvar koruny smrku je ovlivňován velikostí stromu, jeho věkem, prostorem, ve kterém se nachází a konkurencí od sousedních stromů (Kantola & Mäkelä, 2004). Moravec et al. (2005) uvedl, že struktura koruny hraje důležitou roli v obraně proti lýkožroutu. Poměr délka a šířka koruny bývá považován za ukazatele vitality stromu

(Hasenauer & Monserud, 1996). Na začátku svého výzkumu jsem se vycházela z hypotézy, že původní morfotypy stromů, lépe přežijí masivní přemnožení lýkožrouta než ostatní stromy. Původní morfotypy stromů se vyznačovaly úzkým tvarem koruny. Tuto hypotézu potvrdil ve svém výzkumu Jakuš et al. (2011), který popsal, že stromy s užší a větší délkou koruny směřují k přežití. Díky dlouhé koruně dochází k vyššímu kmenovému stínění. Také podle Baiera (1996) souvisí šířka koruny s počtem napadení stromu lýkožroutem. Lýkožrout smrkový častěji obsazuje stromy smrku ztepilého s větším průměrem koruny (Moravec et al. 2005). Naproti tomu moje výsledky ukázaly, že smrky, které přežily masivní pomnožení lýkožrouta smrkového v oblasti Březníku, mají vyšší hodnoty indexu koruny a tím i relativně větší průměry korun oproti smrkům naměřeným v kontrolním živém lese. To si vysvětluji tím, že přes věkovou podobnost obou porovnávaných porostů se zde vyskytovaly lokální rozdíly v hustotě zakmenění. Na lokalitě Březník se tak živé stromy často nacházely v rozvolněném lese, kterému pak odpovídá i větší šířka korun. To platí i pro okraje rašelinišť, či přirozené okraje lesa (např. v Luzenském údolí). Toto koresponduje i s výsledky studie Hasenauer & Monserud, (1996), kdy tito autoři uvádějí snižující se šířku koruny se vzrůstající hustotou porostu. V hustých porostech je šířka korun ovlivněna prostorem dostupným pro růst, stejně tak i množstvím dopadajícího světla (Navarro-Cerrillo et al. 2016). Stromy s relativně úzkou korunou mohou být mohutnější než stromy s širší strukturou koruny (Christiansen et al. 1987).

Vlhké a zamokřené oblasti hrají důležitou roli v odolnosti smrku vůči lýkožroutu. S tím korespondují i výsledky této práce. Stromy, které se vyskytovaly na vlhkých a zamokřených stanovištích, ukazují větší pravděpodobnost přežití masivní přemnožení lýkožrouta. To může být způsobeno nižším rizikem letních přísušků pro stromy na podmáčených lokalitách. Naproti tomu zvýšené riziko napadení porostů lýkožroutem smrkovým v důsledku nedostatku vody uvádí Dale et al. (2001). U takových porostů dochází ke stresu suchem, které vede k celkovému oslabení stromu (Dale et al. 2001). Akutní vodní stres zvyšuje náchylnost stromu ovlivněním uvolňování pryskyřice v obraně proti lýkožroutu (Christiansen et al. 1987). Protože se však podíl přeživších stromů na vlhkých a suchých stanovištích v průběhu let nemění, domnívám se, že se současně uplatňuje jako silný faktor vzdálenost od zdroje lýkožroutů, tj. od porostů, ze kterých se lýkožrout šířil. Vliv vzdálenosti od zdroje lýkožroutů na riziko napadení potvrzují mnohé studie např. Lausch et al. (2011).

Také růst stromu je závislý na zásobě a dostupnosti vody. To potvrzuje Toledo et al. (2011) ve svých výsledcích, kde tempo růstu ovlivňovala převážně zásoba vody a klimatické

podmínky. Zvýšený obsah vody v půdě, nebo trvalé zamokření však vede ke zpomalení růstu smrků. To potvrzují i výsledky našich měření, kdy stromy na vlhkých stanovištích dorůstali nižší výšky než stromy na suchých stanovištích a to ve stejnověkém porostu.

2.6. Závěr

Výsledky této práce ukázaly, že smrky, které přežily masivní pomnožení lýkožrouta smrkového v oblasti Březníku, mají vyšší hodnoty indexu koruny a tím i relativně větší průměry korun oproti smrkům naměřeným v kontrolním živém lese. Pravděpodobným důvodem tohoto rozdílu jsou lokální rozdíly v hustotě zakmenění, kdy na lokalitě Březník se tak živé stromy často nacházely v rozvolněném lese, případně na okrajích porostu.

Výsledky hodnocení přežití smrčín na podmáčených a suchých stanovištích, které byly získány porovnáním dat vlhkostních podmínek, databáze živých stromů a námi získaných dat byly v souladu s naší hypotézou. Podíl živých (přeživších) stromů po rozpadu smrčín je vyšší na podmáčených stanovištích ve srovnání s nepodmáčenými stanovišti. Tento podíl se v posledních letech gradace lýkožrouta smrkového v zájmovém území nezvyšuje a zůstává stabilní. Protože je tento podíl neměnný v průběhu gradace napadení lýkožroutem, je pravděpodobné, že se současně uplatňuje jako silný faktor vzdálenost od zdroje lýkožroutů, tj. od porostů, ze kterých se lýkožrout šířil.

Z výsledků bylo také zjištěno, že stromy na podmáčených stanovištích dosahují nižší výšky než na suchých stanovištích. To může mít zpětně vliv i na hodnoty indexu koruny. Tuto problematiku plánuji podrobněji zkoumat i v navazující magisterské práci.

3. Literatura

Baier, P. (1996): Defence reactions of norway spruce (*Picea abies*) to controlled attacks of *Ips typographus* (L) (*Col.*, *Scolytidae*) in relation to tree parameters. *Journal of Applied Entomology*, 120, 587-593.

Beck, W. (2007): Finding best regression approach for description of climate-growth relationships by floating time of varying width. *TRACE – Tree rings in Archaeology, Climatology and Ecology*, 74, 44-53.

Berec, L., Doležal, P., Hais, M. (2013): Population dynamics of *Ips typographus* in the Bohemia Forest (Czech Republic): Validation of the phenology model PHENIPS and impact of climate change. *Forest Ecology and Management*, 292, 1-9.

Brady, N. C., Weil, R. R. (2002): *The Nature and Properties of Soils*. Pearson Education, New Jersey.

Byers, A. J., Zhang, Q., Schlyter, F. (1998): Volatiles from Nonhost Birch Trees Inhibit Pheromone Response in Spruce Bark Beetles. *Naturwissenschaften*, 85, 557-561.

Clinton, B.D. (2013): Light, temperature, soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management*, 186, 243-255.

Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelús, C. L., Gilman, A. C., Longino, J. T. (2008): Global warming, elevation range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322, 258-261.

Coops, N. C., Waring, R. H., Wulder, M. A., White, J. C. (2009): Prediction and assessment of bark beetle-induced mortality of lodge pole pine using estimates of stand vigor derived from remotely sensed data. *Remote Sensing of Environment*, 113, 1058-1066.

Čada, V., Brůna, J., Svoboda, M., Wild, J. (2013): Dynamika horských smrčín na Šumavě. *Živa*, 213-216.

Červenka, J., Bače, R., Zenáhlíková, J., Svoboda, M. (2016): Změna porostní struktury, množství a kvality mrtvého dřeva v horské smrčíně po velkoplošné disturbanci. *Zprávy lesnického výzkumu*, 61, 254-261.

- Damien, M., Jactel, H., Meredieu, C., Régolini, M., Halder, I., Castagneyrol, B.** (2016): Pest damage in mixed forests: Disentangling the effects of neighbor identity, host density and host apparency at different spatial scales. *Forest Ecology and Management*, 378, 103-110.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, Ch. J., Simberloff, D., Swanson, F., Stocks, B. J., Wotton, B. M.** (2001): Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience*, 51 (9), 723-734.
- Dhôte, J.F.** (2005): Implication of forest diversity in resistance to strong winds. *Forest diversity and function*, 291-307.
- Doležal, P., Sehnal, F.** (2007): Effect of photoperiod and temperature on the development and diapause of the bark beetle *Ips typographus*. *Journal of Applied Entomology*, 132, 165-173.
- Eriksson, M., Neuvonen, S., Roininen, H.** (2007): Retention of wind-felled trees and the risk of consequential tree mortality by the European spruce bark beetle *Ips Typographus* in Finland. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 22 (6), 516-523.
- Eriksson, M., Pouttu, A., Roininen, H.** (2005): The influence of windthrow area and timber characteristics on colonization of wind-felled spruces by *Ips typographus* (L.). *Forest Ecology and Management*, 216, 105-116.
- Fischer, A., Lindner, M., Abs, C., Lasch, P.** (2002): Vegetation dynamics in central european forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37, 17-32.
- Frelich L. E.** (2002): Forest dynamics and disturbance regimes. *Studies from temperate evergreen – deciduous forests*. Cambridge University Press, Cambridge, 234.
- Gamfeldt, L., Snäll, T., Bagchi, R., Jonsson, M., Gustafsson, P., Kjellander, P., Ruiz-Jaen, M. C., Fröberg, M. et al.** (2013): Higher levels of multiple ecosystem services are found in forest with more tree species. *Nature Communications*, 4, 1340.
- Gimmi, U., Bürgi, M., Stuber, M.** (2008): Reconstructing Anthropogenic Disturbance Regimes in Forest Ecosystems: A Case Study from the Swiss Rhone Valley. *Ecosystems*, 11, 113-124.

Gonzalez, J.R., Palahi, M., Trasobares, A., Pukkala, T. (2006): A fire probability model for forest stands in Catalonia (north-east Spain). *Annals of Forest Science*, 63, 169-176.

Hayat, S., Ali, B., Ahmad, A. (2007): Salicylic acid: biosynthesis, metabolism and physiological role in plants. In: Hayat, S., Ahmad, A. (Eds.), *Salicylic Acid – A Plant Hormone*. Springer Verlag, Dordrecht, Boston, London, 1-14.

Hais, M. (2004): Vliv odvodnění na funkce krajiny v oblasti Národního parku Šumava. *Universitas Bohemiae Meridionalis Budovicensis. Collection of Scientific Papers, Faculty of Agriculture in České Budějovice. Agregion 2004*, 21, 243-246.

Hais M., Kučera T. (2008): Surface temperature change of spruce forest as a result of bark beetle attack: remote sensing and GIS approach. *European Journal of Forest Research*, 127 (4), 327-336.

Harmon, M.E., Franklin, J.F., Swanson, F.J., Sollins, P., Gregory, S.V., Lattin, J.D., Anderson, N.H., Cline, S.P., Aumen, N.G., Sedell, J.R., Lienkamper, G.W., Cromack, K., Jr, Cummins, K.W. (1986): Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Ecological Research*, 15, 133-302.

Hasenauer, H., Monserud, R.A. (1996): A crown ratio model for Austrian forests. *Forest Ecology and Management*, 84, 49-60.

Heurich, M., Reinelt, A., Fahse, L. (2001): Die Buchdrucker Massenvermehrung im Nationalpark Bayerischer Wald. 9-48. In *Nationalparkverwaltung Bayerischer Wald: Waldentwicklung im Bergwald nach Windwurf und Borkenkäferbefall*. Bayerische Staatsforstverwaltung.

Hladilin, V. (1996): Péče o lesní ekosystémy Národního parku Šumava. *Silva Gabreta*, 1, 227-230.

Hodges, J.D., Lorio, P.L. (1971): Comparison of field techniques for measuring moisture stress in large loblolly pines. *For Science*, 17, 220-223.

Holub, S. M., Spears, J. D. H., Lajtha, K. (2001): A reanalysis of nutrient dynamics in coniferous coarse woody debris. *Canadian Journal of Forest Research*, 31, 1894-1902.

Hrib, M., Kopp, J., Křivanek, J., Kyzlík, P., Moucha, P., Němec, J., Oliva, J., Pelc, F., Pešková, V., Roček, I., Řezáč, J., Slaba, M., Vančura, K., Vašíček, J., Zahradník, P., Zatloukal, V. (2009): *Lesy v České republice*. Lesy ČR, Consult, Praha.

- Hunt, D.W.A., Borden, J.H., Rahe, J.E.** (1984): Nutrient-mediated germination of *Beauveria bassiana* conidia on the integument of the bark beetle *Dendroctonus ponderosae* (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Invertebrate Pathology*, 44 (3), 304-314.
- Chábera, S.** (1987): Příroda na Šumavě. Jihočeské nakladatelství, České Budějovice. 181pp.
- Chen, J., Franklin, J.F., Spies, T.A.** (1993): Contrasting microclimates among clear cut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63 (3), 219-237.
- Cristiansen, E., Waring, R.H., Berryman, A.A.** (1987): Resistance of conifers to bark beetle attack. Searching for general relationships. *Forest Ecology Management*, 22, 89-106.
- Christiansen, E., Krokene, P., Berryman, A. A., Franceschi, V. R., Krekling, T., Lieutier, F., Lonnëborg, A., Solheim, H.** (1999): Mechanical injury and fungal infection induce acquired resistance in Norway spruce. *Tree Physiology*, 19, 399-403.
- Jakuš, R., Edwards-Jonášová, M., Cudlín, P., Blaženec, M., Ježík, M., Havlíček, F., Moravec, I.** (2011): Characteristics of Norway spruce trees (*Picea abies*) surviving a spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreak. *Trees* (2011) 25, 965-973.
- Jonášová, M. E.** (2013): Přírodní disturbance – klíčový faktor obnovy horských smrčín. *Živa*, 216-219.
- Jönsson, A., Harding, S., Barring, L., Ravn, H. P.** (2007): Impact of climate change on the population dynamics of *Ips typographus* in southern Sweden. *Agricultural and Forest Meteorology*, 146, 70-81.
- Kantola, A., Mäkelä, A.** (2004): Crown development in Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.]. *Trees*, 18, 408-421.
- Kenis, M., Wermelinger, B., Grégoire, J. C.** (2004): Natural enemies of bark beetle. In *Bark and Wood Boring Insects in Living Trees in Europe, A Synthesis*, eds. F. Lieutier, K. R. Day, A. Battisti, J. C. Gregoire, H. F. Evans, 237-290. Dordrecht: Kluwer.
- Khaine, I., Woo, S. Y.** (2015): An overview of interrelationship between climate change and forests. *Forest Science and Technology*, 11, 11-18.
- Kindlmann, P., Matějka, K., Doležal, P.** (2012): *Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody*. Karolinum, Praha.

Kindlmann, P., Matějka, K., Doležal, P. (2013): Co je za přemnožováním (gradací) lýkožrouta smrkového na Šumavě. *Živa*, 231-233.

Kjellström, E., Abrahamsson, R., Boberg, P., Jernbäcker, E., Karlberg, M. (2014): Update regarding the state of the climate from the climate sciences. *Klimatologi*, SMHI, Norrköping. 65pp.

Kolejka, J., Klimánek, M., Mikita, T., Svoboda, J. (2010): Polomy na Šumavě způsobené orkámem Kyrill a spoluúčast reliéfu na poškození lesa. *Geomorphologica Slovaca Bohemica*, 2, 16-28.

Kräuchi, N. (1993): Climate change and forest ecosystems – an overview. In: Schläpfer, R. Long-term Implications of Climate Change and Air Pollution on Forest Ecosystems. IUFRO World Series, 4, 53-76.

Kubčák, V., Černý, L., Hanibal, J., Jánský, J., Jensa, V., Kubišta, J., Kaňok, V., Michalčík, M., Polák, P., Polster, P., Sebera, J., Tutka, J. (2005): Ekonomické aspekty ochrany lesa. Sborník referátů ze semináře EK OLH ČAZV, Jeseníky, 45-48.

Kudela, M. (1980): Vliv kalamit na stav lesů v minulosti. *Památky a Příroda*, 5, 228-233.

Kulakowski, D., Bebi, P. (2004): Range of variability of unmanaged subalpine forests. *Forum für Wissen*, 47-54.

Lausch, A., Fahse, L., Heurich, M. (2011): Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and Management*, 261, 233-245.

Levine, J. S. (1991): *Global Biomass Burning: Atmospheric, Climatic, and Biospheric Implications*. MIT Press, Cambridge Mass.

Lorz, C., Hruška, J., Krám, P. (2003): Modeling and monitoring of long-term acidification in an inland catchment of the Western Ore Mountains, SE Germany. *The Science of the Total Environment*, 310, 153-161.

Löw, J., Míchal, I. (2003): *Krajinný ráz. Lesnická práce. Kostelec nad Černými lesy.*

Matějka, K. (2009): Dynamika lesů na Šumavě. I. Východiska. *Šumava*, zima 2009:10-13.

Matějka, K. (2010): Dynamika lesů na Šumavě. II. Co pozorujeme? *Šumava*, jaro 2010: 14-17.

Miller, J.M., Keen, F.P. (1960): Biology and Control of the Western Pine Beetle. USDA, Washington, DC. 381pp.

Modliger, R., Holuša, J., Liška, J., Knížek, M. (2009): Stav populace lýkožrouta smrkového *Ips typographus* (L.) v NPR Žofínský prales (Novohradské hory, Česká republika). *Silva Gabreta*, 15 (2), Vimperk, 143-154.

MunichRe. (2002): Winter storms in Europe (II). Analysis of 1999 losses and loss potentials. <http://www.munichre.com>.

Netherer, S., Nopp-Mayr, U. (2005): Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management-rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification. *Forest Ecology and Management*, 207, 99-107.

Noble, I. R., Slatyer, R. O. (1980): The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Succession* Springer, Netherlands.

Okland, B., Bjornstand, O., N. (2006): A Resource-Depletion Model of Forest Insect Outbreaks. *Ecology*, 87 (2), 283-290.

Oliver, Ch.D., Larson, B.C. (1990): Forest stand dynamics. McGraw-Hill Publishing Company, New York.

Peterson, C.J., Pickett, S.T.A. (1995): Forest reorganization: A case study in an oldgrowth forest catastrophic blowdown. *Ecology*, 76, 763-774.

Plath, M., Dorn, S., Riedel, J., Barrios, H., Mody, K. (2012): Associational resistance and associational susceptibility: Specialist herbivores show contrasting responses to tree stand diversification. *Oecologia*. 169, 477-487.

Quit, E. (1971): Klimatické oblasti Československa. Praha, Academia. 73pp.

Raffa, K. F. (1991): Induced defensive reactions in conifer-bark beetle systems. In: *Phytochemical Induction by Herbivores*, Tallamy, D. W., Raupp, M. J., Wiley, J. & Sons, New York, 245-276.

Rammig, A., Fahse, L., Bebi, P., Bugman, H. (2007): Wind disturbance in mountain forests: Simulating the impact of management strategies, seed supply, and ungulate browsing on forest succession. *Forest Ecology and Management*, 242 (2), 142-154.

- Reid, R.W., Watson, J.A.** (1966): Sizes, distributions, and numbers of vertical resin ducts in lodgepole pine. *Canadian Journal of Botany*, 44, 519-525.
- Rogers, B. M., Soja, A. J., Goulden, M. L., Randerson, J. T.** (2015): Influence of tree species on continental differences in boreal fires and climate feedbacks. *Nature Geoscience*, 8, 228-234.
- Rötzer, T., Grote, R., Pretzsch, H.** (2005): Effects of environmental changes on the vitality of forest stands. *European Journal of Forest Research*, 124, 349-362.
- Rowe, J. S.** (1983): Concepts of fire effects on plant individuals and species. *The Role of Fire in Northern Circumpolar Ecosystems*. Chichester, UK, 322.
- Royer, J.F., Chauvin, F., Timbal, B., Araspin, P., Grimal, D.** (1998): A GCM study of the impact of greenhouse gas increase on the frequency of occurrence of tropical cyclones. *Climatic Change*, 38, 307-343.
- Rykiel, E. J., Coulson, R. N., Sharpe, P. J.H., Allen, T. F.H., Flamm, R. O.** (1988): Disturbance propagation by bark beetles as an episodic landscape phenomenon. *Landscape Ecology*, 1 (3), 129-129.
- Schlicht, R., Iwasa, Y.** (2007): Spatial pattern analysis in forest dynamics: deviation from power law and direction of regeneration waves. *Evolutionary Ecology Research*, 22, 197-203.
- Schwenke, W.** (1996): Grundzüge des Massenwechsels und der Bekämpfung des Grossen Fichtenborckenkäfers, *Ips typographus* (L.) (Col. Scolytidae). *Anz. Schädl. - Kde. Pfl. - Umweltschutz*, 69, 11-15.
- Skuhřavý, V.** (2002): *Lýkožrout smrkový (Ips typographus L.) a jeho kalamity. Der Buchdrucker und seine Kalamitäten.* Agrospoj, Praha.
- Splechna, B. E., Gratzner, G. B., Bryan, A.** (2005): Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16 (5), 511-522.
- Steyrer, G., Tomiczek, Ch.** (2007): Orkanshäden und Witterung begünstigen Borkenkäfer. *Forstschutz Aktuell*, 40, 3-5.

- Strnad, E.** (2003): Podnebí Šumavy. Šumava, příroda, historie, život. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset. 35-44.
- Svoboda, M., Pouška, V.** (2008): Structur of a Central-European mountain spruce old-growth forest with respect to historical development. *Forest Ecology and Management*, 255, 2117-2188.
- Svoboda, M., Primicia, I., Camerero, J. J., Janda, P., Čada, V., Morrissey C. R., Trotsiuk V., Bače, R., Teodosiu, M.** (2015): Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. *Forest Ecology and Management*, 354, 77-86.
- Šantrůčková, H., Šantrůček, J., Šetlík J., Svoboda, M., Kopáček, J.** (2007): Carbon Isotopes in Tree Rings of Norway Spruce Exposed to Atmospheric Pollution. *Environmental Science and Technology*, 41, 5778-5782.
- Toledo, M., Poorter, L., Pena-Claros, M., Alarcon, A., Balcazar, J., Leano C., Licona, C., Lianque, O., Vroomans, V., Zuidema, P., Bongers, F.** (2011): Climate is stronger driver of tree and forest growth rates than soil and disturbance. *Journal of Ecology*, 99, 254-264.
- Urbanek Krajnc, A.** (2009): A temporal analysis of antioxidative defense response in the phloem of *Picea abies* after attack by *Ips typographus*. *Tree Physiology*, 29, 1059-1068.
- Vacek, S., Podrázský, V.** (2008): Stav, vývoj a management lesních ekosystémů v průběhu existence NP Šumava. Lesnická práce, Praha.
- Valinger, E., Fridman, J.** (2011): Factors affecting the probability of windthrow at stand level as a result of Gudrun winter storm in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 262, 398-403.
- Vehviläinen, H., Koricheva, J., Ruohomäki, K.** (2008): Effect of stand tree species composition and diversity on abundance of predatory arthropods. *Oikos*, 117, 935-943.
- Walther, G. R.** (2003): Plants in warmer world. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 6, 169-185.
- Waring, R.H., Running, S.W.** (2007): *Forest ecosystems: Analysis at multiple scales*, third edition. Academic Press.

Whelan, R. J. (1995): *The Ecology of fire*. Cambridge Studies in Ecology, Cambridge University Press.

Wermelinger, B. (2004): Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* – a review of recent research. *Forest Ecology and management*, 202 (1), 67-82.

Westfall, J. (2005): Summary of forest health conditions in British Columbia. Forest Practices Branch, British Columbia Ministry of Forests Victoria, B.C.

Westfall, J., Ebata, T. (2008): Summary of forest health condition in British Columbia. Pest Management Report 15. British Columbia Ministry of Forests and Range, Forest Practices Branch, Victoria, BC, 81.

Wulder, M. A., Skakun R., S., Dymond, C. C., Kurz, W. A., White, J.C. (2005): Characterization of the diminishing accuracy in detecting forest insect damage overtime. *Can. J. Remote Sensing*, 31 (6), 421-431.

Zatloukal, V. (1998): Historické a současné příčiny kůrovcové kalamity v Národním parku Šumava. *Silva Gabreta*, 2, 327-357.

Zlatník, A. (1976): Přehled skupin typů geobiocénů původně lesních a křovinných ČSSR. Geografický ústav ČSAV, Brno, č. 13, 55–64.

4. Přílohy:



Obr. 9: Měřený strom v rozpadlém lese (oblast Březník).



Obr. 10: Měřený strom v rozpadlém lese (oblast Březník).