

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**  
**Přírodovědecká fakulta**

**Změny teplotního projevu smrku po napadení lýkožroutem smrkovým**  
Bakalářská práce

**Magdaléna Komárová**

Školitel: RNDr. Martin Hais, Ph.D.

České Budějovice 2018

Komárová, M., 2018: Změny teplotního projevu smrku po napadení lýkožroutem smrkovým [Changes in spruce temperature after bark beetle attack, Bc. Thesis, in Czech] – 31p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace: Tato práce představuje grantovou žádost na projekt, který se zabývá metodou pro včasnou identifikaci teplotních změn vybraných smrků v důsledku experimentálního napadení lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus* L.).

Annotation: This thesis represents a grant request for a project which concerns method of early identification of temperature changes of selected spruces due to experimental bark beetle attack.

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 jejich 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, 11. 12. 2018

.....

Magdaléna Komárová

**Poděkování:**

Ráda bych poděkovala svému školiteli RNDr. Martinu Haisovi, Ph.D. za cenné rady a zkušenosti, trpělivost a čas, které mi obětoval, aby tato práce mohla vzniknout.

Dále bych chtěla poděkovat Milanovi Novákovi a Milošovi Prokýškovi za nasnímání termovizních dat, která byla snímána za podpory projektu č.40 BarkBeeDet: Včasná identifikace stromů napadených lýkožroutem smrkovým s využitím technologie dronů.

Poděkování samozřejmě patří mé rodině, která mi studium na vysoké škole umožnila, a všem ostatním, kteří mi při psaní pomáhali, za morální podporu.

## OBSAH

|     |  |    |
|-----|--|----|
| 1   | SHRNUTÍ PROJEKTU.....  | 6  |
| 2   | LITERÁRNÍ REŠERŠE.....   | 7  |
| 2.1 | Energetická funkce vegetace v krajině.....   | 7  |
| 2.2 | Bioklimatologická funkce lesa.....   | 10 |
| 2.3 | Vliv disturbancí lesa (a změny jeho zdravotního stavu) na změnu teplotního režimu..... | 12 |
| 2.4 | Reakce lesních porostů na akutní a chronický stres.....                                | 15 |
| 3   | CÍL PROJEKTU.....  | 18 |
| 4   | HYPOTÉZY.....  | 18 |
| 5   | NÁVRH EXPERIMENTU.....   | 19 |
| 5.1 | Úvod.....  | 19 |
| 5.2 | Metodika.....  | 19 |
| 5.3 | Časový harmonogram.....  | 21 |
| 5.4 | Finanční náklady.....  | 21 |
| 5.5 | Předběžné výsledky.....  | 22 |
| 6   | ZÁVĚR.....   | 25 |
| 7   | LITERATURA.....  | 26 |

## 1 SHRNU TÍ PROJEKTU

Zdravotní stav smrku závisí na jeho fyziologickém stavu, který může být negativně ovlivněn vnějšími vlivy včetně napadení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.). Napadení lesních ekosystémů lýkožroutem smrkovým je přirozeným procesem, který je podpořen různými přírodními vlivy, například větrnými kalamitami či výkyvy teplot. Šíření lýkožrouta smrkového má negativní dopad na kvalitu lesních porostů a tím se snižuje jejich ekonomická hodnota. Předpokládáme, že po napadení stromů se sníží jejich schopnost transpirovat a v důsledku toho se stromy budou přehřívat.

Cílem tohoto projektu je hodnotit teplotní změny vybraných devíti smrků v důsledku experimentálního napadení známým počtem lýkožrouta smrkového a sledovat vývoj teplot po napadení v čase pomocí dat z termokamery umístěné na dronu. Tento projekt může být součástí metodiky pro včasnou detekci stromů napadených lýkožroutem smrkovým pomocí níž mohou být negativní následky a náklady spojené s napadením stromů lýkožroutem sníženy. Tato metodika zajišťuje více času pro výběr správného managementu zasažené oblasti.

## 2 LITERÁRNÍ REŠERŠE

### 2.1 Energetická funkce vegetace v krajině

Vegetace má zásadní roli při ovlivnění klimatu prostřednictvím transformace sluneční energie, přičemž ovlivňuje teplotní režim krajiny, například ochlazováním nebo vyrovnáváním teplotních výkyvů. Díky vegetaci je půdní povrch méně prohříván, také je chráněn proti vyzařování. Vegetace je schopna vyrovnávat teplotní rozdíly, kupříkladu rozdíl teplot mezi dnem a nocí (Geiger, 2003).

Sluneční záření kolmo dopadající na horní hranici atmosféry, označováno jako solární konstanta ( $1,37 \text{ Kw/m}^2$ ), může být částečně odraženo, částečně rozptýleno a částečně absorbováno v atmosféře plyny a vodní parou. Zbytek záření je atmosférou propuštěn k zemskému povrchu. Sluneční záření dopadající na zemský povrch je absorbováno nebo odraženo zpět do atmosféry. Z dopadajícího záření je v průměru 30 % odraženo Zemí zpět do atmosféry, zatímco 48 % pohlcuje zemský povrch (Bednář, 2003). Sluneční záření je hlavním zdrojem energie pro Zemi, řídí vodní cyklus, zajišťuje procesy fotosyntézy (Geiger 2003). Hlavními plyny pohlcujícími sluneční záření v atmosféře jsou oxid uhličitý, metan ozon a vodní pára. I když se tyto plyny podílejí na složení atmosféry z méně než 1 % (vyjma vodní páry, která může tvořit až 4 %), bez jejich přítomnosti by byla průměrná teplota na zemském povrchu nižší o  $33^\circ\text{C}$ , tedy  $-18^\circ\text{C}$  místo nynějších  $15^\circ\text{C}$  (Ahrens, C. D., 2008).

Distribuce energie dopadající na zemský povrch a její přeměny závisí na povrchových charakteristikách, barvě, světlosti povrchu, tepelné vodivosti, odrazivosti a obsahu vody. Poměr odraženého ku dopadajícímu záření je tzv. albedo, které sehrává velkou roli v energetice krajiny. Vyšší albedo mají světlé povrchy, jako je sníh nebo písek a povrchy hladší, jenž záření odráží (Wenhui et. al., 2015). Zatímco tmavé povrchy, jako je voda, vlhká půda nebo vlhká vegetace a hrubé povrchy mají albedo nižší, neboť (právě ty) sluneční záření pohlcují (Pokorný, 2010).

Podle studie Pokorného (2001) dopadá ročně v podmínkách mírného pásu na Zemský povrch přibližně  $1,2 \text{ MWh/m}^2$  solární energie, což se projevuje v aktuálním dopadu energie okolo  $800 - 1000 \text{ W/m}^2$  v odpoledních hodinách během radiačního počasí. Nicméně maximální hodnoty dopadající sluneční energie v tropech a subtropích mohou být dvojnásobně, případně až trojnásobně vyšší a dosáhnout hodnot  $3-4 \text{ MWh/m}^2$ . Dopadající sluneční energie se částečně odráží a částečně ohřívá povrch Země, od něj se ohřívá vzduch, který proudí vzhůru (zjevné teplo). Část energie se přemění na latentní teplo, jenž je zapotřebí na výpar, který nazýváme evapotranspirace a část tepla přejde do půdy. Evapotranspirace se skládá z dvou procesů: evaporace, neboli výparu z neživých povrchů, zejména půdy,

a transpirace, jenž je výpar z vegetace. Pouze velmi málo dopadajícího slunečního záření se spotřebovává na fotosyntézu, zhruba 1 % (Pokorný, 2001).

Energie se rozděluje v různých poměrech na tři části, zjednodušeně popsané následující rovnicí:

$$R_n = G + H + LE$$

kde G představuje tok energie pohlcený půdou, H je zjevné teplo a LE představuje tok latentního tepla výparu neboli evapotranspiraci.

Poměr mezi zjevným teplem (zvýší teplotu vegetace) a latentním teplem (přemění se na výpar, aniž by se zvýšila teplota) je tzv. Bowenův poměr:

$$\beta = \frac{H}{LE}$$

Je důležitý pro vyjádření schopnosti porostu hospodařit s vodou. Deštný tropický les má tento poměr velice nízký. To znamená, že v tropickém deštném lese teplota stoupá málo a většina energie jde do výparu (Bonan, 2008). V případě zemědělské krajiny (pole, pastviny) je poměr 1:1, tedy polovina jde do zjevného tepla a polovina jde do výparu. Například ve městě je spousta betonových ploch a málo rostlin, které by transpirovaly vodu. Tudíž město se ohřeje tím, že jde víc energie do zjevného tepla (Procházka a kol., 1998).

Dvě tělesa stejné teploty mohou pojmout rozdílné množství tepelné energie, která je vyjádřena jako tepelná kapacita (Clarke & Gaston, 2006). Látky, které mají vyšší tepelnou kapacitu, potřebují více tepelné energie, aby došlo k zahřátí. Proto dochází jak k jejich pomalejšímu ohřevu, tak k jejich pomalejšímu ochlazení (Petrík a kol., 1986).

Tepelná kapacita je důležitou součástí tepelné setrvačnosti, která je mírou schopnosti materiálu odolat teplotním změnám. Tepelnou setrvačnost lze vyjádřit následujícím vzorcem:

$$P = \sqrt{k\rho c}$$

kde k představuje tepelnou vodivost,  $\rho$  je hustota a c představuje specifickou tepelnou kapacitu. Tepelná setrvačnost nemůže být měřena přímo. Namísto toho se vypočítává z měření denního a nočního teplotního rozdílu a albeda půdy. Teplota materiálu s nízkou tepelnou setrvačností se během dne výrazně mění, zatímco teplota materiálu s vysokou tepelnou setrvačností se tak zřetelně nemění. Tepelná setrvačnost vzrůstá s rostoucí tepelnou kapacitou, hustotou a tepelnou vodivostí (Kahle a kol., 1984).

Tepelná vodivost tělesa je jeho schopnost rozvádět teplo. Čím větší má látka tepelnou vodivost, tím lépe se v ní šíří teplo. Větší tepelná vodivost tak snižuje teplotu na povrchu. U látek s vyšší tepelnou vodivostí dochází k rychlejšímu odvádění tepla do větších hloubek.



To má za následek menší zahřívání povrchu při přímém slunečním záření. V noci dochází k nahrazování tepla vyzařovaného z aktivního povrchu teplem přiváděným z hlubších vrstev, tím je zabraňováno rychlému ochlazení povrchu (Petřík a kol., 1986).

Existuje velký rozdíl mezi distribucí čistého záření v ekosystémech bez funkční vegetace a ekosystémy se zelenou vegetací dobře zásobenou vodou. Rostliny transportují vodu s živinami z půdy přes své kořeny a stonky do listů, kde dochází k transpiraci (Pokorný, 2010). Vegetace je schopna regulovat výdej vody při transpiraci, a tím ovlivnit množství odpařené vody z biotopu (Brom, 2008). Vegetace s dostatečným množstvím vody je schopna ochladit povrch zvýšením latentního tepelného toku prostřednictvím evapotranspirace. Později na chladnějších místech je při kondenzaci energie uvolňována a dochází k jejich ohřevu (Penman, 1948). Tato schopnost vody je využívána rostlinami k regulaci teploty svého povrchu a výdej vody je regulován prostřednictvím průduchů (Lambers et al., 1998). Vegetační kryt může díky schopnosti regulace výdeje vody ovlivňovat teplotně vlhkostní parametry povrchu. Rostliny a stromy jsou tedy dokonalým klimatizačním systémem (Pokorný a kol., 2006).

Lidská činnost (zemědělství, urbanizace, těžba) přispívá k ničení přírodního a funkčního vegetačního krytu. Výsledkem je ztráta důležitých oblastí kondenzace a otevřenost malého vodního cyklu (Kravčík a kol., 2007). Nedostatek vody vede ke snížení rychlosti evapotranspirace, v důsledku čehož dochází k nárůstu pocitového tepla, nevyváženosti srážek, zrychlené ztráty hmoty a rozkladu (Kravčík a kol., 2007).

Existují jak přímé, tak nepřímé vlivy teploty na vodní cyklus (rozložení a intenzita srážek, zdroj a kvalita vody, hladina vodních ploch), místní a globální klima a ztráta hmoty (Pokorný, 2001). Vodním cyklem je zajišťována disipace solární energie v krajině, kterou lze chápat jako rozptyl či přeměnu jednotlivých enegetických forem na jiné (Prigogine & Stengersová, 2001). Tím se vyvažují teplotní rozdíly, srážky a odtok. Orná půda má vysoké ztráty z důvodu přehřátí a nedostatku vody. Malý vodní cyklus je důležitý pro fungování krajiny a vyžaduje chladnější krajinnou plochu, kde může voda kondenzovat (Pokorný & Květ, 2001). Odvodněná kulturní krajina přeměňuje dopadající sluneční záření ve velké míře na zjevné teplo. Pestrá krajina s vegetací a lokálními mokřady, která je dobře zásobená vodou, využívá většinu dopadající sluneční energie na výpar evapotranspirací. Porosty s vysokou evapotranspirací (mokřady, lesy, vlhké louky) příznivě ovlivňují mikroklima a koloběh vody v krajině (Kravčík a kol., 2007).

## 2.2 Bioklimatologická funkce lesa

Z klimatického hlediska je les unikátním ekosystémem pro svou schopnost vytvářet specifické mikroklima snižující teplotní výkyvy a udržující stabilně vyšší vlhkost vzduchu. Lesy ovlivňují místní a regionální teploty. Díky stínu a snižování transformace energie do zjevného tepla, mohou lesy v lokálním měřítku zůstat během dne mnohem chladnější (Geiger, 2003). Využíváním sluneční energie mohou jednotlivé stromy vytranspirovat stovky litrů vody denně (Ellison a kol., 2017). Při vyšším množství dopadajícího záření se zvyšuje transpirace, a tím i termoregulace, tedy ochrana proti přehřátí. V tropických a mírných oblastech lesy ochlazují zemský povrch. Naproti tomu ve vysokých zeměpisných šířkách, a zejména v zimě, lesy snižují albedo, což přispívá k místnímu oteplování (Lee a kol., 2011; Li a kol., 2015). Při dopadu záření nad určitou hodnotu strom otevírá průduchy ke zvýšení transpirace, a tím dochází ke zvyšování kořenového sání. Strom má tendenci čerpat více vody (Taiz & Zeiger, 2012). Hlavním cílem je vydat přebytečnou energii procesem transpirace a ochladit se. Stromy s hlubšími kořeny jsou schopny udržovat svou funkci chlazení i při dlouhotrvajících vlnách veder (Teuling a kol., 2010; Zaitchik a kol., 2006).

Část záření dopadajícího na listy stromů se odráží, část listy absorbují a část jimi proniká. Pro fyziologické procesy je důležitá schopnost rostliny propouštět (transmitovat) a odrážet záření. Díky těmto schopnostem se rostliny brání přehřátí (Petrík a kol., 1986). Přístup slunečního záření k dřevinám a půdě je usměrňován úpravou zápoje porostu a zvolením správných zásahů, probírkami, volbou složení porostu apod. Vyzařování z povrchu korun je nejintenzivnější, proto dochází k největšímu ochlazování listů v horní části korun a menšímu uvnitř korun (Petrík a kol., 1986). Kvůli pohlcování a rozptýlení záření listy a větvemi stromů bývá v lese přímé i rozptýlené záření při přechodu přes koruny stromů značně oslabené. Pod korunovým zápojem až k povrchu lesní půdy se množství dopadajícího záření podstatně nemění. Kolem 80 % dopadajícího záření se zadrží v horní části korun, na lesní půdu tak dopadá pouze malá část záření, cca 5 % (Petrík a kol., 1986). Množství dopadajícího záření, které proniká k půdě, je závislé na mnoha faktorech, např. na jeho intenzitě, na poloze slunce nad horizontem, druhu dřeviny, stavu olistění, zakmenění, zápoji, věku porostu apod. (Mitscherlich, 1940).

Výsledek působení vnějšího prostředí na vnitřní prostředí, v tomto případě lesa, bývá označováno jako okrajový efekt, Edge effect (Ries a kol., 2004). Se zvyšující se fragmentací krajiny dochází k růstu délky okrajů na úkor vnitřního prostředí. Změny délky okrajů

(ekotonů) reflektují změnu mikroklimatu a živin z vnějšího prostředí do vnitřního, změny v početnosti druhů, změny interakcí druhů, jako je predace, herbivorie, opylení a rozptýlení semen (Harper a kol., 2005). Vnitřní mikroklima lesa je stabilnější v případě, že je okraj lesa přirozený. Pokud je okraj lesa přirozený, dochází k malé výměně vzduchových hmot a také k menšímu pronikání záření do vnitřního prostoru lesa. V případě, že dojde ke vzniku otevřené porostní stěny, zvýší se výměna vzduchových hmot a mikroklima lesa nebude tolik odlišné od okolního prostředí. Hustá vegetace snižuje přichodí sluneční záření, rychlost větru a mnoho druhů disturbance (Chen a kol., 1999), tj. náhlé nevratné změny v systému.

Ve starších porostech intenzita osvětlení klesá od okrajů porostu do hloubky lesa. Okrajovým stromům, kterým se za normálních okolností na volné straně rozkládají větve až k zemi, se dostává nejvíce horního a bočního světla (Petřík a kol., 1986). Okrajový efekt může fungovat jako filtr, například vůči lýkožroutovi.

Kvůli stresu z napadení lýkožrouty nebo na holých plochách dochází ke změnám teplot. Ve studii Hais a Kučera (2008) byly vyhodnoceny změny povrchové teploty ve smrkových lesích rozpadlých po lýkožroutovi a na holých plochách. Pomocí termálního dálkového snímání byla zjištěna rostoucí povrchová teplota smrkového lesa napadeného lýkožroutem. Průměrný nárůst povrchové teploty byl vyšší na holých plochách ( $5,2^{\circ}\text{C}$ ), ve srovnání s rozpadlým smrkovým lesem ( $3,5^{\circ}\text{C}$ ). Existuje několik důvodů pro vyšší povrchovou teplotu na holých plochách ve srovnání s rozpadlým smrkovým lesem. Podle Hais a Kučera (2008) je hlavním důvodem vyšší odraz záření v rozpadlém porostu, zejména bez kůry, v rozpadlém lese. Vyšší odrazivost způsobuje nižší absorpci záření (Jensen, 2000).

Dalším důvodem je očekávaný rozdíl v evapotranspiraci v obou typech oblastí. Pokud je v rozpadlém lese vyšší hustota bylinné vegetace, projeví se to i vyšší transpirací a tím i poklesem teplot. Naopak rostlinná vegetace na holých plochách nedokáže účinně chránit půdu před vysušením a přehřátím. V několika případech jsou ohniska lýkožroutů spojena se suchem (Worell, 1983). Stres suchem vyvolává celkové oslabení stromů a následně větší náchylnost k napadení hmyzem. Jehličnany se liší schopností vyrovnat se se suchem. Díky hlubokým kořenům a ukládání živin a sacharidů jsou dospělé stromy náchylné k úhynu až při velkých a déle trvajících obdobích sucha (Miller & Keen, 1960).

### 2.3 Vliv disturbancí lesa (a změny jeho zdravotního stavu) na změnu teplotního režimu

Disturbance je definována jako náhlá událost, která dlouhodobě mění vlastnosti systému, protože se často připisuje prvek poškození nebo zničení (Rykiel, 1985). Podle Olivera a Larsona (1996) je disturbance lesa definována jako událost, díky níž je k dispozici prostor pro přežívající stromy. Podle Frelicha (2002) jsou disturbance hlavní silou řídící dynamiku většiny lesních ekosystémů na světě. Disturbance často působí rychle a s velkým efektem. Mění fyzickou strukturu nebo uspořádání biotických a abiotických prvků prostředí. Mezi hlavní ekologické disturbance lesa patří požáry, záplavy, vichřice, napadení hmyzem a kácení lesa (Spurr & Barnes, 1973). Často je obtížné určit základní příčinu disturbance. Například při selektivní těžbě dřeva může zhutnění půdy a přímé poranění pozůstalých kmenů vytvářet podmínky příznivé pro šíření patogenů, ke kterému by jinak nedošlo (Waring & Running, 2007).

Přestože mnoho faktorů se může spojit, aby způsobily disturbance, mohou být široce klasifikovány buď jako biotického (kácení lesa, hmyz, patogeny) nebo abiotického původu (požáry, záplavy, polomy). Disturbance způsobené hmyzem jsou přirozenými procesy v lesních ekosystémech a hnací silou jejich dynamiky, což napomáhá udržovat zdravé a heterogenní lesy (Raffa a kol., 2009). Nicméně u mnoha lesních ekosystémů došlo ke zvýšení výskytu, velikosti a frekvence hmyzích disturbancí (Millar & Stephenson, 2015). To vyvolalo obavy týkající se dopadu hmyzích disturbancí na biogeochemické cykly, zejména uhlíkový cyklus, biodiverzitu a ekonomickou hodnotu lesů (Bendert a kol., 2015; Edburg a kol., 2012)

Hmyz se od obratlovců liší ve způsobu detekce hostitelských rostlin. Na rozdíl od ptáků a větších živočichů, kteří jsou závislí na svém zraku, aby rozpoznali květiny a ovoce, hmyz se mnohem více spoléhá na pachy sloučenin, které jsou vypařovány nebo vylučovány rostlinami (Waring & Running, 2007).

Hmyzí disturbance působí v různých prostorových a časových měřítcích, které je třeba vzít v úvahu pro rozvoj holistického chápání jejich dynamiky a následně předpovídat jejich budoucí změny (Raffa a kol., 2008). Sucho, oteplování, oheň a vítr mají negativní vliv na fyziologii stromů a obranu, mohou zvýšit počet stromů, které představují ideální podmínky pro přemnožení lýkožrouta (Wermelinger, 1999). Lýkožrout se pak může stát příčinou jak odumření jednotlivých stromů, tak i rozsáhlých smrkových porostů (Gaylord a kol., 2013; Kindlmann, 2012). V celém stromovém patře může sucho a oteplování snížit fotosyntézu a růst (McDowell, 2011), snížit respiraci, tok pryskyřice (Netherer a kol., 2015) a změnit

syntézu monoterpenů (Raffa, 2014). Se zvyšujícím se věkem porostu, roste riziko napadení lýkožroutem (Miller & Keen, 1960). Infekce kořenovými patogeny může také předurčovat stromy k napadení lýkožroutem tím, že je oslabí. Houba v napadeném smrku zastavuje produkci pryskyřice, tudíž smrk není schopný obrany před lýkožroutem (Berryman, 1976).

Dobbertin (2007) ve své studii zkoumal vztahy mezi variabilitou klimatu, úmrtností stromů a napadení lýkožroutem ve švýcarském údolí Rhony, kde docházelo ke zvyšování úmrtnosti borovice lesní. Úmrtnost související s lýkožrouty se v posledních letech zvýšila souběžně s obdobím nadprůměrných teplot. Je pravděpodobné, že vyšší teploty podporovaly vývoj lýkožroutů, a tím i zvětšení populace (Wermelinger & Seifert, 1999). Teplejší roky se shodovaly s obdobími sucha, které oslabují stromy. Oslabené stromy umožňují lýkožroutům úspěšně se rozvíjet a případně přispívají k následné úmrtnosti stromů (Christiansen a kol., 1987). Stromová úmrtnost a populace lýkožroutů je těsně spojena s dostupností vody. Fyziologické studie ze švýcarského údolí Rhony potvrzují, že borovice lesní uzavírá svá stomata dříve v suchých a teplých dnech, a když je dostupnost vody nízká (Zweifel a kol., 2009). V důsledku silného vodního stresu, strom snižuje délku indukované obranné reakce a snižuje obsah pryskyřice (Croisé & Lieutier, 1993), což usnadňuje napadení lýkožrouty v postižených porostech (Mattson & Haack, 1987).

Se zvýšením populace preferují brouci větší, zdravější stromy kvůli lepší kvalitě lýka, i když jsou tyto stromy lépe chráněny (Boone a kol., 2011). Pokud dostupnost stresovaných stromů omezuje populaci lýkožroutů v endemickém stádiu, může pro zvýšení populace lýkožroutů stačit nárůst stresovaných stromů vyvolaný suchem (Ryan a kol., 2015). Dalším faktorem podporujícím rozvoj lýkožroutů může být zvyšující se tolerance k monoterpenům se zvyšující se jejich populací (Wallin & Raffa, 2004). Když se počty jedinců začnou zvyšovat, generace mohou tolerovat a přemoci stromy s lepší obranou (Ryan a kol., 2015).

Zdravé stromy mají obranné mechanismy na několika úrovních, aby se zabránilo napadení lýkožrouty před úspěšným založením potomstva. První úroveň obrany je, když se uložená pryskyřice uvolní po pokusu o průnik do kůry. To se označuje jako primární, předem vytvořená odolnost (Paine a kol., 1997). Když je primární odolnost vyčerpána, je nahrazena indukovanými obrannými mechanismy. Tato druhá úroveň obrany stromu zahrnuje změnu místního metabolismu kolem vstupního otvoru. Dochází k produkci obranných chemických látek, které zhoršují kvalitu potravy pro lýkožrouta, a tím i vznik potomstva (Rhode a kol., 1996). Třetí obranná úroveň je systémová změna v celém metabolismu stromu. Ta vede ke snížené produkci sacharidů, ale také ke zvýšené produkci bílkovin, které jsou

potřebné pro obranu. Toto zhoršení kvality výživy narušuje vznik jiných potomstev lýkožroutů (Wermelinger, 2004). V poslední obranné fázi, kdy jsou hustoty napadení vysoké, reaguje smrk na ránu tím, že se nově vytvoří tkáň peridermu, druhotné kůry, a pryskyřice. Úspěšné založení lýkožrouta je považováno za uskutečněné ve dvou po sobě jdoucích krocích. Nejprve jsou obranné mechanismy stromu vyčerpány průkopnickými lýkožrouty a následně nastupuje konečná kolonizace stromu (Lieutier, 2002).

### ***Životní cyklus lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) a riziko napadení lesních porostů***

Mnoho druhů lýkožroutů, které mají význam v kontextu režimů lesních disturbancí, se množí ve floémové vrstvě živých a mrtvých stromů a u živých stromů narušují transport vody a živin, prostřednictvím zavlečení houbových patogenů (Senf a kol., 2017).

Různé druhy lýkožroutů napadají širokou škálu druhů jehličnanů. Samičky lýkožroutů vybírají náchylné stromy na základě přítomnosti terpenů, které jsou generovány jehličkami ve vzrůstajícím množství při zvyšování teplot (Christiansen a kol., 1987). Lýkožrouti kladou svá vajíčka do galerií vyhloubených ve floému, kambiu a bělovém dřevě. Úspěšná produkce potomstva závisí na úmrtí těchto tkání. Většina druhů lýkožroutů se může množit ve stromech, které vykazují silný úpadek nebo jsou již mrtvé, a proto pouze podporují rozklad a mineralizaci (Waring & Running, 2007). Při příznivých podmínkách, v oblasti temperátních lesů se během roku mohou vyvinout dvě až tři generace lýkožrouta smrkového (Skuhřavý, 2002).

Vývoj lýkožrouta probíhá ve vodivých pletivech, do kterých jsou brouci lákáni feromony, které vylučují jedinci téhož druhu (Hietz a kol., 2005). Jedná se především o alfa-pinen, v menším množství jsou samci lýkožrouta lákáni i dalšími monoterpeny, které jsou uvolňovány z nemocných či padlých stromů (Lindelöw a kol., 1992; Skuhřavý, 2002). Poté, co samci vyhledají vhodný strom, vyhloubí pod kůrou tzv. snubní komůrky, kam jsou produkcí agregačních feromonů přilákány samičky. Kromě samiček jsou prostřednictvím feromonů na strom přilákáni i samci. Po spáření začnou samičky hloubit mateřské chodby, na jejichž strany kladou vajíčka (Wermelinger, 2004). Po vylíhnutí a vývoji larev nastupuje období kukly, které trvá v průměru 8 dní. Vylíhlí brouci prodělávají tzv. zralostní žír přímo v místě vylíhnutí, nebo po přeletu na jiné, náhradní místo. Celkový vývoj zavrtání rodičovského samce až po ukončení zralostního žíru probíhá 6 – 10 týdnů. Jarní rojení začíná většinou na přelomu dubna a května, letní rojení lze zaznamenat od poloviny června do počátku srpna (Doležal a kol., 2007).

Rozhodujícím faktorem, který ovlivňuje vývoj lýkožrouta, je teplota (Wermelinger, 2004). Ta je důležitá především kvůli hmyzu závislém na přísunu tepla z okolí

(Skuhřavý, 2002). Pohyb a žír lýkožrouta je možné pozorovat již při teplotách 5 - 10,5°C (Merker, 1957). Podobné teplotní rozmezí jako pro pohyb dospělců se pohybují i spodní vývojové prahy jednotlivých stádií. Wermelinger a Seifert (1998) ve své studii uvádějí vývojové prahy 10,6°C pro vajíčka, 8,2°C pro larvy a 9,9°C pro kukly. Samotná produkce vajíček je závislá na teplotě alespoň 11,4 °C. Pro reprodukci je optimální teplota 28,9°C (Wermelinger, 2004).

Vlivem dopadajícího slunečního záření může dojít k odlišnosti teploty lýka od teplot vzduchu. Je tedy možný vývoj nedospělých stádiích až do zimy v případě, že nedojde k jejich úhynu zapříčiněném dlouhotrvajícími nízkými teplotami (Doležal a kol., 2007). Lýkožrout smrkový zimuje především pod kůrou stromů, kde se vylíhli jedinci, ostatní v hrabance. (Doležal a kol., 2007). Padlé kmeny jsou schopny zajišťovat stálé teploty kolem 0°C díky izolačním vlastnostem sněhu. Tím je sníženo riziko vymrzání lýkožroutů, jelikož jsou schopni přežít tuto teplotu bez patrných projevů vyšší mortality. Lýkožrouti jsou schopni přežít v počátečních fázích diapauzy, jenž je fyziologický stav, v němž brouci přechávají zimní období o teplotách kolem -10°C (Wermelinger & Seifert, 1998).

V létě je teplota důležitým faktorem především pro rozvoj lýkožrouta a jeho let (Berec a kol., 2013). Spodní teplotní hranici pro let je 16,5°C a optimální teplota je 22°C – 26°C (Funke & Petershagen, 1994). Rojení velmi závisí na slunečním záření. I při krátkodobém slunečním záření vylétlo více lýkožroutů, než během období bez slunečního svitu (Lobinger & Skatulla, 1996). Letová činnost má horní teplotní hranici 30,8°C (Lobinger, 1994).

#### **2.4 Reakce lesních porostů na akutní a chronický stres**

Fyziologický stav dřevin je ovlivňován řadou faktorů prostředí a jejich vzájemnou interakcí. Působením stresového faktoru dochází k vyvolání změn a významnému odchýlení od optimálních podmínek pro život organismu. Takové změny bývají zpočátku vratné, ale mohou být i trvalé či letální (Larcher, 2003). Průběh stresové reakce je závislý na délce a intenzitě působení stresového faktoru a na schopnosti adaptace organismu. Když stresový faktor začíná působit, dochází k akutnímu poškození a spuštění tzv. poplachové fáze, kdy začíná syntéza různých obranných látek. Poté následuje restituční fáze stresové odezvy, jedná se o změny metabolické a mikroskopické, a v případě nadále působícího stresového faktoru, se mění akutní poškození na chronické (Albrechtová a kol., 2017). V této fázi může rostlina přežít řadu let v závislosti na délce a intenzitě působení stresového faktoru. Pokud stresový

faktor působí neustále, dojde k nevratným změnám, např. nekrotickým listovím, opadu, znovu nahrazení listovím a postupnému energetickému vyčerpání až odumření rostliny. Ale i v případě, že stres působí dlouhodobě, dokáže se rostlina adaptovat a být rezistentní (Albrechtová a kol., 2017).

Stresový faktor působí na dřeviny přímo přes nadzemní část stromu, nebo nepřímo přes kořenový systém, příjem živin, vody, patogenní houby a jiné. Primárním poškozením, atmosférickým znečištěním, teplotou či větrem, dochází k poškození povrchových vrstev jehlic a mezofylových buněk v okolí průduchů. Působením stresového faktoru se urychlí stárnutí jehlic a degradace epikutikulárního vosku (Shepherd & Griffiths, 2006). Poškození pokožky jehlic navíc zvyšuje riziko houbové infekce, napadení parazity, patogeny a citlivost k abiotickým faktorům (Turunen & Huttunen, 1990). Také dochází k poruše funkce průduchů, snížení transpirace a příjmu CO<sub>2</sub> (Esch & Mengel, 1998). Sekundárním působením stresového faktoru je ovlivněn příjem vody a živin. To vede k narušení mykorrhizy, kořenového systému a následně k poruše výživy stromů.

Primární a sekundární poškození rostlin může být akutní nebo chronické (Larcher, 2003). Akutní poškození způsobuje nevratné změny v buňkách a pletivech, například plošné nekrotiky orgánů a pletiv, které mohou vést až k odumření celé rostliny. Koncentrace škodlivin, která způsobuje akutní poškození je označována za kritickou koncentraci. V případě dlouhodobého působení stresové zátěže způsobené nižší než kritickou koncentrací dané škodliviny, se přechodné poruchy metabolismu mění v chronické poškození s nevratnými důsledky (Larcher, 2003).

Abiotický stres vzniká vlivem klimatických extrémů, například suchu, teple, zimě, mrazu, slunečnímu záření aj. K předcházení stresu musí být uzpůsobené vnitřní podmínky, kdy rostlinné buňky nejsou stresované, i když vnější podmínky jsou stresující. Například schopnost stromu se ochlazovat díky transpiraci a předcházet usychání pomocí zásoby vody (Shepherd & Griffiths, 2006). Odolnost vůči suchu a odolnost vůči vysokým teplotám jsou často spojovány. Stejně tak jako odolnost vůči mrazu a odolnost vůči buněčné dehydrataci.

Při extrémním nedostatku vody a při vysoké teplotě se stomata uzavírají a klesá stomatální vodivost, naopak nízkou koncentrací CO<sub>2</sub> se stomata otevírají (Shepherd & Griffiths, 2006; Bengtson a kol., 1978). U dřevin je otevírání stomat závislé na záření, stomata se otevírají či zavírají podle toho, zda je den nebo noc. Ve dne jsou stomata otevírány a v noci jsou naopak zavírány. V noci fotosyntéza neprobíhá, a proto strom nepotřebuje přijímat CO<sub>2</sub>, stomatální štěrbinová je tedy velmi malá a tím zabraňuje ztrátám vody.



Stomata se otevírají za slunečného rána, kdy je v půdě i v atmosféře dostatek vody a dřeviny začínají být fotosynteticky aktivní, poptávka po CO<sub>2</sub> je oproti noci vysoká. Ve dne dochází při transpiraci k velkým ztrátám vody, v případě, že je zdroj vody dostatečný, zůstávají stomata otevřená ve prospěch fotosyntézy a vzniku fotosyntetických produktů nezbytných pro růst a reprodukci stromu (McDowell a kol., 2008). Smrk je isohydrická rostlina a v případě, že je voda méně dostupná, stomata budou přivřená, nebo zůstanou úplně uzavřená, aby se ubránila dehydrataci. Uzavřením stomat ale dochází ke strádání z nedostatku příjmu uhlíku v důsledku pokračujícího metabolického požadavku na sacharidy. Strádání nedostatkem uhlíku zvyšuje útoky lýkožrouta, například v důsledku nízké produkce obranných látek na bázi uhlíku, jako je pryskyřice a zvýšeným uvolňováním těkavých látek, které přitahují lýkožrouta ke stresujícímu se stromu. (McDowell a kol., 2008; Kelsey, 2001).

Z hlediska zdravotního stavu rostlin je rozhodující jejich stav kořenového systému (Janovský & Cudlín, 2002). Nefunkční kořenový systém je způsoben především vodním stresem, který je jednou z hlavních příčin chřadnutí dřevin. Strom jako živý organismus dokáže rozpoznat nedostatek vody a je schopný aktivovat ochranné mechanismy. Během několika minut reaguje na nedostatek vody v půdě a především v pletivech uzavíráním stomat, což má za cíl snížit a omezit transpiraci. V případě, že sucho přetrvává několik týdnů, strom začne investovat do svého kořenového systému a současně omezovat listovou plochu. Tím dojde k podpoře orgánů absorbujících vodu, tedy kořenů a omezení příjmu do částí, které vodu vydávají, tedy do listů (Canadell a kol., 1996; Procházka, 1998). Množství vody uložené v kořenové zóně často určuje, zda porost stromů může během sucha pokračovat v růstu, nebo zda je pravděpodobnější zvýšení jeho úmrtnosti (Waring & Running, 2007). Kvůli častěji vyskytujících se suchých období nejsou rostliny schopné vytvářet dostatek obranných látek. Aby rostlina přežila, je podstatné, aby nedošlo k jejímu energetickému vyčerpání a oslabení obranných mechanismů, kdy strom není schopný vytvářet obranné látky. V důsledku nedostatku vody a při snížené tvorbě obranných látek může dojít k přemnožení např. lýkožrouta či původců houbových chorob (Janovský & Cudlín, 2002).

### 3 CÍL PROJEKTU

- Identifikovat teplotní změny vybraných smrků v důsledku experimentálního napadení lýkožroutem.
- Sledovat vývoj teplot po napadení v čase.

### 4 HYPOTÉZY

- **Hlavní hypotéza:** Teplota napadených stromů se bude zvyšovat především v odpoledních hodinách v důsledku poklesu transpirace (Teplota povrchu napadených smrků bude růst s mírou defoliace)
  - **Dílčí hypotéza (A):** V odpoledních hodinách dochází k největšímu dopadu slunečního záření, proto budou největší rozdíly mezi transpirujícími stromy a odumřelými stromy bez schopnosti transpirace.
  - **Dílčí hypotéza (B):** U izohydrických rostlin, kam patří i smrk, dojde i u živých stromů kolem poledne k poklesu transpirace, uzavřením průduchů, což povede ke snížení rozdílu mezi živými a odumřelými smrkami. Největší teplotní rozdíl se pak posune do doby maximální transpirace.

## 5 NÁVRH EXPERIMENTU

### 5.1 Úvod

Je známo, že zdravotní stav smrku je ovlivňován působením vnějších faktorů. Mezi tyto faktory patří i působení lýkožrouta smrkového, který zhoršuje zdravotní stav smrku, který může vést až k jeho mortalitě. Napadení smrků lýkožroutem je často spojováno s vysokými teplotami. Vysoké teploty působí negativně na fyziologii stromu a tím dochází ke snížení obranyschopnosti smrku vůči napadení lýkožroutem, což má za následek snížení schopnosti transpirovat, přehřátí a následnou smrt (Wermelinger & Seifert, 1999; Christiansen a kol., 1987). Identifikace teplotních změn u napadených stromů může být dalším zdrojem informací o rozsahu a míře poškození porostu.

Tento projekt může sloužit ke včasnému odhalení napadení smrku lýkožroutem smrkovým a zabránit tak jeho dalšímu šíření.

### 5.2 Metodika

Pro identifikaci teplotních změn smrků napadených lýkožroutem bude nejprve vybrána vhodná lokalita, na které bude vyměřena výzkumná plocha o velikosti 1 ha, na níž se budou vyskytovat pouze živé smrky. Na výzkumné ploše bude náhodně vybráno devět smrků v podobné kondici a stáří 80 – 100 let na základě porostní mapy. Vybrán bude relativně rozvolněný porost smrku, který není napaden lýkožroutem ani jinými škůdci. Sledovaná plocha bude v rovinném terénu, aby dron snímající data v horizontální rovině, snímal ve stejném prostorovém rozlišení.

Kmen každého z vybraných smrků bude aktivně napaden lýkožrouty. Trojice stromů budou napadeny stejným počtem lýkožroutů smrkových. V první variantě budou použity dva tisíce, v druhé variantě tři tisíce a ve třetí variantě čtyři tisíce lýkožroutů. Použití lýkožrouti budou získáni z feromonových lapačů. Kmeny vybraných stromů budou ve stejné výšce obaleny uhelónovou sítí, aby se předešlo šíření lýkožroutů. Ochranný obal z uhelónové sítě bude otevíratelný pomocí suchého zipu a upevněn na strom pomocí pružného upínacího popruhu a utěsněný silikonem. Díky suchému zipu bude umožněn snadnější přístup ke kmeni stromu, síť rozepnout, nasypat na kmen lýkožrouty a zase síť uzavřít, aniž by došlo k úniku lýkožroutů do okolí.

Pro snímání termálních dat napadených a nenapadených stromů budou využity bezpilotní prostředky v podobě dronu, konkrétně dronu DJI Matrice 600, s nainstalovanou termovizní kamerou Workswell WIRIS 640 (Obr. 1) v hodnotě 650 000 Kč, která bude

zapůjčena z Přírodovědecké fakulty Jihočeské univerzity. Tato termokamera byla vybrána z důvodu dobrých technických parametrů důležitých pro snímání termálních dat, konkrétně teplotní citlivosti  $0,05^{\circ}\text{C}$ . Dron bude snímat data ve výšce 10 m nad porostem. Snímání termovizních dat bude několikrát denně, a to v 10:00, 11:00, 12:00, 13:00, 14:00, 15:00, 16:00. Mezi stromy budou na zem umístěny georeferenční pevné body, které budou později důležité při zpracování dat.

Pro vyhodnocení dat budou dílčí snímky z jednoho data sloučeny do jedné mozaiky, při čemž pomohou pevné georeferenční body. Vzhledem k tomu, že teploty odrážejí atmosférické podmínky, musí být jejich hodnoty normalizovány do relativní škály. Následně se vrstvy ze všech snímaní se poskládají na sebe a vyextrahují se z nich data. Z časových řad bude vyhodnocena změna teplot v důsledku napadení.



Obr. 1: Termální kamera instalovaná na dron (foto *M.Novák*).

### 5.3 Časový harmonogram

Příprava experimentu proběhne v jarním období, kdy se bude řešit rešeršní činnost, výběr vhodné výzkumné plochy, nákup materiálu potřebného pro uskutečnění experimentu. Získání lýkožroutů bude probíhat v jarním letu lýkožroutů, kdy na lokalitě dosáhnou odpolední teploty vzduchu 20°C. V podmínkách Šumavy toto období připadá na druhou polovinu května až začátek června. V této době bude provedeno i kalibrační měření na vybrané lokalitě. Terénní experiment zahrnující přípravu aktivního napadení stromů a snímání dat proběhne v květnu a červenci. Zpracování a vyhodnocení dat bude probíhat v srpnu a září.

Tab. I: Harmonogram prací na projektu.

|                          |                           | Měsíc |     |    |     |      |       |     |
|--------------------------|---------------------------|-------|-----|----|-----|------|-------|-----|
|                          |                           | III.  | IV. | V. | VI. | VII. | VIII. | IX. |
| Příprava projektu        | Rešeršní činnost          | ■     | ■   | ■  |     |      |       |     |
|                          | Výběr lokality            | ■     |     |    |     |      |       |     |
|                          | Nákup materiálu           | ■     | ■   |    |     |      |       |     |
| Získání dat              | Získání lýkožroutů        |       | ■   | ■  |     |      |       |     |
|                          | Terénní experiment        |       |     | ■  |     | ■    |       |     |
| Zpracování získaných dat | Georeferencování dat      |       |     |    |     |      | ■     |     |
|                          | Radiometrické úpravy      |       |     |    |     |      | ■     |     |
|                          | Statistické vyhodnocování |       |     |    |     |      |       | ■   |
|                          | Sepsání výsledků          |       |     |    |     |      |       | ■   |

### 5.4 Finanční náklady

Položka plat pracovníkům, která je vyčíslena na 100 000 Kč zahrnuje 3 pracovníky, a to technika, terénního pracovníka a řešitele (zpracovatele dat). Technik bude mít na starosti správu technického vybavení (termokamery a dron), kalibrační měření a snímání termálních dat. Terénní pracovník obstará sběr lýkožroutů z feromonových pastí a přípravu aktivního napadení vybraných smrků. Řešitel bude kromě zadávání práce technikovi a terénnímu pracovníkovi také psát rešerši a zpracovávat výstupní data. Přibližně je počítáno 45 hodin práce na každého pracovníka.

Položka vybavení v hodnotě 163 000 Kč zahrnuje dron DJI Matrice 600, uhelónové síťe a drobný technický materiál jako například pružné upínací popruhy, silikon, nádoby pro přepravu lýkožroutů.

Tab. II: Finanční rozvaha projektu.

| Položka          |                           | Cena (Kč)      |
|------------------|---------------------------|----------------|
| Plat pracovníkům | Technik                   | 25 000         |
|                  | Terénní pracovník         | 30 000         |
|                  | Řešitel – zpracovatel     | 45 000         |
| Vybavení         | Dron DJI Matrice 600      | 160 000        |
|                  | Uhelonové sítě            | 2 000          |
|                  | Drobný technický materiál | 1 000          |
| <b>Celkem</b>    |                           | <b>263 000</b> |

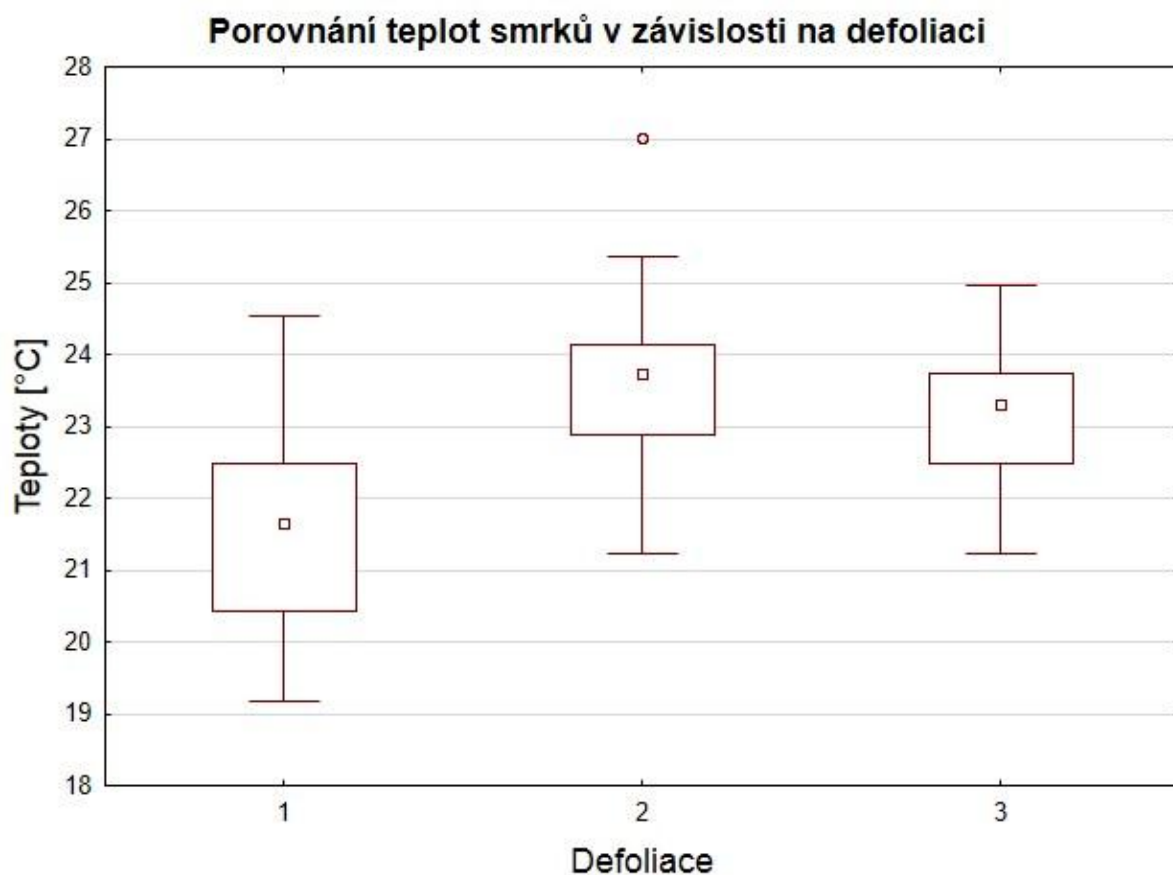
### 5.5 Předběžné výsledky

Cílem této práce bylo porovnat teploty vybraných smrků v důsledku napadení lýkožroutem smrkovým a následné defoliace. Hypotézou je, že teploty napadených smrků se budou zvyšovat se zvyšujícím se stádiem defoliace.

Za pomoci získaných dat, která byla snímána termovizní kamerou 5.8.2018 v 10:00 v oblasti Radvanovického hřbetu nedaleko Stožce, jsem vytvořila graf, kde jsem srovnávala teploty stromů v závislosti na míře defoliace smrků. Výsledky jsem testovala v programu Statistica pomocí metody analýza variance (ANOVA).

Z grafu (Obr. 2), který porovnává teploty smrků, můžeme sledovat rozdíly v těchto teplotách mezi stádii defoliace, kde 1 = mírná defoliace, 2 = střední defoliace, 3 = úplná defoliace. Určení míry defoliace je pouze orientační na základě interpretace snímků z RGB kamery. Tento rozdíl vyšel statisticky průkazný při testování metodou analýzy variance (ANOVA),  $F(2, 113) = 45, p < 0,05$ . Pomocí Tukeyho testu byly mezi sebou porovnány míry defoliace. Stromy ve stádiu mírné defoliace vykazují nejnižší teploty a liší se od stromů ve stádiu střední a úplné defoliace na hladině významnosti  $p < 0,05$ . Naopak stromy ve stádiu střední a úplné defoliace se mezi sebou příliš neliší na hladině významnosti  $p = 0,172$ .

Tyto předběžné výsledky, získané pomocí jednoduchého testu, jsou sice pouze orientační, ale na jejich základě bude možné podrobnějšími testy prokázat hlavní hypotézu tohoto projektu.



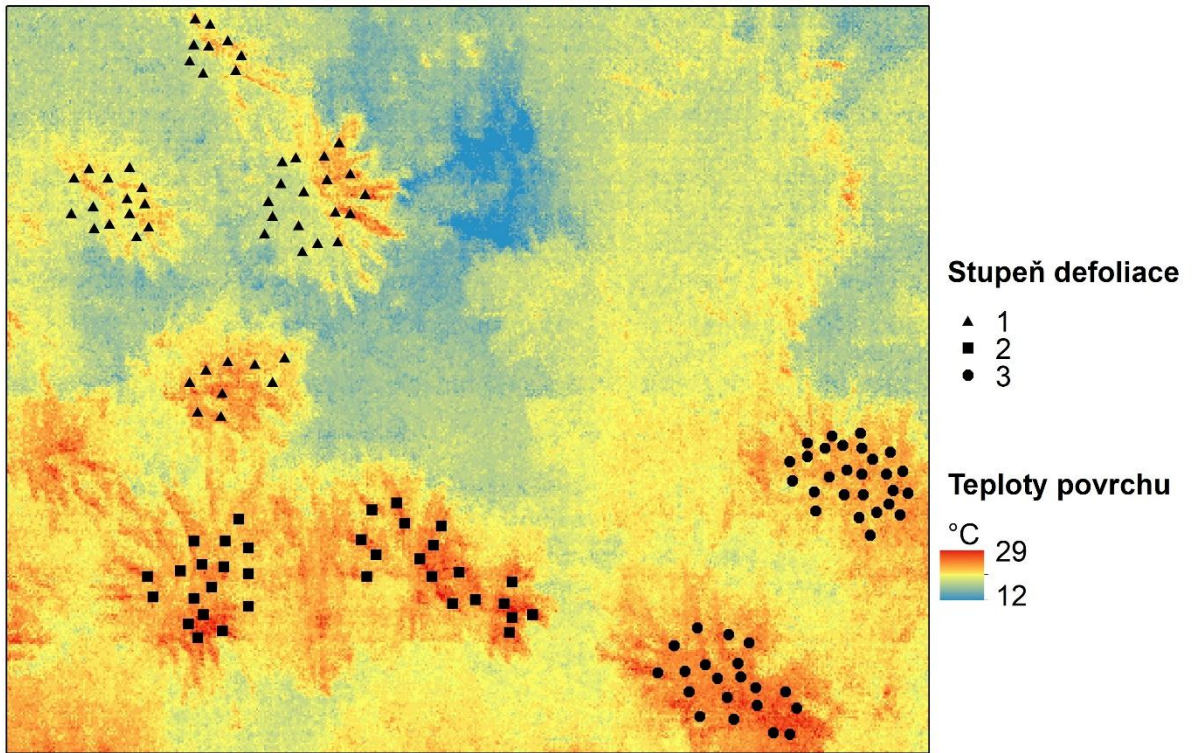
Obr. 2: Porovnání závislosti teploty smrku na míře defoliace.

Na snímku (Obr. 3), který je pořízen z dronu RGB kamerou, jsou zachyceny smrky na lokalitě České Žleby, které se nacházejí v různých stádiích defoliace. Termálním snímkem (Obr. 4), který je pořízený termální kamerou, zachycuje tytéž stromy a jsou na něm lépe vidět rozdílná stádia defoliace a teploty smrků.



Obr. 3: Snímek z dronu zachycující smrky v různých stádiích defoliace.





Obr. 4: Termální snímek zachycující smrky v různých stádiích defoliace.



## 6 ZÁVĚR

Předběžné výsledky této práce ukázaly, že u smrků, které jsou napadené lýkožroutem smrkovým, dochází ke zvyšování jejich teploty v důsledku defoliace. Největší rozdíl mezi teplotami je viditelný mezi mírným a středním stádiem defoliace. Smrky se středním stádiem defoliace vykazují větší stres a ztrátu schopnosti transpirace oproti smrkům s mírnou defoliací. Teploty smrků středního a úplného stádia defoliace se mezi sebou příliš neliší.

Tato práce může posloužit jako další informace pro včasnou detekci napadených stromů lýkožroutem smrkovým. V důsledku toho lze zlepšit ochranu hospodářských lesů s aktivním managementem. Finanční škody, které jsou způsobené šířením lýkožrouta smrkového v hospodářských lesích budou sníženy.

## 7 LITERATURA

Ahrens, C. D., 2008: Essentials of Meteorology: An invitation to the atmosphere. Belmont CA: Brooks/Cole. ISBN: 978-0-495-11558-8.

Albrechtová, J., Krupková, L., Campbell, P. K. E. a kol., 2017: Metody hodnocení fyziologického stavu smrkových porostů. Česká geografická společnost, Praha. ISBN: 978-80-905642-9-9.

Baier, P., 1996: Defence reactions of Norway spruce (*Picea abies* Karst) to controlled attacks of *Ips typographus* (L.) (Col Scolytidae) in relation to tree parameters. J. Appl. Entomol. 120, 587–593.

Baier, P., Führer, E., Kirisits, T., Rosner, S., 2002: Defence reactions of Norway spruce against bark beetles and the associated fungus *Ceratocystis polonica* in secondary pure and mixed species stands. For. Ecol. Manag. 159, 73–86.

Bednář, J., 2003: Meteorologie: Úvod do studia dějů v zemské atmosféře. Portál, Praha. 119-129. ISBN: 80-7178-653-5.

Bengtson, C., Larsson, S., Liljenberg, C., 1978: Effect of water stress on cuticular transpiration rate and amount and composition of epicuticular wax in seedlings of six oat varieties. Physiologia Plantarum 44: 319-324.

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.

Berryan, A. A., 1976: Theoretical explanation of mountain pine beetle dynamics in lodgepole pine forests. Environ. Entomol., 5: 1225-1233.

Bonan, G. B., 2008: Forests and climate change: Forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. 1444-1445.

Boone, C. K., Aukema, B. H, Bohlmann, J., Carroll, A. L., Raffa, K. F., 2011: Efficacy of tree defense physiology varies with bark beetle population density: a basis for positive feedback in eruptive species. Canadian Journal of Forest Research 41: 1174–1188.

Brom, J., 2008: Úloha vegetace v kulturní krajině ve vztahu k disipaci sluneční energie. Disertační práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta.

Canadell, J., Jackson, R. B., Ehleringer, J. R., Mooney, H. A., Sala, O. E., Schulze, E. D., 1996: Maximum rooting depth of vegetation types at the global scale. Oecologia. 108, 583 - 595.

- Chen, J., Saunders, S. C., Crow, T. R., Naiman, R. J., Brosofske, K. D., Mroz, G. D., Brookshire, B. L., and Franklin, J. F., 1999: Microclimate in forest ecosystem and landscape biology. *BioScience* 49:288-297.
- Christiansen, E., Waring, R. H., Berryman, A. A., 1987: Resistance of conifers to bark beetle attack: searching for a general relationship. *For. Ecol. Manage.* 22, 89–106.
- Clarke, A., Gaston, K. J., 2006: Climate, energy and diversity. *Proceedings of the Royal Society B* 273, 2257-2266.
- Croisé, L., Lieutier, F., 1993: Effects of drought on the induced defence reaction of Scots pine to bark beetle associated fungi. *Ann. For. Sci.* 50, 91–97.
- Dobbertin, M., Wermelinger, B., Bigler, C., Bürgi, M., Carron, M., Forster, B., Gimmig U., Rigling, A., 2007: Linking increasing drought stress to Scots pine mortality and bark beetle infestations. *The Scientific World Journal* 7: 231-239.
- Doležal, P., Sehna, 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.
- Ellison a kol., 2017: Trees, forests and water. Cool insights for a hot world. 51-61.
- Esch, A., Mengel, K., 1998: Combined effects of acid mist and frost drought on the water status of young spruce trees (*Picea abies*). *Environmental and Experimental Botany*, 39, 1, 57-65.
- Funke, W., Petershagen, M., 1994: Zur Flugaktivität von Borkenkäfern. *Jahresber. Naturw. Ver. Wuppertal* 47, 5–10.
- Gaylord M. L., Kolb T. E., Pockman W. T., Plaut J. A., Yezpe E. A., Macalady A. K., Pangle R. E., McDowell N. G. 2013: Drought predisposes pinon–juniper woodlands to insect attacks and mortality. *New Phytologist* 198: 567–578.
- Geiger, R., Aron, R. H., Todhunter, P., 2003: *The climate near the ground*, Rowman and Littlefield Publishers, Lanham, MD, USA. ISBN: 0-7425-1857-4.
- Hais, M., Kučera, T., 2008: Surface temperature change of spruce forest as a result of bark beetle attack: remote sensing and GIS approach, 1-9.
- Harper, K. A., S. E. Macdonald, P. J. Burton, J. Chen, K. D. Brosofske, S. C. Saunders, E. S. Euskirchen, D. Roberts, M. S. Jaiteh, and P. Esseen., 2005: Edge influence on forest structure and composition in fragmented landscapes. *Conservation Biology* 19:768-782.

- Hesslerová, P. a kol., 2013: Daily dynamics of radiation surface temperature of different land cover types in a cultural landscape: Consequences for the local climate. 145-154.
- Hietz, P., Baier, P., Offenthaler, I., Fürher, E., Rosner, S. & Richter, H., 2005: Tree temperatures, volatile organic emissions, and primary attraction of bark-beetles. *Phyton* (Horn, Austria). 1-12.
- Janovský, L., Cudlín, P., 2002: Dopad klimatické změny na zdravotní stav smrkových porostů středohor. *Lesnická práce*, 81, 3, 106-107.
- Kahle, A. B., Schieldge, J. P. and Alley, R. E. 1984. Sensitivity of thermal inertia calculations to variations in environmental factors. *Remote Sensing Env.* 16: 211–232.
- Kalkstein, L. S., 1976: Effects of climatic stress upon outbreaks of the southern pine beetle. *Environ. Entomol.*, 5: 653-658.
- Kelsey, R. G., 2001: Chemical indicators of stress in trees: Their ecological significance and implication for forestry in Eastern Oregon and Washington. *Northwest Science* 75: 70–76.
- Kindlmann, P., Matějka, K., Doležal, P., 2012: *Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody*. Karolinum, Praha. ISBN: 978-80-246-2155-5.
- Kravčík a kol., 2007: Water for the recovery of the climate – A new water paradigm. 14-15, 17-18.
- Lambers, H., Chapin III F. S., Pons, T. L. (Eds), 1998: *Plant physiological ecology*. Springer - Verlag, New York.
- Larcher, W., 2003: *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. Springer Science & Buisness Media. ISBN: 978-3-540-43516-7.
- Lee, X., Goulden, M. L., Hollinger, D. Y. a kol., 2011: Observed increase in local cooling effect of deforestation at higher latitudes. *Nature* 479, 384–387.
- Li, Y., Zhao, M., Motesharrei, S., Mu, Q., Kalnay, E., Li, S., 2015: Local cooling and warming effects of forests based on satellite observations. *Nat. Commun.* 6, 6603.
- Lieutier, F., 2002: Mechanisms of resistance in conifers and bark beetle attack strategies. In: Wagner, M. R., Clancy, K. M., Lieutier, F., Paine, T. D. (Eds.), *Mechanisms and Deployment of Resistance in Trees to Insects*, Kluwer Academic Publishers, Netherlands. 31–77.
- Lindelöw, A., Risberg, B., Sjödin, K., 1992: Attraction during flight of scolytids and other bark – and wood-dwelling beetles to volatiles from fresh and stored spruce wood. *Canadian Journal of Forest Research* 22: 224-228.

- Lobinger, G., 1994: Die Lufttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten, *Ips typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). *Anz. Schädl.kd. Pflanzenschutz Umweltschutz* 67, 14–17.
- Lobinger, G., Skatulla, U., 1996: Untersuchungen zum Einfluss von Sonnenlicht auf das Schwärmverhalten von Borkenkäfern. *Anz. Schädl.kd. Pflanzenschutz Umweltschutz* 69, 183–185.
- Mattson, W. J. and Haack, R. A., 1987: The role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *BioScience* 37, 110–118.
- McDowell N. G., 2011: Mechanisms linking drought, hydraulics, carbon metabolism, and vegetation mortality. *Plant Physiology* 155: 1051–1059.
- Miller, J. M., Keen, F. P., 1980: *Biology and control of the Western pine beetle*. USDA, Washington, DC, 138 pp.
- Mitscherlich, G., 1940: Das Forstamt Dietzhausen. *Z.f.Forst-u. Jagdwes.* 72, 149-188.
- Netherer, S., Matthews, B., Katzensteiner, K., Blackwell, E., Henschke, P., Hietz, P. a kol., 2015: Do water limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? *New Phytologist* 205: 1128–1141.
- Paine, T. D., Raffa, K. F., Harrington, T. C., 1997: Interactions among scolytid bark beetles, their associated fungi, and live host conifers. *Ann. Rev. Entomol.* 42, 179–206.
- Penman, H. L., 1948: Natural evaporation from open water, bare soil and grass. *Proc. R. Soc. A: Math. Phys.* 193, 120-145.
- Petrík, M., Havlíček, V., Uhrecký, I. ., 1986: *Lesnícka bioklimatológia. Príroda*, Bratislava. 37-38, 64-66. ISBN: 64-044-86.
- Pokorný, J., 2001: Dissipation of solar energy in landscape-controlled by management of water and vegetation. *Renewable Energy* 24, 641-645.
- Pokorný, J., 2010: Solar energy dissipation and temperature control by water and plants. *Distribution of solar energy in ecosystems*, 315-316.
- Pokorný et. al., 2006: The role of vegetation in water cycling and energy dissipation. The role of water for temperature distribution in the ecosystem, 7.

Pokorný, J., Květ, J., 2001: Úloha mokřadů v koloběhu energie, vody, živin, uhlíku a těžkých kovů v krajině. In Háek, T., Rynda, I. (Eds): Lidé a ekosystémy. Centrum pro otázky životního prostředí UK v Praze a Společnost pro trvale udržitelný život s podporou MŤP, Praha.

Prigogine, I., Stengersová, I., 2001: Řád z chaosu. Mladá fronta, Praha.

Procházka, S., Macháčková, I., Krekule, J., Šebánek, J. a kol., 1998: Fyziologie rostlin. Vodní režim rostlin. Academia Praha. 55, 75-76. ISBN: 80-200-0586-2.

Raffa, K. F., 2014: Terpenes tell different tales at different scales: glimpses into the chemical ecology of conifer–bark beetle–microbial interactions. *Journal of Chemical Ecology* 40: 1–20.

Rohde, M., Waldmann, R., Lunderstaadt, J., 1996: Induced defence reaction in the phloem of spruce (*Picea abies*) and larch (*Larix decidua*) after attack by *Ips typographus* and *Ips cembrae*. *For. Ecol. Manag.* 86, 51–59.

Ries, L., Fletcher, R. J. (Jr.), Battin, J. et Sisk T. D., 2004: Ecological responses to habitat edges: Mechanisms, models, and variability explained. – *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Palo Alto, 35: 491–522.

Ryan, M. G., Sapes, G., Sala, A. and Hood, S. M., 2015: Three physiology and bark beetles. *New Phytologist* 205: 955–957.

Rykiel, E. J. (Jr.), 1985: Towards a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology* 10: 361-365. Department of Range Science, Texas A&M University, College Station, Texas, 778423-2126, USA.

Shepherd, T., Griffiths, D. W., 2006: The effects of stress on plant cuticular waxes, *New Phytologist*, 171, 3, 469-499.

Skuhřavý, V., 2002: Lýkožřout smřkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. *Der Buchdrucker und seine Kalamitäten*. Agrospoj, Praha.

Taiz, L., Zeiger, E., 2012: *Plant physiology*, 5th edition. Sinauer Associates Inc., Publishers Sunderland, Massachusetts U.S.A. 592-621. ISBN: 978-0878938667.

Teuling, A. J., Seneviratne, S. I., Stöckli, R., Reichstein, M., Moors, E., 2010: Contrasting response of European forest and grassland energy exchange to heatwaves. *Nat. Geosci.* 3, 722–727.

Turunen, M., Huttunen, S., 1990: A review of the response of epicuticular wax of conifer needles to air pollution. *Journal of Environmental Quality*, 19, 1, 35-45.

Vité, J.P., 1952: Temperaturversuche an *Ips typographus*. *Zoologische Anzeiger* 149: 195 - 206.

Wallin, K. F., Raffa, K. F., 2004: Feedback between individual host selection behavior and population dynamics in an eruptive herbivore. *Ecological Monographs* 74: 101–116.

Waring, R. H., Running, S. W., 2007: *Forest ecosystems analysis at multiple scales*. Elsevier Academic Press. 19-51. ISBN: 978-0-12-370605-8.

Wenhui, K. et. al. 2015: What are hot and what are not in an urban landscape: quantifying and explaining the land surface temperature pattern in Beijing, China. *Landscape Ecology* 30, 357-373.

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.

Wermelinger, B., Seifert, M., 1998: Analysis of the temperature dependent development of the spruce bark beetle *Ips typographus* (L.) (Coleoptera: Scolytidae). *Journal of Applied Entomology* 122: 185-191.

Wermelinger, B., Seifert, M., 1999: Temperature-dependent reproduction of the spruce bark beetle *Ips typographus*, and analysis of the potential population growth. *Ecol. Entomol.* 24, 103–110.

Worell, R., 1983a: Damage by the spruce bark beetle in South Norway 1980-80. A survey, and factors affecting its occurrence. *Medd. Nor. Inst. Skogtorsoeksves.*, 38(6): 34 pp.

Zaitchik, B. F., Macalady, A. K., Bonneau, L. R., Smith, R. B., 2006. Europe's 2003 heat wave: a satellite view of impacts and land-atmosphere feedbacks. *Int. J. Climatol.* 26, 743–769.

Zweifel, R., Rigling, A., Dobbertin, M., 2009: Species-specific stomatal response of trees to microclimate – a functional link between climate change and vegetation dynamics. *Ecology* Submitted. 442-454.