

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa

Vliv kompetice na hustotu dřeva smrku ztepilého

Diplomová práce

Autor: Bc. Tomáš Kníř

Vedoucí práce: Ing. Vojtěch Čada. Ph.D.

2018

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Tomáš Kníř

Lesní inženýrství

Název práce

Vliv kompetice na hustotu dřeva smrku ztepilého

Název anglicky

The influence of competition on the wood density of Norway spruce

Cíle práce

Cílem práce je zjistit, zda kompetice ovlivňuje hustotu dřeva smrků pomocí dendrochronologické analýzy vybraných porostů horských smrčín v České republice. Získané výsledky budou zasazeny do kontextu aktuálních znalostí o vlivu prostředí na smrk ztepilý, případně o vlivu kompetice na hustotu dřeva jehličnanů.

Metodika

Úkolem studenta bude zejména provést měření hustoty dřeva na vývrtech pocházejících z vybraných porostů horských smrčín v ČR a získat tak údaje na úrovni jednotlivých letokruhů. Dále bude provedeno matematické a statistické zpracování letokruhových dat a dat o struktuře porostu. Následně bude testován vztah kompetice a hustoty dřeva. Bude provedena i literární rešerše prací řešících danou problematiku a výsledky budou diskutovány v kontextu aktuální vědeckých poznatků.

Harmonogram zpracování:

březen 2017 — zadání DP

duben — červenec 2017: studium literatury

červen 2018 — terénní sběr dat

červenec — říjen 2017: laboratorní zpracování a měření vzorků

listopad — prosinec 2017: zpracování dat

leden 2018 — konzultace literární rešerše a zpracování výsledků se školitelem

únor — březen 2018: interpretace výsledků a jejich srovnání s dostupnou literaturou; odeslání praktické části práce ke kontrole školiteli

duben 2018 — předložení práce

Doporučený rozsah práce

40 – 50 stran

Klíčová slova

Dendrochronologie, hustota dřeva, konkurence, smrk ztepilý

Doporučené zdroje informací

- Alteyrac, J., S. Zhang, A. Cloutier, and J.-C. Ruel. 2005. Influence of stand density on ring width and wood density at different sampling heights in black spruce (*Picea Mariana* (Mill.) B.S.P.). *Wood and Fiber Science* 37:83–94.
- Fajardo, A. 2016. Wood density is a poor predictor of competitive ability among individuals of the same species. *Forest Ecology and Management* 372:217–225.
- Chave, J., D. Coomes, S. Jansen, S. L. Lewis, N. G. Swenson, and A. E. Zanne. 2009. Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters* 12:351–366.
- Jaakkola, T., H. Makinen, and P. Saranpaa. 2005. Wood density in Norway spruce: changes with thinning intensity and tree age. *Canadian Journal of Forest Research-Revue Canadienne De Recherche Forestiere* 35:1767–1778.
- Kunstler, G., D. Falster, D. A. Coomes, F. Hui, M. Kooyman, Robert, D. C. Laughlin, L. Poorter, M. Vanderwel, G. Vieilledent, S. J. Wright, M. Aiba, C. Baraloto, J. Caspersen, J. H. C. Cornelissen, S. Gourlet-Fleury, M. Hanewinkel, B. Hérault, J. Kattge, H. Kurokawa, Y. Onda, J. Penuelas, H. Poorter, M. Uriarte, S. Richardson, and P. Ruiz-Benito. 2016. Plant functional traits have globally consistent effects on competition. *Nature* 529:1–15.
- Levanič, T., J. Gričar, M. Gagen, R. Jalkanen, N. J. Loader, D. McCarroll, P. Oven, and I. Robertson. 2009. The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees* 23:169–180.
- Ponocná, T., B. Spyt, R. Kaczka, U. Buntgen, and V. Treml. 2016. Growth trends and climate responses of Norway spruce along elevational gradients in East-Central Europe. *Trees – Structure and Function* 30:1633–1646.
- Rydval, M., D. Druckenbrod, K. J. Anchukaitis, and R. Wilson. 2016. Detection and removal of disturbance trends in tree-ring series for dendroclimatology. *Canadian Journal of Forest Research* 46:387–401.
- Rydval, M., D. L. Druckenbrod, M. Svoboda, V. Trotsiuk, P. Janda, M. Mikoláš, V. Čada, R. Bače, M. Teodosiu, and R. J. S. Wilson. (submitted). Influence of sampling and disturbance history on climatic sensitivity of temperature limited conifers. *Journal of Biogeography*.
- Treml, V., J. Kašpar, H. Kuželová, and V. Gryc. 2014. Differences in intra-annual wood formation in *Picea abies* across the treeline ecotone, Giant Mountains, Czech Republic. *Trees*.

Předběžný termín obhajoby

2017/18 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Vojtěch Čada, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 29. 4. 2017

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 5. 2. 2018

prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 16. 04. 2018

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „Vliv kompetice na hustotu dřeva smrku ztepilého“ vypracoval samostatně pod vedením Ing. Vojtěcha Čady, Ph.D., a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů na konci práce. Jsem si vědom, že zveřejněním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne 20. 4. 2018

Podpis autora

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Vojtěchovi Čadovi, Ph.D., za odborný dohled a vedení mé práce. Dále bych chtěl poděkovat mé rodině a přítelkyni za podporu a trpělivost.

Vliv kompetice na hustotu dřeva smrku ztepilého

Abstrakt

Cílem této práce bylo zjistit, zda kompetice ovlivňuje hustotu dřeva smrků pomocí dendrochronologické analýzy a rentgenové denzitometrie v porostech horských smrčín v České republice (Krkonoše, Krušné hory, Jeseníky, Šumava).

Část práce věnující se rešerši se zabývá základními informacemi o smrku ztepilém. Rešerše také zahrnuje informace o tvorbě dřeva u jehličnanů a s tím související tvorbu letokruhů a klimatický vliv na přírůst. Dále poskytuje informace o hustotě dřeva a metody zjišťování hustoty dřeva. V poslední části rešerše shrnuje informace o kompetici a dendrochronologii.

Vyhodnocení výsledků bylo provedeno regresní analýzou. Byl zkoumán vliv kompetice na hustotu dřeva (minimální, průměrná a maximální) a na tloušťkový přírůst. Vliv kompetice na všechny typy hustoty dřeva se neprokázal. Vliv kompetice na tloušťkový přírůst byl naopak průkazný na dvou lokalitách.

Výsledky ukazují na potenciál hustoty dřeva jako parametru pro klimatické rekonstrukce, protože není ovlivněna kompeticí a potenciálně tedy ani disturbancemi, jelikož disturbance mění kompetiční prostředí.

Klíčová slova

Dendrochronologie, hustota dřeva, konkurence, smrk ztepilý

The influence of competition on the wood density of Norway spruce

Abstract

The goal of this thesis is to determine whether the competition influences density of Norway spruce wood in the mountain forest in the Czech Republic (Krkonoše, Krušné hory, Jeseníky, Šumava) using dendrochronological analysis and X-ray densitometry.

Part of the research section deals with basic information about Norway spruce. The introduction also includes information on wood production in conifers and related tree-ring production and climatic impact on growth. It also provides information on wood density and methods of its measuring. The last part of the research section summarizes information about competition and dendrochronology.

Evaluation of the results was done by regression analysis. The impact of the competition on the density of wood (minimum, average and maximum) and on the thickness increase was examined. The impact of competition on all types of wood density has not been proven. The influence of competition on the thickness growth was, on the other hand, evident at two localities.

The results show the potential of wood density as a parameter for climatic reconstruction because it is not influenced by competition and potentially even disturbances, as the disturbance changes the competitive environment.

Key words

Dendrochronology, wood density, competition, Norway spruce

OBSAH

1	Úvod.....	12
2	Cíl práce	12
3	Smrk ztepilý	13
4	Tvorba dřeva u jehličnanů.....	14
4.1	Růst.....	14
4.2	Vznik letokruhů.....	15
4.3	Klimatický vliv na růst.....	17
4.3.1	Vliv srážek	18
4.3.2	Vliv teploty vzduchu	18
4.4	Hustota dřeva.....	19
4.4.1	Metody zjišťování hustoty dřeva.....	21
5	Kompetice	24
5.1	Dendrochronologie.....	27
5.2	Křížové datování	28
6	Metodika	29
6.1	Lokality	29
6.1.1	J08 Jeseníky	30
6.1.2	K05 a K07 Krkonoše.....	30
6.1.3	KH2 Krušné hory	30
6.1.4	SJ8 Šumava	31
6.2	Odběr vzorků a následná úprava	31
6.3	Měření vzorků	32
6.4	Zpracování vzorků na hustotu dřeva	32
6.5	Zpracování dat.....	35
6.5.1	Statistické vyhodnocení	36

7	Výsledky	37
7.1	Vliv kompetice na maximální hustotu dřeva.....	40
7.2	Vliv kompetice na průměrnou hustotu dřeva	41
7.3	Vliv kompetice na minimální hustotu dřeva	42
7.4	Vliv kompetice na tloušťkový přírůst	43
8	Diskuze.....	44
9	Závěr	47
10	Seznam použitých zdrojů	48
10.1	Časopisy	48
10.2	Knižní zdroje	52
10.3	Internetové zdroje.....	53

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obr. 1:	Příčný řez	16
Obr. 2:	Hustota dřeva v letokruhu	21
Obr. 3:	Příklady uvolnění v potlačení.....	25
Obr. 4:	Znázorňující skupiny smrků v závislosti na nadmořské výšce v otevřeném porostu...	26
Obr. 5:	Křížové datování	28
Obr. 6:	Mapa ČR zobrazení jednotlivých ploch	29
Obr. 7:	Presslerův nebozez	32
Obr. 8:	Posuvný stůl s binolupou.....	32
Obr. 9:	Ukázka kalibrace	34
Obr. 10:	Ukázka měření vzorku v programu Windendro 2009	34
Obr. 11:	Ukázka křížového datování v programu PAST 4.....	34
Obr. 12:	Zobrazení závislosti průměrné hustoty dřeva na kompetici	44
Obr. 13:	Závislost hustoty dřeva na věku dřeviny	46

SEZNAM TABULEK

Tabulka 1: Souřadnice a nadmořské výšky ploch	29
Tabulka 2: Průměrné hustoty (minimální, průměrná, maximální) na jednotlivých plochách ..	37
Tabulka 3: Průměrné šířky letokruhů a kompetiční indexy na jednotlivých plochách.....	38
Tabulka 4: Regresivní analýza maximální hustoty dřeva v závislosti na kompetici	40
Tabulka 5: Regresivní analýza průměrné hustoty dřeva v závislosti na kompetici.....	41
Tabulka 6: Regresivní analýza minimální hustoty dřeva v závislosti na kompetici.....	42
Tabulka 7: Regresivní analýza šířky letokruhů v závislosti na kompetici	43

SEZNAM GRAFŮ

Graf 1: Rozmístění stromů na ploše J08.....	38
Graf 2: Rozmístění stromů na ploše K05	38
Graf 3: Rozmístění stromů na ploše K07	39
Graf 4: Rozmístění stromů na ploše KH2	39
Graf 5: Rozmístění stromů na ploše SJ8	39
Graf 6: Zobrazení závislosti maximální hustoty dřeva na kompetici pro jednotlivé plochy	40
Graf 7: Zobrazení závislosti průměrné hustoty dřeva na kompetici pro jednotlivé plochy.....	41
Graf 8: Zobrazení závislosti minimální hustoty dřeva na kompetici pro jednotlivé plochy.....	42
Graf 9: Zobrazení závislosti šířky letokruhů na kompetici pro jednotlivé plochy	43
Graf 10: Plocha J08 bez mladých stromů.....	45

1 Úvod

Smrk jako nejrozšířenější dřevina v České republice je ideální pro studie v oblasti dendrochronologie. Protože se smrk ztepilý přirozeně vyskytuje ve špatně dostupných horských oblastech, kde vyrůstá bez zásahu člověka, je možné zkoumat přirozené charakteristiky smrkového porostu, jako jsou kompetice a disturbance. V těchto oblastech zachovává smrk tyto údaje v letokruzích po mnoho let.

Hustota dřeva jako jedna z nevýznamnějších vlastností dřeva je důležitá pro dřevařské zpracování a používá se pro detekci klimatu v oblasti dendrochronologie. Tato práce zkoumá vliv kompetice na hustotu dřeva smrku ztepilého.

2 Cíl práce

Cílem práce je zjistit, zda kompetice ovlivňuje hustotu dřeva smrků pomocí dendrochronologické analýzy vybraných porostů horských smrčín v České republice. Získané výsledky budou zasazeny do kontextu aktuálních znalostí o vlivu prostředí na smrk ztepilý, případně o vlivu kompetice na hustotu dřeva jehličnanů.

3 Smrk ztepilý

Smrk ztepilý [*Picea abies* (L. Karst); angl. Norway spruce] je cévnatá (podříše *Viridiplantae*) vyšší (nadoddělení *Embryophyta*) nahosemenná (oddělení *Tracheophyta*) jehličnatá (třída *Pinopsida*) rostlina patřící do řádu borovicotvarých (*Pinales*) k čeledi borovicovité (*Pinaceae*; www.itis.gov, 2010). Smrk ztepilý je jehličnatý strom s kuželovitou korunou a přímým kmenem. Jeho výška se pohybuje v rozmezí 20 - 35 metrů (Koblížek, 2006). Maximální výška u smrku může dosáhnout až 62 m a průměr v 1,3 m od země může dosahovat až 2 m. Jehlice jsou dlouhé 25 - 35 milimetrů, široké cca 1 milimetr a v průřezu mají tvar kosočtverce. Životnost jehlice v nížinách je v průměru 4 roky a ve vyšších polohách v průměru 5 let. Kůra smrku ztepilého je poměrně tenká a šupinatá, ale zvyšuje se s věkem stromu. Barva kůry se pohybuje od šedé v horských oblastech až po hnědou v nížinách. Tloušťka kůry závisí také na lokalitě; s vyšším osluněním se tloušťka kůry zvyšuje. Kořenový systém má mělký, průměrná hloubka kořenů je 40 cm (Tjoelker et al., 2007).

Vyskytuje se zejména v podhůří a na horách. Je to lesnický nejvýznamnější dřevina v České republice (přirozené zastoupení by bylo 11 %, ale současné je 51 %; Koblížek, 2006), ale i jedna z nejrozsáhlejších, hospodářsky nejvýznamnějších dřevin v Evropě. V poslední době zažívá snižování početního stavu ve velkém měřítku. Například v západních Karpatech, zejména v Beskydech, bylo zaznamenáno jeho největší snížení (Bošel'a et al., 2014).

Primární lesy smrku ztepilého jsou v dnešní době velmi vzácné, protože na ně dlouhodobě působily antropogenní vlivy (Primicia et al., 2015). Smrk má přirozeně téměř stoprocentní zastoupení v horských smrčínách vyskytujících se v České republice v polohách nad 1000 m n. m.; hojnou dřevinou je smrk také mezi 700 - 1000 m n. m., kde dříve vytvářel smíšené porosty s bukem, jedlí a klenem. Ve výškách 400 - 700 m n. m se vyskytuje pouze sporadicky, a to zejména v roklích, kotlinách a v místech, kde je dobrá koncentrace vlhkého a studeného vzduchu s potřebnou půdní vlhkostí (Musil a Hamerník, 2003).

Optimální klimatické podmínky ve střední Evropě se pohybují ročně v průměru okolo 6 °C a srážky ve vegetační době 490 - 580 mm (Musil a Hamerník, 2003).

4 Tvorba dřeva u jehličnanů

4.1 Růst

Jehličnany patří pod oddělení nahosemenné. Nahosemenné jsou fylogeneticky primitivnější než krytosemenné rostliny. Ve dřevě mají méně rozvinuté buňky a méně buněčných typů. Primární meristém (dělivé pletivo) nacházející se na koncích větví a kořenů slouží pro růst stromů do výšky. Sekundární meristém obsahuje dělivá pletiva, která umožňují růst v obvodu stromu (Speer, 2010).

Růst a vývoj rostlin jsou regulovány převážně hormony, které se dále dělí do pěti skupin: auxiny, gibbereliny, cytokininy, kyselina abscisová a ethylen. Také polyaminy a brassinostreoidy byly nedávno uznány jako regulátory růstu (Tjoelker et al., 2007). Obecným požadavkem pro růst stromů však zůstává dostatek oxidu uhličitého, vody, živin, světla, kyslíku a příznivé teploty pro procesy růstu (Dobbertin, 2005).

Radiální růst je zapříčiněn především mitotickou (dělivou) aktivitou kambia. Kambiální aktivita a dělení buněk je hormonálně vyvolaná především kyselinou indo-3-octovou a okolními teplotami. Tyto procesy však nemohou probíhat bez dostatku vody (Treml et al., 2015).

Kyselina indol-3-octová je nejjednodušším, přirozeně se vyskytujícím auxinem ve vyšších rostlinách. Auxiny patří k nejznámějším skupinám růstových regulátorů. Auxiny jsou přírodní a syntetické látky, které stimulují růst výhonků. U jehličnatých stromů je kyselina indol-3-octová zodpovědná za mnoho procesů, jako je natáčení výhonů, kambiální aktivita či reakce na fotoperiodu. Syntetizuje se v jehlicích a poté je transportována přes lýko do dalších orgánů. Obsah kyseliny indol-3-octové závisí na věku rostliny a ročním období. Zjistilo se, že auxin v jehličí ve stínu byl větší než v jehlicích rostoucích na přímém slunci. Největší obsah auxinu je u mladých jehlic v květnu, následně jeho hladina klesá až do července, kde je úroveň auxinu nejmenší. Poté se v říjnu opět obsah zvýší. Ke změně hladiny auxinu může dojít ze stresu při znečištění životního prostředí (Tjoelker et al., 2007).

V průběhu let s dobrými podmínkami v prostředí se růstové hormony produkují nadbytečně. Pomocí floému se dopravují v kmenu dolů a zapříčiní růst v kambiu. Naopak v letech, kdy je strom ve stresovém prostředí, může nedostatečná produkce hormonů

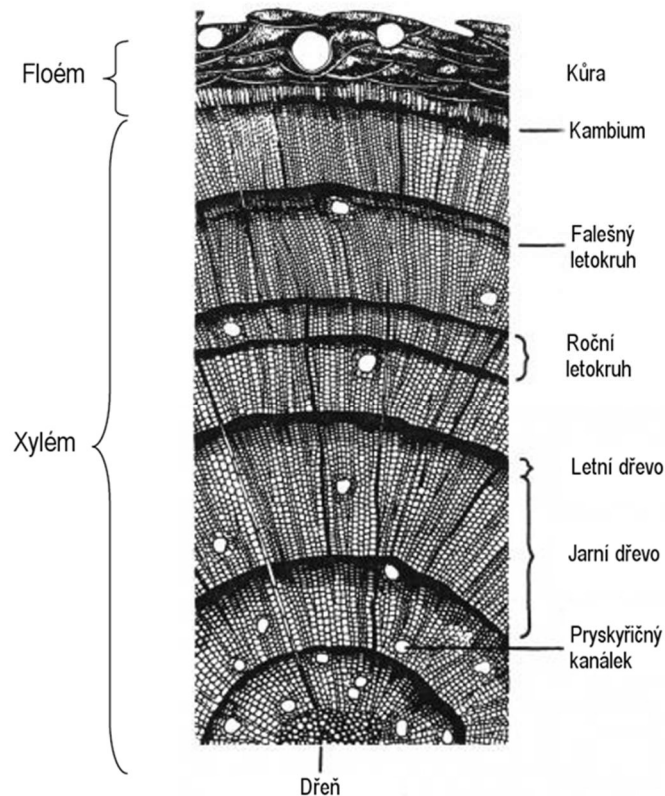
zapříčinit nevytvoření letokruhu v určité oblasti kmene. Falešné letokruhy se vyskytují, když omezující faktory snižující růst způsobí, že se růst stromu zastaví ve vegetační době, ale pak se zlepší podmínky a růst je obnoven (Speer, 2010).

4.2 Vznik letokruhů

Letokruhy se skládají z jednotlivých buněk, které tvoří stavební základ pro strom. Základní znalost fyziologie stromů je důležitá pro pochopení biologických procesů, jelikož podmiňují tvorbu letokruhů a vlivy životního prostředí. Letokruhy jsou výsledkem složitých posloupností asimilace přírodních zdrojů ve stromu (Speer, 2010).

Letokruh je radiální přírůst dřeva ve vegetačním období roku vytvořený dělivými buňkami kambia (Gandelová a kol., 2002). Kambium je úzká vrstva meristematických buněk mezi kůrou a dřevem (obr. 1; Speer, 2010). Během dělení buněk kambia, vznikají nová pletiva xylém a floém. Xylém se vytváří dovnitř stromu, zajišťuje opěrnou funkci a rozvádění vody a v ní rozpuštěny minerálů od kořenů až do jehlic. Pomocí tracheidů (dlouhé úzké buňky, které tvoří růst letokruhů) ve vnější části xylému je oblast nazývaná se běl (oblast s buňkami vedoucí vodu). Floém se vytváří směrem ven ze stromu, zajišťuje transport asimilátů (cukry a hormony) z jehlic do míst, kde se spotřebují (Pallardy, 2008).

Stěny všech dřevěných buněk tloustnou do určitého rozsahu typu buňky během několika dnů až týdnů, než zemřou, a poté ztrácí svou protoplazmu a mohou plnit své funkce (Speer, 2010). Letokruhy vznikají jako výsledek přerušení radiálního růstu vegetačním klidem dřevin. Letokruhy jsou viditelné pouze u dřevin v mírném a chladném pásmu. Dřeviny v tropickém a subtropickém pásmu rostou nepřetržitě, a tudíž tvoří málo rozlišitelné letokruhy. Zde vznikají letokruhy s přerušením růstu například období sucha, ale nezávisle na roce (Gandelová a kol., 2002).



Obr. 1: Příčný řez

Zdroj: Speer, J. H. (2010). Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press. The Arizona Board of Regents. 333 (32.) str. ISBN: 978-0-8165-2684-0

Letokruhy v kmenu lze přirovnat ke kuželovitým pláštům nasedajících na sebe. Letokruh se u smrku skládá ze světlého jarního a tmavého letního dřeva (Gandelová a kol., 2002). Buňky letního dřeva jsou vždy zploštělé (Speer, 2010). Jarní dřevo má buňky s relativně tenkými stěnami a menší hustotou než dřevo letní. Hustota a tloušťka buněčné stěny spolu navzájem korelují. Standardní rozlišení jarního a letního dřeva pro nahosemenné stromy je závislé na tloušťce stěny mezi sousedícími tracheidy. Rozlišení jarního a letního dřeva může být definováno pomocí šířky společné stěny dvou sousedních tracheid násobené dvěma. Je-li výsledek stejný nebo větší než šířka lumenu buňky, jedná se o dřevo letní, ale pokud je šířka menší, je dřevo považováno za jarní (Pallardy, 2008). Barevné rozlišení dřeva je dáno rozdílnou anatomickou strukturou, zejména hustotou, kdy jarní dřevo má výrazně nižší hustotu než letní (Gandelová a kol., 2002). Stromy, které rostou ve svahu nebo jsou nakloněné, vytvářejí reakční dřevo, aby měly lepší stabilitu nebo aby znovu získaly svou vertikální orientaci. Jehličnany produkují reakční dřevo na spodní straně svahu. V reakčním dřevě se zvyšuje

podíl letního dřeva, a proto je i změněna barva, také se zvětšuje tloušťka buněčné stěny (Speer, 2010).

Bylo zjištěno, že existuje silná korelace mezi šířkou jarního dřeva a celkovou šířkou letokruhu, ale také mezi šířkou letního dřeva a maximální hustotou. Jarní dřevo a celková šířka letokruhu se zdají být relativně nezávislé na šířce letního dřeva a maximální hustotě (Schweingruber et al., 1978).

Lineární model růstu popisuje produkci ročního přírůstku na základě více faktorů:

$$G_t = A_t + C_t + \delta D1_t + \delta D2_t + E_t$$

t – pro rok

G_t – celkový růst

A_t – věkový trend

C_t – klimatický trend

$\delta D1_t$ – vnitřní disturbance lokálně v porostu

$\delta D2_t$ – vnější disturbance, která ovlivňuje všechny stromy v porostu

E_t – náhodná odchylka

(Fritts, 1971).

4.3 Klimatický vliv na růst

Změna klimatu má vliv na lesní ekosystémy. Ve většině případů změna klimatu zvyšuje produktivitu a zásoby uhlíku v lesích. Nejvíce rozdílné výsledky jsou na regionální úrovni, protože změny klimatu nemají rovnoměrný vliv na celém kontinentu (Lindner et al., 2014). Stromy, které rostou v podmínkách extrémních, jako je velký nedostatek vody nebo nízké teploty, reagují na změnu klimatu silněji, než stromy, které rostou v podmínkách průměrných (Mäkinen et al., 2003).

Nejdůležitějšími klimatickými faktory ovlivňujícími růst stromu jsou teploty a srážky. Ve střední Evropě jsou ideální podmínky (teploty a srážek) pro růst smrku ve výškách 450 - 750 m n. m. V extrémních podmínkách může být růst zpomalen až několikanásobně. Růst závisí na vegetační době, smrk přechází do vegetačního klidu poté, co průměrná teplota klesne na 0 °C. Jehlice a výhonky se začínají vyvíjet

při překročení průměrných denních teplot 5 °C, radiální růst začíná při teplotách okolo 10 °C (Tjoelker et al., 2007).

Staré stromy jsou výrazně citlivější na změnu klimatu než mladé. Snížení růstu v nižších polohách v závislosti na suchu, je patrné více na starých stromech nebo na stromech, které rostou pod vysokou konkurencí (Primicia et al., 2015).

4.3.1 Vliv srážek

Voda je nezbytnou součástí protoplazmy a v aktivní rostoucí tkáni je 80 až 90 % vody. Ve vodě jsou rozpuštěny soli, plyny a další rozpustné látky. Voda udržuje pružnost buněk a je také důležitá pro činnost fotosyntézy (Pallardy, 2008).

Jelikož má smrk ztepilý povrchový kořenový systém, je velmi citlivý na sucho (Čejková and Kolář, 2009). V budoucnu bude stres způsobený vodou častější, což zapříčiní zvýšení náchylnosti k hmyzím kalamitám a vývratům. V nižších polohách, kde jsou často extrémně vysoké teploty způsobující vyšší citlivost smrku na stres z nedostatku vody, mohou teploty způsobit až předčasné ukončení radiálního růstu (Levanič et al., 2009). V nejvyšších polohách je hlavní limitující faktor teplota vzduchu (Mäkinen et al., 2002a; Wilson and Hopfmueller 2001). V nízkých nadmořských výškách v Evropě výsledky studií naznačují, že pro krátkodobý a meziroční růst smrku jsou hlavním faktorem srážky, ale pro dlouhodobý růst již ne (Mellert et al., 2008).

4.3.2 Vliv teploty vzduchu

Růst smrku významně ovlivňuje teplota, zejména vyšší teploty během letního období (Bošel'a et al., 2014). Vyšší teploty mohou zapříčinit delší vegetační dobu a zvýšit fotosyntézu, a to zejména ve vyšších nadmořských výškách a severních zeměpisných šířkách. Prodloužení vegetační doby zapříčiní delší dobu pro růst stromu a dále zvýšení rozkladu organické hmoty, a tím zvyšuje obsah dusíku v půdě (Lindner et al., 2010). Reakce stromů na vyšší teploty, než je průměrná teplota, se liší podle geografických oblastí (Mäkinen et al., 2003). Zvýšení teploty ve střední Evropě zvyšuje přírůst jen společně s dostatkem srážek. Samotné zvýšení teploty může vést i k negativnímu účinku (Mäkinen et al., 2002a). Vysoké teploty a malé množství srážek během letních měsíců mají kladný vliv na růst v radiálním směru především ve vyšších nadmořských polohách. V nižších nadmořských polohách mohou mít nízké teploty a vysoký podíl srážek taktéž kladný vliv na radiální růst (Bošel'a et al., 2014).

V teplejších oblastech mají teploty pozitivní vliv na radiální přírůst v jarním období. Naopak jarní teploty v chladnějších oblastech nevykazují na přírůst významný vliv. Rozdíl působení vlivů mezi teplými a chladnými oblastmi může být ovlivněn například vysokými teplotami na přelomu mezi zimou a jarem, kdy nelze ztráty nahradit vodou, a proto se zvýší dýchání a evapotranspirace (Mäkinen et al., 2003).

4.4 Hustota dřeva

Mezi charakteristické znaky, které mají velký význam pro výzkum dřeva, jsou hustota dřeva, šířka jarního a letního dřeva a celková šířka. Hustota dřeva je obzvláště důležitá, protože souvisí s různými fyzikálními, chemickými a anatomickými vlastnostmi dřeva. Jednou z nejlepších metod analýzy hustoty dřeva je rentgenová denzitometrická metoda (Schweingruber et al., 1978).

Klimatické změny ovlivní nejen přírůst, ale také hustotu dřeva. Dendroklimatické studie dokázaly vysokou citlivost hustoty dřeva na změnu klimatu. Významný vztah mezi hustotou dřeva a klimatem vedl k tomu, že je hustota dřeva používána jako klíčový parametr pro rekonstrukci klimatu (Bouriaud et al., 2005). Hustota dřeva je dále ovlivněna především genotypem, stárnutím kambia a rychlostí růstu (Jaakkola et al., 2005). Hustota dřeva odráží rovnováhu mezi vyplněnými (buněčná stěna, parenchym) a prázdnými (vodivé) částmi. Některé druhy mají více vodivých částí, a tím malou hustotu dřeva. Druhy s vyšší hustotou rostou pomaleji a žijí déle (Fajardo, 2016).

Hustota dřeva se jinak označuje jako měrná hmotnost dřeva. Existují dvě formulace, jak může hustota dřeva ovlivňovat formu celé rostliny a její funkce.

Za prvé hustota dřeva pozitivně koreluje s vyšší mechanickou stabilitou rostliny. Zvýšení hustoty dřeva může souviset s maximální výškou stromu pro daný průměr kmene. V prostředí s omezeným světlem je v důsledku konkurence důležitým faktorem maximální výška stromu. Zvýšená hustota dřeva podporuje mechanickou stabilitu stromu, zvyšuje odolnost proti zlomení kmene a tím i odolnost proti úmrtí v důsledku vnějším vlivům jako je vítr. Tímto způsobem může hustota dřeva ovlivňovat strukturu a dynamiku celého porostu (Swenson et al., 2007).

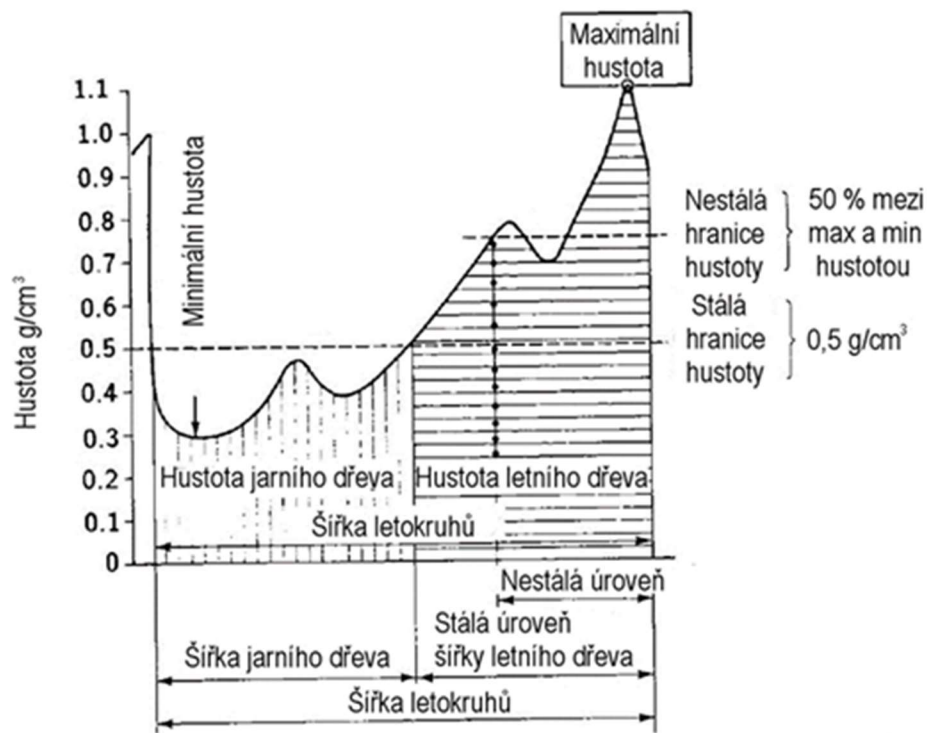
Druhá formulace ukazuje, že na mezibuněčné a pletivové úrovni poskytuje hustší dřevo zvýšenou oporu ve formě odolnosti vůči xylemové implozi (imploze = zhroucení

cévních elementů směrem dovnitř) nebo prasknutí. Požadovaný podtlak pro implozivitů cév se určuje poměrem tloušťky stěny cévy k jejímu průměru. Tloušťka stěny vztažená k vnitřnímu průměru je úměrná s hustotou dřeva. Se zvětšující se tloušťkou cévní stěny roste i odolnost vůči implozi. Z čehož vyplývá, že hustší dřevo je odolné vůči implozi (Swenson et al., 2007).

Nižší hustota dřeva je spojena s větší šířkou letokruhu. Široké letokruhy mají nižší podíl letního dřeva. U starších stromů se tvoří užší letokruhy, které mají větší podíl letního dřeva ve srovnání s juvenilním dřevem. Smrk má nejnižší hustotu dřeva u dřene. Průměrná hustota smrku v jarním dřevě je 315 kg/m^3 a v letním dřevě je 712 kg/m^3 (Rybníček et al., 2012b).

Hustota dřeva se mění v závislosti na výšce stromu. Například hustota dřeva u kořenů nebyla tak široce zkoumána oproti hustotě dřeva v nadzemní části stromu. Kořeny mají tendenci mít spíše nízkou hustotu dřeva, což souvisí s jejich anatomickou strukturou a funkcí (Chave et al., 2009).

Maximální hustota se využívá pro rekonstrukci teploty v chladných oblastech. Minimální hustota se využívá pro rekonstrukci srážek v suchých oblastech. Rozlišení mezi jarním a letním dřevem. V evropských podmínkách je prahová hodnota $0,5 \text{ g/cm}^3$. V poslední době je tato hodnota uprostřed mezi maximální a minimální hustotou (obr. 2; Cook and Kairiukstis, 2013).



Obr. 2: Hustota dřeva v letokruhu

Zdroj: Cook, E. R., & Kairiukstis, L. A. (2013). *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences*. Springer Science & Business Media. 394 (60)

4.4.1 Metody zjišťování hustoty dřeva

Hustota dřeva může být stanovena volumetricko-gravimetrickými metodami, to znamená vážením a měření objemu, pak se tato hustota nazývá gravimetrická. Vzhledem k tomu, že tato metoda představuje problémy, pokud jde o malé objekty, bylo vyvinuto několik postupů pro zjišťování změn hustoty v rámci jednotlivých letokruhů (Cook and Kairiukstis, 2013).

Fotometrie. Hustota dřeva může být stanovena měřením světla, které prochází mikroskopem nebo se odráží od příčného průřezu. Kvůli různému zbarvení dřeva a nerovnoměrnému vstřebávání barviv dochází často k chybám (Cook and Kairiukstis, 2013). U jehličnanů tato metoda nevykazuje velkou chybovost (Rydval et al., 2014). Nová metoda založená na odrazu modré, je založená na poměrně silné absorpci ultrafialového světla v ligninu. Měří se obsah ligninu v buněčné stěně pomocí UV fotomikrografu. Pomocí UV mikroskopie byl zjištěn významný pozitivní vztah mezi obsahem ligninu v letním dřevě a teplotami na konci léta a začátku podzimu (Rydval et al., 2014). Lignin je řízen především teplotami, to znamená, že teplé

počasí vede ke zvýšení obsahu ligninu, což vede k hustšímu a tmavšímu letnímu dřevu (Wilson et al., 2014). Lignin je vysoce citlivý na modré světlo a absorbuje ho. Výsledky mohou být zkresleny, pokud jsou vzorky zbruseny brusným papírem s méně než 400 zrnitostí, naskenovány s nižším rozlišením než 1 200 dpi nebo pokud je úroveň sytosti barev digitálního obrazu snížena pod 100 %. Tato metoda odrazivosti modré se zdá být srovnatelná s maximální hustotou letního dřeva pro zjištění teplot (Rydval et al., 2014). Je příliš brzy říci, zda tato metoda nahradí maximální hustotu letního dřeva. Je zapotřebí mnohem více výzkumů změřených na tuto problematiku (Wilson et al., 2014). Maximální hustota dřeva i metoda založená na odrazu modré, by mohla být méně náchylná k účinkům disturbancí (Rydval, submitted).

Morfometrie. Jelikož hustota buněčné stěny je prakticky konstantní u většiny druhů, může být hustota dřeva velmi přesně stanovena měřením tloušťky buněčné stěny a velikosti lumenů v mikrosekcích nebo dobře rozdělených příčných řezech. Výsledky jsou srovnatelné s výsledky získanými rentgenovou analýzou (Cook and Kairiukstis, 2013).

Rentgenová denzitometrie. Hustota dřeva se zjišťuje na základě rentgenových snímků (Cook and Kairiukstis, 2013). Denzitometrie se považuje za revoluční metodu v oblasti dendrochronologie. Zavedl jí v šedesátých letech Polge Hubert. Dnes jsou nejvhodnější a nejpoužívanější metody pro měření hustoty dřeva na úrovni letokruhu nebo jarního a letního dřeva založené na rentgenovém záření po celém světě. Rentgenová denzitometrie spočívá v získání projekce objektu pomocí průchodu rentgenovým paprskem. Obraz se získá pomocí fotografického filmu nebo digitálního detektoru. Úroveň šedé závisí na útlumu rentgenových paprsků, které souvisí s atomovým číslem a množstvím atomů, které jsou v dráze paprsku. Atomová kompozice dřeva je poměrně konstantní, rentgenová denzitometrie vzorku dřeva o konstantní tloušťce v podstatě závisí na změnách hustoty, což usnadňuje kalibraci zařízení pro měření hustoty dřeva. V závislosti na úhlu rentgenového záření a tloušťce vzorku se může objevit rozmazání (Jacquin et al., 2016). Mezi hlavní zdroje chyb v měření hustoty dřeva patří špatná orientace vzorku, který nebyl odebrán ve svislém směru (kolmo na strom; Schweingruber et al., 1978).

Přístroje pro měření hustoty dřeva v letokruzích pomocí rentgenu:

1. Přístroje založené na rentgenových filmech – metoda spočívající v umístění tenkého vzorku dřeva mezi rentgenové zařízení a fotografický film. Vzorky jsou zpravidla 1 až 2 mm silné.
2. Itrax Multiscanner skener (www.coxsys.se, Švédsko) – Itrax je zařízení, které kombinuje měření hustoty s vícečetnou rentgenovou analýzou. Dokáže rozpoznat následující prvky: Mg, Al, Si, P, S, Cl, K, Ca, Ti, V, Fe, Ni, Cu, Zn, As, Rb a Sr. Maximální velikost vzorku je 280 mm x 20 mm. Doporučená tloušťka vzorku je 1 až 2 mm. Více informací na www.coxsys.se.
3. QTRS (www.qms-density.com, USA) – skener QTRS-01X Tree Ring je mikrodenzitometr a analyzátor letokruhů. Vzorky dřeva mohou být v tomto přístroji až 25 mm tlusté. Více informací na www.qms-density.com.
4. SilviScan (csiropedia.csiro.au, Austrálie) – SilviScan kombinuje metodu rentgenovou a mikroskopii. Na rozdíl od QTRS a Itrax jsou vzorky v zařízení umístěny tak, že rentgenové paprsky působí tangenciálním směrem. Vzorky mohou být maximálně 325 mm dlouhé. Více informací na www.innventia.com.
5. Lékařské CT skenery – i lékařské CT skenery se dají použít pro analýzu hustoty dřeva, ale jsou málo používané. Často se používají pro analýzu velkých vzorků.
6. Micro-CT skener – tento skener byl původně vytvořen pro zkoumání půdy, poté byl kalibrován pro měření hustoty dřeva.

(Jacquin et al., 2016).

Pro odběr vzorků k zjištění hustoty dřeva se využívají 3 základní metody:

1) Metoda na základě průřezových kotoučů. Výhodou tohoto typu odběru je, že získané výsledky na základě odebraných vzorků jsou velmi kvalitní a charakterizují úsek kmene velmi dobře. Nevýhodou jsou velké náklady na získání vzorků a další nevýhoda je, že se strom musí pokácet a je znehodnoceno dřevo. Odebrané vzorky jsou poměrně velké, tudíž se špatně převáží a skladují (Rybníček et al., 2012b).

2) Metoda odebrání vzorků na základě dodržování určitých kritérií např. technické normy ČSN 49 0108. Tento typ má všechny nevýhody již zmíněného odběru a je obtížná na přípravu a zpracování vzorků. Dále je obtížné stanovit procentuální zastoupení vzorku v rámci celé plochy příčného průřezu kmene. Tato metoda je vhodná zejména, když

se zároveň provádí měření se stanovením fyzikálních a mechanických vlastností dřeva (Rybníček et al., 2012b).

3) Metoda založena na základě odebraných vzorků pomocí Presslerova nebozezu. Tato metoda je nejvhodnější pro odběr vzorků při odběru ve velkých terénních výzkumech. Vzorky jsou malé, snadno se převážejí, skladují, a hlavně zkoumané stromy nemusí být pokáceny (Rybníček et al., 2012b).

5 Kompetice

Soutěž o zdroje je jednou ze studovaných změn v individuálním růstu stromu. Studie kompetice stromů obecně ukazují, že velké stromy vyvíjejí větší kompetiční tlak na okolní stromy než malé stromy. Pro posouzení intenzity nebo významu kompetice mezi stromy je k dispozici velký počet kompetičních indexů. Postupy za poslední desetiletí umožnily rozlišovat kompetici nad i pod zemí. Jednotlivé druhy stromů se liší v citlivosti na kompetiční tlak (Fraver et al., 2014).

Při vyšší kompetici strom může trpět nižší dostupností půdní vody, živin, světla a tím i teplotou půdy (Nilsson et al., 1996). U smrku kompetice významně negativně ovlivňuje radiální roční přírůst (Cortini et al., 2016).

Kompetice mezi stromy se mění díky disturbancím. Disturbance se dá definovat jako narušení struktury porostu a tím může změnit dostupnost živin v půdě, světla a vody. Disturbance vytváří prostor pro růst rostlin, které poté mohou vyklíčit, vyrůst a mají větší šanci na přežití (Splechtna et al., 2005). Přírodní disturbance jsou jedním z klíčových prvků dynamiky lesních ekosystémů (Rydval, submitted).

Rozdíl mezi intenzitou a závažností disturbance. Intenzita se vztahuje k množství uvolněné energie k množství energie uvolněnou fyzikálním procesem disturbance, závažnost se vztahuje k míře úmrtnosti stromů, ke které dochází v narušené oblasti.

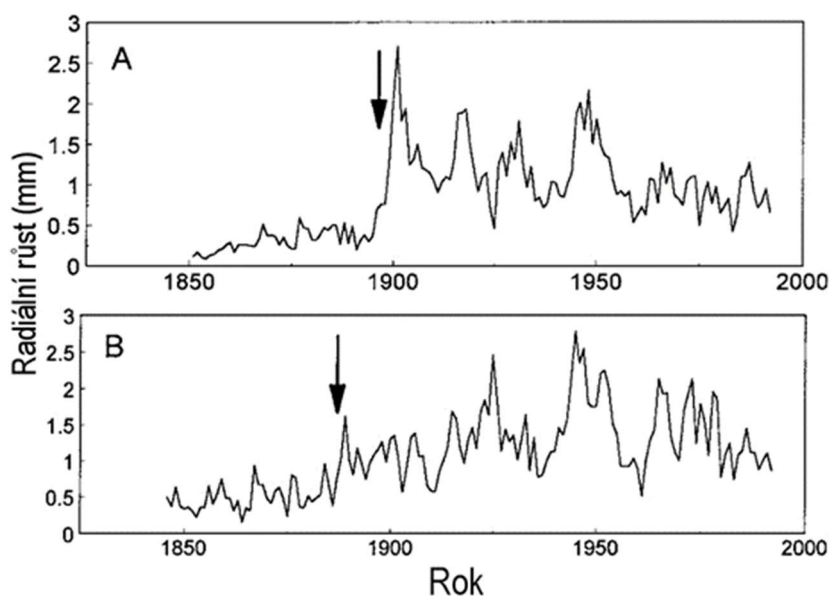
Závažnost disturbancí se dá rozdělit do tří kategorií (Frelich, 2002):

1) Disturbance nízké závažnosti jsou ty, které zabíjejí slabé jedince v porostu, což vede k rozptýlené drobné úmrtnosti. Například bořivé větry, které vyvrací několik větších stromů nebo bodové požáry (Frelich, 2002).

2) Disturbance střední závažnosti zabíjejí většinou všechny jedince, ale zanechávají významné dědictví ve formě plodících stromů nebo semen. Například větrná bouře odstraní horní stromové patro, ale ponechá vrstvu semenáčků téměř neporušenou (Frelich, 2002).

3) Disturbance velké závažnosti zabíjejí většinu vrstev (Frelich, 2002).

Bylo prokázáno, že disturbance o střední a velké závažnosti se opakují v určitých cyklech v rámci porostu i regionů (Rydval, submitted).

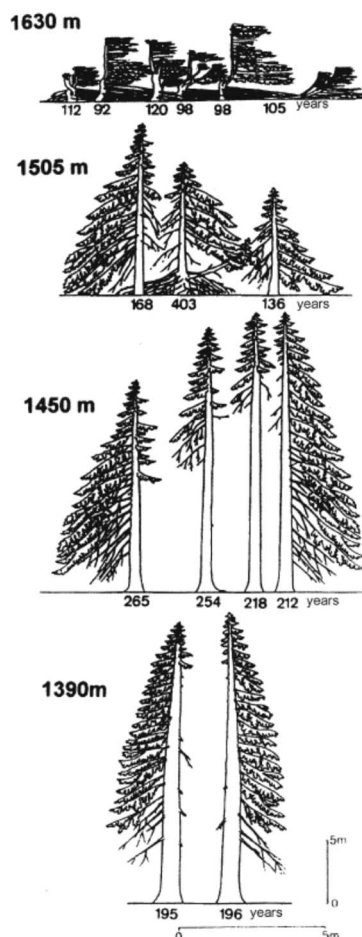


Obr. 3: Příklady uvolnění v potlačení. A - hlavní uvolnění (více jak 100% nárůst);
B - mírné uvolnění (50% - 99% nárůst)

Zdroj: Frelich, L. E. (2002). *Forest Dynamics and Disturbance Regimes: Studies From Temperate Evergreen-Deciduous Forests*. Cambridge: Cambridge University Press. 266 (53) str. ISBN: 9780521650823.

V horských oblastech střední Evropy je vítr dominantním disturbančním faktorem a kombinuje se s napadením hmyzem a infekcemi. Přeživší stromy obvykle reagují na takovou disturbance růstovým uvolněním, tj. náhlým, razantním a setrvalým zvýšením přírůstu (obr. 3). Většinou všechny ovlivněné stromy začnou reagovat ve stejnou dobu, a to i když nejsou stejně staré (Frelich, 2002).

V hospodářském lese se hojně využívá probírek, které snižují konkurenci mezi stromy. Zlepší se dostupnost vody a živin z půdy. Stejně tak sluneční záření lépe prostupuje porostem, a tím se zvyšuje růst stromů. Např.: u jehličnanů obvykle zvýšená rychlost růstu zvětšuje šířku jarního dřeva oproti dřevu letnímu, u kterého není vliv tak výrazný (Jaakkola et al., 2005).



Obr. 4: Znázorňující skupiny smrků v závislosti na nadmořské výšce v otevřeném porostu

Zdroj: Tjoelker, M. G., Boratynski, A., & Bugala, W. (2007). Biology and ecology of Norway spruce (Vol. 78). Springer Science & Business Media. 473 (240) str. ISBN-13 978-83-60247-62-4

Smrk má tendence růst ve skupinové struktuře porostu. Tato vlastnost je nejvíce patrná v extrémních ekologických podmínkách. V těchto extrémních podmínkách se smrk často rozmnožuje vegetativně a vytváří si ve svém shluku určité mikroklima. Struktura těchto shluků (počet stromů a výška) je závislá na nadmořské výšce (obr. 4; Tjoelker et al., 2007)

Kompetice mezi stromy je obtížně hodnotitelná, protože je to dynamický proces závislý na čase a věku stromu. Mladé stromy nemají stejný kompetiční vztah jako dospělé stromy i když vzdálenost mezi nimi je stejná (Alteyrac et al., 2005). Kompetice má vliv na samoproředování, což je výsledek členění jednotlivých stromů tloušťkově i výškově. V důsledku růstu koruny a kmene zůstává menší prostor pro jednotlivé stromy. Následně umírají kompetičně slabší jedinci, kteří nemohou za vytvořených podmínek dále přežít pro nedostatek existenčních zdrojů. Samoproředování způsobuje pravidelnější prostorové uspořádání. Tento jev má na vývoj porostu menší vliv než disturbance, a to z důvodu, že odumírají jedinci menších dimenzí. Důležitou roli má samoproředování v raných fázích vývoje porostu. (Svoboda a Zenáhlíková, 2009).

5.1 Dendrochronologie

Dendrochronologie je věda zabývající se datováním ročního růstu letokruhů dřevin (Fritts, 1971). Datování slouží k určení kalendářního roku pro daný letokruh pomocí srovnání dvou a více letokruhových sérií (Drápela a Zach, 1995). Pojem dendrochronologie má své kořeny v řečtině: dendro znamená strom a chronologie studie času. Dendrochronologie tedy zkoumá události v čase, které jsou zaznamenány ve struktuře letokruhů. Stromy jsou dlouhověké rostliny a mohou poskytovat dlouhodobé záznamy o faktorech prostředí, které ovlivňují jejich přírůst a zapisují se do letokruhových sérií, například záznamy o teplotách, srážkách, ohni, hmyzu, sesuvu půdy nebo hurikánech (Speer, 2010).

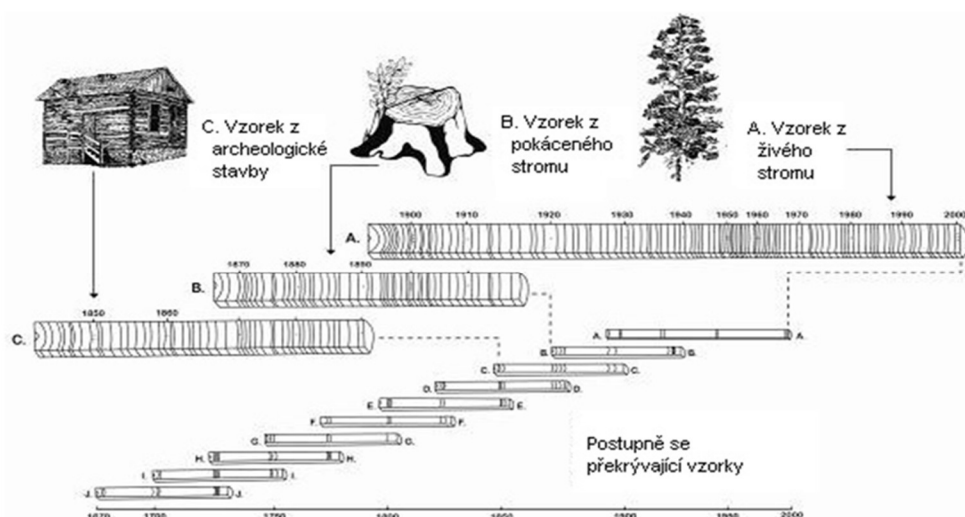
Dendroklimatologie využívá letokruhové série k zjištění krátkodobých nebo dlouhodobých změn v klimatu v minulosti, čímž nám pomáhá pochopit, co přinese budoucí klima (Speer, 2010). Nejrozšířenějšími parametry letokruhu pro získání informací o klimatu jsou šířka letokruhu, maximální hustota letního dřeva, podíly stabilních izotopů, minimální odrazivost modré barvy a intenzita modré barvy. Tradičně se pro zjištění klimatu v minulosti používala šířka letokruhu; a pro přesnější určení maximální hustota letního dřeva. Náklady spojené se zpracováním maximální hustoty jsou však relativně vysoké jak z pohledu finančního, tak z pohledu časové náročnosti včetně vynaloženého úsilí ve srovnání se zpracováním šířky letokruhů (Rydvalet al., 2014).

Z dendroklimatického pohledu je zřejmé, že přítomnost neklimatických vlivů (např. disturbance, věk) v letokruhových sériích, by mohla zakrýt signál o klimatu. Proto

je nutné klimatický signál ze série letokruhů izolovat a tím eliminovat vliv disturbancí. Odstranění věkového trendu je nejčastěji dosaženo detrendací. Odstranění vlivu disturbance je značně složitější a existuje několik metod (Rydval et al., 2015).

5.2 Křížové datování

Křížové datování (obr. 5) je základní metoda, která stála u zrodu dendrochronologie. Bez datování by dendrochronologie nebyla ničím jiným než počítáním letokruhů. Křížové datování je nástrojem, pomocí kterého se určuje přesný kalendářní rok u každého letokruhu. Vzory v letokruhových šířkách mezi několika letokruhovými sériemi umožňují určit přesný rok (srovnáváním letokruhových sérií mezi sebou), ve kterém byl každý letokruh vytvořen. Tímto způsobem se dají naleznout chybějící či falešné letokruhy nebo chyby v měření. Dále může jeden vzorek datovat stavbu budovy, jako jsou stodoly a podobné stavby tím, že odpovídá letokruhovým vzorům převzatých ze živých stromů (Speer, 2010).



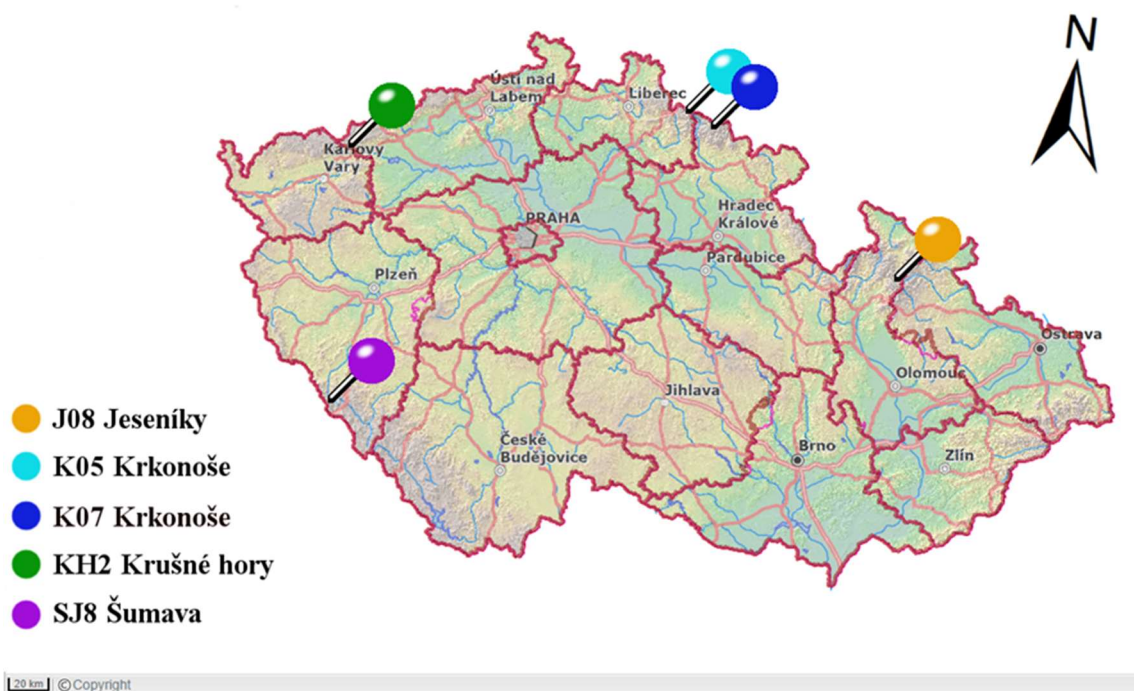
Obr. 5: Křížové datování

Zdroj: Speer, J. H. (2010). Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press. The Arizona Board of Regents. 333 (12.) str. ISBN: 978-0-8165-2684-0

6 Metodika

6.1 Lokality

Vzorky pro vyhodnocení hustoty dřeva šířky letokruhů, byly odebrány na pěti plochách ve čtyřech pohoří v České republice. Všechny plochy se nacházely ve smrkovém vegetačním stupni. Na všech plochách bylo 100 % zastoupení smrku. V tabulce číslo 1 jsou uvedeny souřadnice ploch a jejich nadmořské výšky. Na mapce je zobrazená lokace ploch (obr. 6).



Obr. 6: Mapa ČR zobrazení jednotlivých ploch

Zdroj: Národní geoportál INSPIRE. 2010. [online]. Mapové kompozice. [cit. 2018-03-03].

Dostupné z < <https://geoportal.gov.cz/web/guest/map> >

Tabulka 1: Souřadnice a nadmořské výšky ploch

č. plochy	lokalita	výška n. m.	souřadnice N	souřadnice E
J08	Jeseníky	1 214	50,06402	17,25768
K05	Krkonoše	1 199	50,76542	15,51603
K07	Krkonoše	1 150	50,70394	15,68958
KH2	Krušné hory	1 095	50.39014	12.98061
SJ8	Šumava	1 243	49,16736	13,18881

6.1.1 J08 Jeseníky

Plocha J08 spadá pod přírodní lesní oblast 27 Hrubý Jeseník. Výzkumná plocha se nalézá na území národní přírodní rezervace Praděd. Celé území spadá do klimatické oblasti C – chladné. Převládají zde západní větry. Plocha se nachází na jihovýchodní expozici svahu, tudíž je na závětrné straně svahu v nadmořské výšce 1 214 m n. m. Průměrná vegetační doba ve výšce 1 200 m n. m. je 80 dní. Průměrná roční teplota je kolem 4 °C, ve vegetačním období 9 °C. Průměrný roční úhrn srážek je 1 200 mm, ve vegetačním období 680 mm. Půdní typ podzol, geologickým podložím je fylit, místy s vložkami kvarcitu, metakonglomerátu, mramoru a různých metavulkanitů. Lesní typ 8S2 – svěží smrčina šťavelová (ÚHÚL, 2001a). Průměrný věk stromů je 187 let.

6.1.2 K05 a K07 Krkonoše

Plocha K05 a K07 spadá pod přírodní lesní oblast 22 Krkonoše. Obě plochy se nacházejí na území Krkonošského národního parku. Průměrná teplota okolo 4 °C, ve vegetačním období 10 °C. Průměrná délka vegetační doby ve výšce 1 000 m n. m. je 102 dnů. Průměrné srážky za rok jsou 1 322 mm, ve vegetační době 650 mm. V Krkonoších jsou zejména nebezpečné přepadové větry, které mají různý směr.

Plocha K05 se nachází v nadmořské výšce 1 199 m n. m., lesní typ 8K2 – kyselá smrčínová třtinová, geologické podloží středně zrnitý biotitický granit, půdní typ podzol. Nachází se na západní expozici svahu.

Plocha K07 se nachází ve výšce 1 150 m n. m., lesní typ 8F1 – svěží svahová kamenitá smrčina kapradinová s papratkou alpínskou, geologické podloží muskovitický svor až svorová rula, místy s biotitem, půdní typ taktěž podzol. Nachází se na východní expozici svahu (ÚHÚL, 2000). Průměrný věk stromů na ploše K05 je 192 let a na ploše K07 je 126 let.

6.1.3 KH2 Krušné hory

Plocha KH2 spadá pod přírodní lesní oblast 01 Krušné hory. Průměrná roční teplota je okolo 3 °C a ve vegetačním období 8 °C. Průměrné roční srážky 1 178 mm, ve vegetační době 580 mm. Nachází se ve výšce 1 095 m n. m., leží na jihovýchodní expozici svahu. Lesní typ 8K2 – kyselá smrčina třtinová, geologické podloží svory a ruly, půdní typ podzol modální (ÚHÚL, 1999). Průměrný věk stromů je 152 let.

6.1.4 SJ8 Šumava

Plocha J08 spadá pod přírodní lesní oblast 13 Šumava. Nachází se na území národní přírodní rezervace Černé a Čertovo jezero. Průměrná roční teplota je kolem 5 °C, průměrná teplota ve vegetačním období je 9 °C. Průměrné srážky za rok 1 100 mm, průměrné srážky ve vegetační době 500 mm. Plocha se nachází ve výšce 1 243 m n. m., na východní expozici svahu Jezerní hory. Lesní typ 8K2 – kyselá smrčina třtinová. Geologické podloží granát-sillimanit-biotit-muskovitická pararula svorového vzhledu, místy s andalusitem, půdní typ podzol (ÚHÚL, 2001b). Průměrný věk stromů je 184 let.

6.2 Odběr vzorků a následná úprava

Středy jednotlivých ploch byly vyznačeny železnými trubkami, pro případné určení středu plochy při opětovném přeměřování. Plochy byly kruhové o poloměru 17,84 m a o ploše 1 000 m². Na plochách byly pomocí technologie Field-Map (www.fieldmap.cz, Monitoring and Mapping Solutions, ČR) zaměřeny pozice všechny stromy, které měly průměr kmene nad 10 cm ve výšce 1,3 m od země. Field-Map zaměřuje vzdálenost od středu plochy ke stromu s odrazkou (přiložená ke kmeni) pomocí laseru a kompasu (měří úhly), pro výpočet polohy stromu na ploše. U každého stromu byl určen druh, průměr ve výšce 1,3 m nad zemí, celková výška a poloměr koruny. Vzorky pro zjištění hustoty dřeva byly odebrány nezávisle na počtu odebraných vzorků pro stanovení šířek letokruhů a to 26 - 37 vzorků na plochu. Pro analýzu šířky letokruhů byl stanoven minimální počet vývrtů na plochu, který činil 25 kusů v horní etáži, a proto byly plochy s nízkou hustotou stromů, která nedosahovala stanoveného počtu, rozšířeny. Plocha J08 a K07 byla rozšířena na kruhovou plochu s poloměrem 31,00 m o ploše 3 019,07 m². Plocha KH2 byla rozšířena na 2 000 m² s poloměrem 25,23 m. V rozšířené zóně byly měřeny stromy stejným způsobem a zjišťovány stejné údaje kromě celkové výšky a poloměru koruny. Vzorky pro letokruhovou analýzu byly odebrány z každého živého stromu Presslerovým nebozezem (obr. 7). Vývrty byly vrtány ve výšce 50 cm od země. Vrtali jsme mimo kořenové náběhy po vrstevnici, aby vzorky nebyly ovlivněny kompresním dřevem, a ze strany, kde je větší koruna. Vrtali jsme kolmo na podélnou osu kmene. Při vrtání byla snaha strom navrtat co nejbližší ke dřeni. Z každého stromu byly odebrány dva vzorky: jeden na měření šířek letokruhů a druhý na měření hustoty dřeva. Vzniklé otvory po vrtání byly ošetřeny oštěpařským voskem. V terénu byly vzorky vkládány do brček, aby se oddělily od ostatních a při převozu nepoškodily. V laboratoři se odebrané vzorky

vysušily, nalepily do dřevěných lamel a jejich povrch se zbrousil několika brusnými papíry se vzrůstající zrnitostí až 400 zrn/cm².



Obr. 7: Presslerův nebozez

Foto: Tomáš Knř



Obr. 8: Posuvný stůl s binolupou

Foto: Tomáš Knř

6.3 Měření vzorků

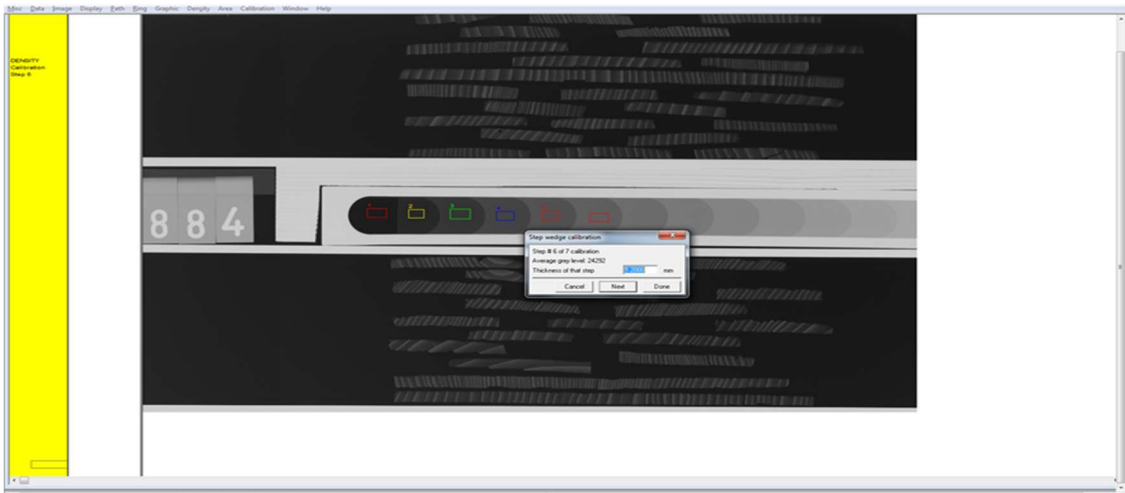
Poté se u jednotlivých zbroušených vývrtů měřila šířka letokruhů s použitím speciálního posuvného stolu LinTab (od firmy Rinntech, www.rinntech.de, Německo; obr. 8). Upravený vzorek se položí na měřicí stůl, který je propojený s počítačovým programem TsapWin (www.rinntech.de, Německo). Na vzorku pomocí binolupy (např.: Olympus) najdeme hranici prvního letokruhu. V jednom z okulárů je záměrný kříž, který si srovnáme s jeho hranicí. Pomocí polohovatelného závitu na levé straně si najdeme hranici druhého letokruhu. Naměřenou vzdálenost mezi letokruhy potvrdíme v programu a takto pokračujeme až na konec vzorku. Přesnost měření je 0,01 mm. Po naměření bylo provedeno křížové datování v programu PAST4 (Personal Analysis System for Tree-Ring Research).

6.4 Zpracování vzorků na hustotu dřeva

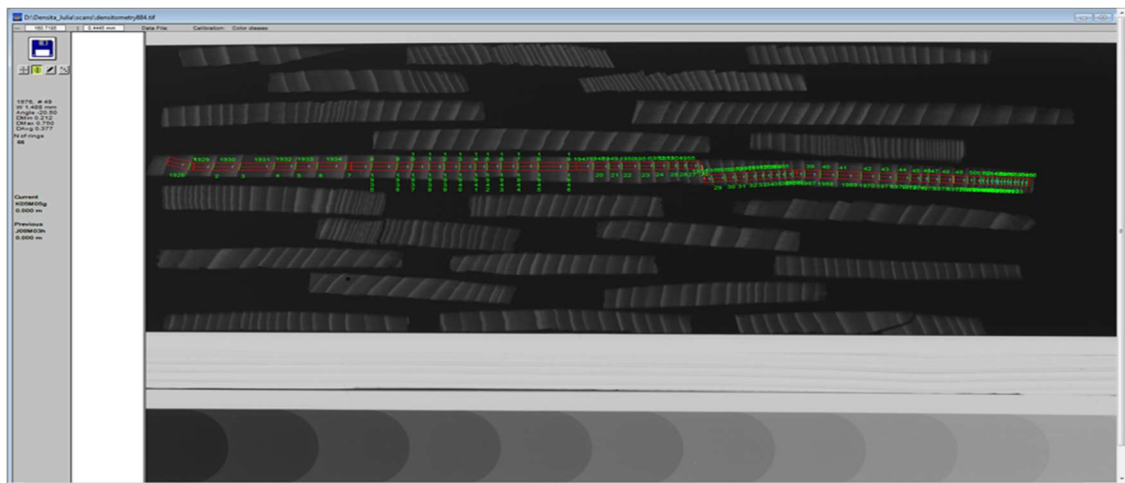
Hustotu dřeva jsme zjišťovali pomocí rentgenové denzitometrie v Institute of Wood Technology and Renewable Materials BOKU (Universität für Bodenkultur Wien). Jednotlivé vývrty byly nařezány cca na 1,4 mm tenké plátky kolmo na cévy (z tohoto důvodu je jeden vývrt rozdělen na více kousků), u každého kousku byla změřena tloušťka s přesností na 0,01 mm. Takto upravené vzorky byly vystaveny rentgenovému záření o síle 10 kV (24 mA) po dobu 25 minut spolu s kalibrační destičkou. Výsledné rentgenové snímky byly naskenovány Epson expression 10000 XL (www.epson.cz, Japonsko)

s rozlišením až 2400dpi do elektronické podoby a vyhodnocovány v programu WinDENDRO 2009 (www.regentinstruments.com, Kanada). Před každým měřením byla provedena kalibrace (obr. 9). U každého kusu se zadával název vzorku, tloušťka s přesností na 0,01 mm, lokalita a rok, kdy byl dokončen růst. Jednotlivé kusy se měřily od středu (obr. 10) a program automaticky identifikoval hranice letokruhů a v každém z letokruhu rozpoznával jarní a letní dřevo. Po naměření byla provedena kontrola, zda program správně vyhodnotil hranice letokruhů, případné chyby byly opraveny ručně. Pokud byla v programu objevena nekvalitní část vzorku (byla rozmazaná, či obsahovala reakční dřevo) byla přeskočena a neměřila se.

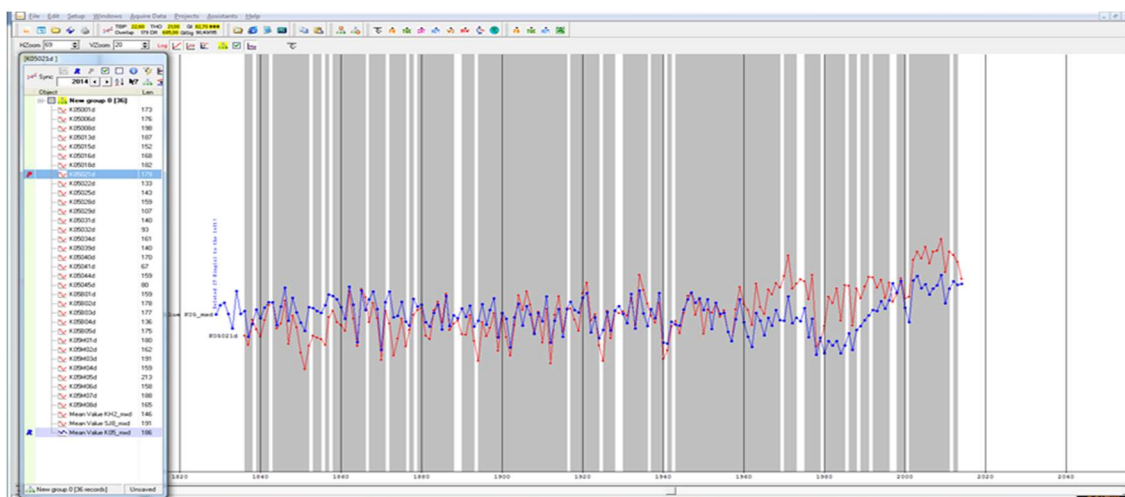
Při měření byly porovnávány významné roky (roky, kdy byl výrazně snížen růst) s již naměřenými a nadatovanými chronologiemi šířek letokruhů ze stejného stromu. Poté se jednotlivé kousky vzorku uložily na disk a po změření všech kousků jednoho vývrstu se nahrála data s informacemi o hustotě do textového souboru. Jakmile byla změřena celá lokalita, tak se v programu WinDENDRO 2009 exportovala data do formátu tuson (formát souboru, který se používá v dendrochronologii) kompatibilním s programem PAST4 (obr. 11). V programu WinDENDRO 2009 byla zároveň měřena hustota dřeva v každém letokruhu (průměrná, maximální a minimální hustota) a vzdálenost mezi letokruhy. Hustotu dřeva program rozpoznával na základě jednotlivých pixelů a srovnáním se známou hustotou kalibrační destičky na rentgenovém snímku. Na základě těchto údajů program přepočte hodnoty pixelů na hustotu dřeva v kg/m^3 . Pomocí programu RStudio byly jednotlivé kusy vzorků spojeny po jednotlivých vývrtech. Následně byla provedena kontrola datování v programu PAST4. Jestliže vzorky navzájem spolu nekorelovaly ve velikosti letokruhů, byla správná datace opravena v programu WinDENDRO 2009 a následně vše znovu zkontrolováno. Po správném nadatování na základě tlouštěk letokruhů byla provedena kontrola, jak vzorky navzájem mezi sebou korelují na základě maximální hustoty. Zde byly nalezeny některé extrémy, které po fyzickém zkontrolování byly způsobeny např.: chybou měření, při kterém bylo měřeno reakční dřevo, nebo byly způsobeny špatnou přípravou vzorků, přičemž byly letokruhy v těchto místech rozmazané a tím byla zkesleny data o hustotě; tyto chybné letokruhy byly ručně vymazány. Následně byla data vyexportována z programu PAST4 do formátu .xls (formát souboru používaný exceleem). Na vyhodnocení byla použita maximální, minimální a průměrná hustota letokruhu a šířka letokruhu.



Obr. 9: Ukázka kalibrace



Obr. 10: Ukázka měření vzorku v programu Windendro 2009



Obr. 11: Ukázka křížového datování v programu PAST 4

6.5 Zpracování dat

U hodnot hustoty dřeva a šířek letokruhů byly použity hodnoty posledních 5 let, z nichž se spočítala průměrná hodnota minimální, maximální a průměrné hustoty dřeva pro každý strom. V některých případech nebyla tato data změřena z důvodu rozbitého nebo jinak poničeného vzorku.

Pro odhad míry kompetice byl použit kompetiční index CI:

$$CI = (d_1 * d_2^{-1}) / dist$$

d_1 – průměr ovlivňujícího stromu

d_2 – průměr ovlivňovaného stromu

dist – vzdálenost mezi ovlivňujícím stromem a ovlivňovaným

(Hegyí, 1974).

Do výpočtu kompetičního indexu byly zahrnuty všechny stromy, jejichž zóna vlivu se překrývala se zónou vlivu vybraného stromu. Zóna vlivu byla odhadnuta na základě maximální možné (resp. 99% kvantilu měřených hodnot) velikosti koruny pro danou tloušťku stromu pomocí kvantilové regrese v programu a balíčku quantreg (Koenker, 2017). Díky nízkému množství dat na studijních plochách byla pro výpočet použita rozsáhlá databáze Katedry ekologie lesa ze smrkových pralesů Karpat (Schurman et al., 2018). Vztah velikosti koruny s tloušťkou stromu byl proložen přímkou procházející 99% kvantilem v datech (Primiciaet al., 2015). Výsledný vztah (zóna vlivu = 1,688 + 0,005 * průměr stromu ve výšce 1,3 m) byl použit jednotně na všech pěti plochách pro výpočet zóny vlivu na základě tloušťky stromu. Stromy, jejichž zóna vlivu přesahovala okraj plochy, byly vyřazeny z dalších analýz.

Vzdálenosti mezi jednotlivými stromy byly odvozeny z pozic stromů. Pro výpočet kompetičního indexu bylo potřeba zjistit, které stromy se navzájem ovlivňují, což bylo zjištěno na základě vzorce:

$$(v_1 + v_2) - \sqrt{(x_1 - x_2)^2 + (y_1 - y_2)^2}$$

v_1 – zóna vlivu ovlivňovaného stromu

v_2 – zóna vlivu ovlivňujícího stromu

x_1 – souřadnice na ose x ovlivňovaného stromu

x_2 – souřadnice na ose x ovlivňujícího stromu

y_1 – souřadnice na ose y ovlivňovaného stromu

y_2 – souřadnice na ose y ovlivňujícího stromu

Když podle vzorce vyšla kladná hodnota, byl sousední strom zahrnutý do výpočtu kompetičního indexu počítaného stromu.

6.5.1 Statistické vyhodnocení

Byly stanoveny tyto nulové hypotézy:

H_{01} : maximální hustota dřeva není závislá na kompetici

H_{02} : průměrná hustota dřeva není závislá na kompetici

H_{03} : minimální hustota dřeva není závislá na kompetici

H_{04} : šířka letokruhů není závislá na kompetici

Všechny hypotézy byly testovány za použití lineárního modelu regresivní analýzy v programu Excel. Nejprve byl vytvořen bodový graf, kde na ose X (závislá proměnná) byla použita kompetice a na ose Y (nezávislá proměnná) byla použita hustota dřeva (minimální, maximální a průměrná) a šířka letokruhu. Následně byla použita statistická analýza v Excelu (Data/Analýza dat/Regrese), jejíž výstupem bylo regresní koeficient, střední chyba regresního koeficientu, koeficient determinace, korelační koeficient a test významnosti. Nulová hypotéza byla zamítnuta, pokud hodnota testu významnosti byla větší než 0,05. Vztahy byly hodnoceny pro každou plochu zvlášť i společně pro všechny plochy.

7 Výsledky

V tabulce 2 jsou uvedeny průměrné hustoty dřeva na jednotlivých plochách, kde nejvyšší maximální hustota je na ploše KH2 1056,34 kg/m³. V tabulce 3 jsou uvedeny průměrné šířky letokruhů a kompetiční indexy na jednotlivých plochách, kde průměrný roční přírůst je nejmenší na ploše SJ8 0,91 mm, největší průměrný kompetiční index je na ploše K07.

Tabulka 2: Průměrné hustoty (minimální, průměrná, maximální) na jednotlivých plochách

č. plochy	n	ρ_{\min}	S_{\min}	V_{\min}	$\rho_{\text{prům}}$	$S_{\text{prům}}$	$V_{\text{prům}}$
J08	32	374,82	60,12	16,04	533,48	59,96	11,24
K05	10	359,08	51,08	14,22	539,50	51,10	09,47
K07	22	329,89	69,97	21,21	493,15	83,84	17,20
KH2	22	374,47	59,09	15,78	570,61	66,91	11,73
SJ8	12	337,28	78,20	23,19	508,13	81,64	16,07

Pokračování tabulky 2:

č. plochy	n	ρ_{\max}	S_{\max}	V_{\max}
J08	32	947,49	105,75	11,16
K05	10	960,48	297,049	30,92
K07	22	913,34	108,99	11,93
KH2	22	1056,34	91,17	08,63
SJ8	12	976,29	128,76	13,19

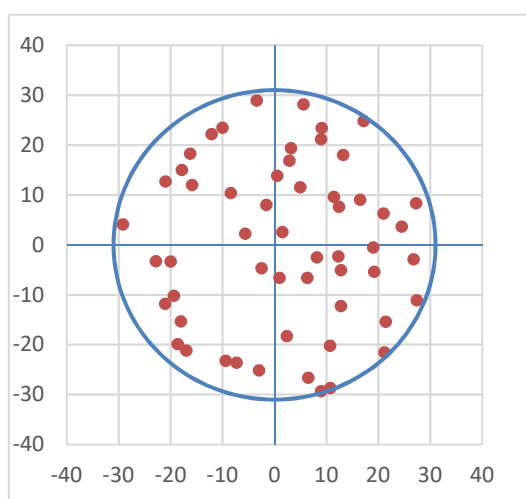
n - počet porovnávaných vzorků, ρ_{\min} – průměr z minimální hustoty dřeva na ploše (kg/m³), S_{\min} – směrodatná odchylka minimální hustoty dřeva (kg/m³), V_{\min} – variační koeficient minimální hustoty dřeva (%), $\rho_{\text{prům}}$ - průměr z průměrné hustoty dřeva na ploše (kg/m³), $S_{\text{prům}}$ - směrodatná odchylka průměrné hustoty dřeva (kg/m³), $V_{\text{prům}}$ - variační koeficient průměrné hustoty dřeva (%), ρ_{\max} – průměr z maximální hustoty dřeva na ploše (kg/m³), S_{\max} – směrodatná odchylka maximální hustoty dřeva (kg/m³), V_{\max} – variační koeficient maximální hustoty dřeva (%).

Tabulka 3: Průměrné šířky letokruhů a kompetiční indexy na jednotlivých plochách

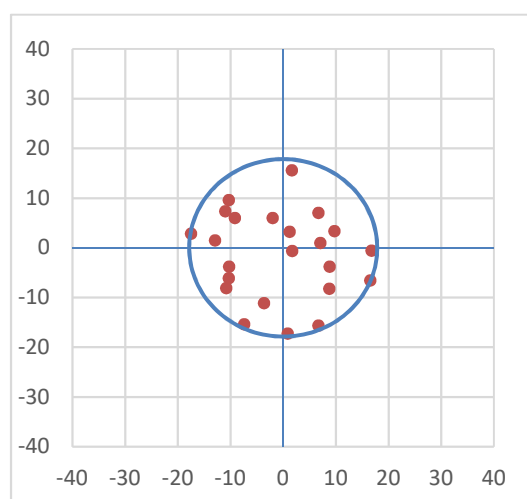
č. plochy	n	Š	s _š	v _š	CI	s _{CI}	v _{CI}
J08	41	1,24	0,78	62,36	0,96	0,74	76,99
K05	16	1,49	0,93	62,09	0,83	0,42	50,89
K07	45	2,17	1,23	56,62	2,75	6,68	242,55
KH2	22	2,23	1,01	45,30	0,68	0,27	40,41
SJ8	23	0,91	0,60	66,50	1,40	0,77	54,57

n - počet porovnávaných vzorků, Š – průměr šířek letokruhů na ploše (mm), s_š – směrodatná odchylka šířky letokruhů (mm), v_š – variační koeficient šířky letokruhů (%), CI - průměr kompetičních indexů, s_{CI} – směrodatná odchylka kompetičních indexů, v_{CI} – variační koeficient kompetičních indexů (%).

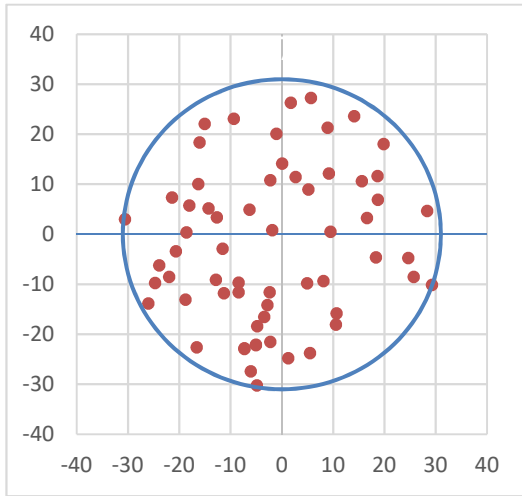
Na grafech 1 až 5 je zobrazeno rozmístění jednotlivých stromů na kruhové ploše (osy x, y jsou uvedeny v metrech). J08 (graf 1) a K07 (graf 3) jsou poloměry kruhové plochy 31 m, K05 (graf 2) a KH2 (graf 5) jsou poloměry kruhové plochy 17,84 m a SJ8 (graf 4) jsou poloměry kruhové plochy 25,23 m.



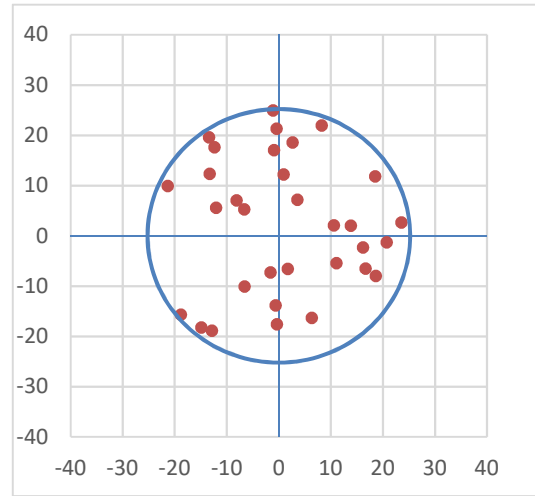
Graf 1: Rozmístění stromů na ploše J08



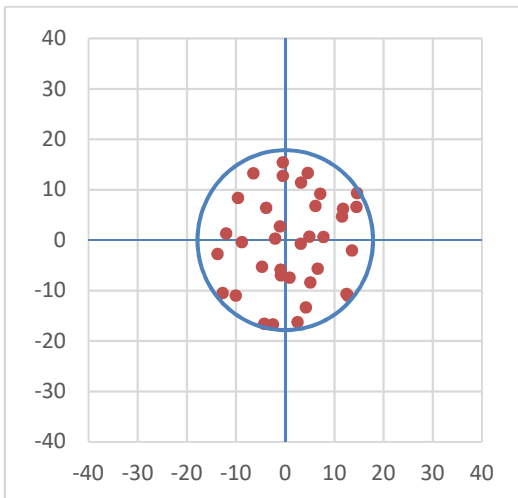
Graf 2: Rozmístění stromů na ploše K05



Graf 3: Rozmístění stromů na ploše K07



Graf 4: Rozmístění stromů na ploše KH2



Graf 5: Rozmístění stromů na ploše SJ8

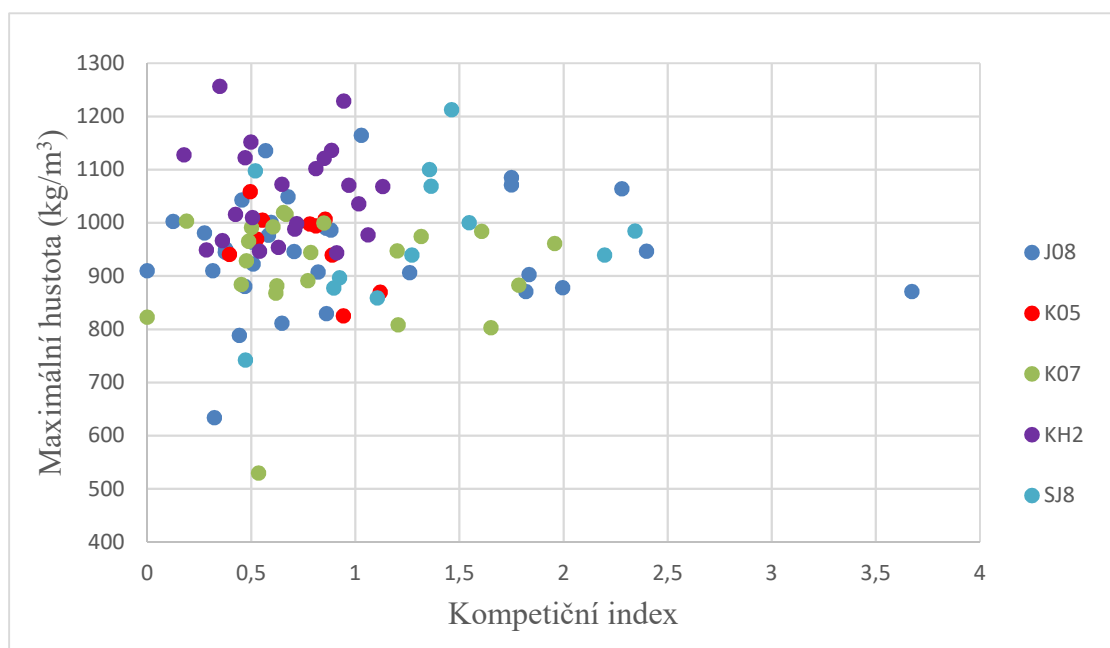
7.1 Vliv kompetice na maximální hustotu dřeva

Na základě výsledků (tab. 4) nelze H_{01} hypotézu zamítnout u žádné ze zkoumaných ploch (hodnoty p jsou větší než zvolená hladina významnosti 0,05). Závislost maximální hustoty dřeva na kompetici není prokázána. Na grafu 6 je zobrazena závislost maximální hustoty na kompetici pro všechny plochy. Podle rozmístění jednotlivých bodů, lze usuzovat, že maximální hustota není závislá na kompetici. V posledních pěti letech je průměr maximální hustoty ze všech ploch $970,79 \text{ kg/m}^3$.

Tabulka 4: Regresivní analýza maximální hustoty dřeva v závislosti na kompetici

č. plochy	n	b	S_b	r^2	r	p
J08	32	7,663	23,668	0,003	0,059	0,748
K05	10	-171,100	87,067	0,326	0,571	0,085
K07	22	8,563	46,196	0,002	0,041	0,855
KH2	22	-1,532	74,467	0,00002	0,005	0,984
SJ8	12	62,207	68,196	0,0768	0,277	0,383
Celková	98	-1,026	19,156	0,00003	0,005	0,957

n – počet porovnávaných vzorků, b – regresní koeficient (určuje sklon lineární spojnice trendu), S_b – střední chyba regresního koeficientu, r^2 – koeficient determinace (z kolika procent je závislá proměnná ovlivněná nezávislou proměnnou), r – korelační koeficient (síla závislosti), p – test významnosti



Graf 6: Zobrazení závislosti maximální hustoty dřeva na kompetici pro jednotlivé plochy

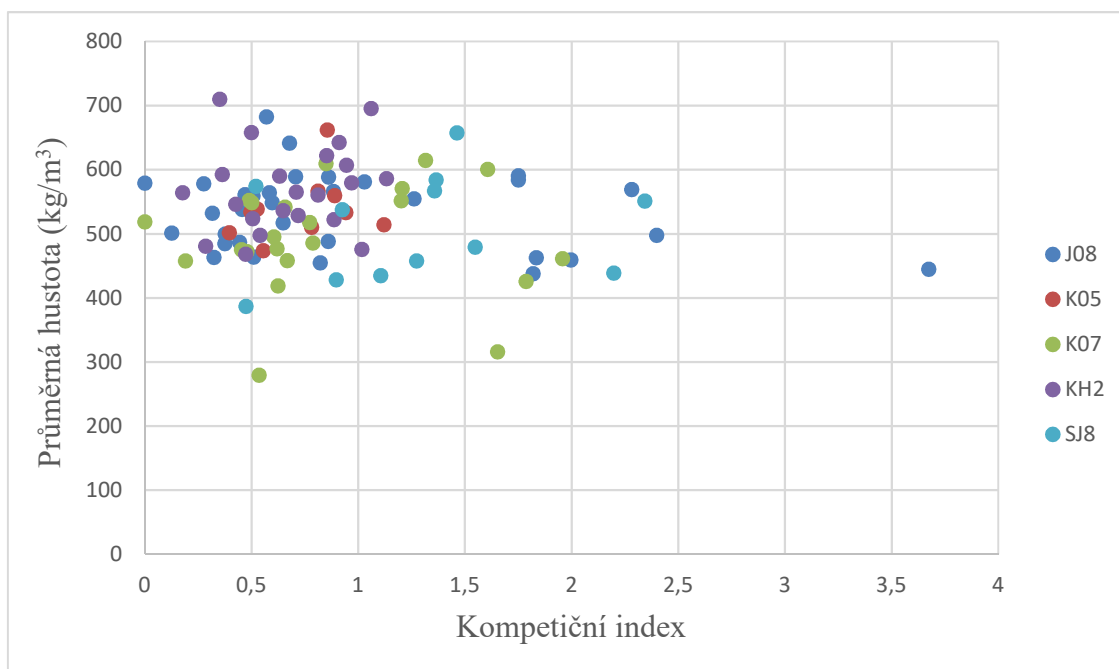
7.2 Vliv kompetice na průměrnou hustotu dřeva

Na základě výsledků (tab. 5) nelze H_0 hypotézu zamítnout u žádné ze zkoumaných ploch. Stejně jako u maximální hustoty se dá usuzovat, že průměrná hustota není na kompetici závislá. Stejně jako u maximální hustoty u plochy K05 vyšla střední síla korelačního koeficientu. Na grafu 7 je zobrazena závislost průměrné hustoty na kompetici pro všechny plochy. V posledních pěti letech je střední hodnota z průměrné hustoty ze všech ploch $528,97 \text{ kg/m}^3$.

Tabulka 5: Regresivní analýza průměrné hustoty dřeva v závislosti na kompetici

č. plochy	n	b	S_b	r^2	r	p
J08	32	-19,671	12,954	0,071	0,267	0,139
K05	10	69,162	73,779	0,099	0,315	0,376
K07	22	0,641	35,991	0,00002	0,004	0,986
KH2	22	40,214	53,912	0,027	0,165	0,464
SJ8	12	25,828	44,256	0,033	0,181	0,572
Celková	98	-13,737	12,360	0,013	0,113	0,269

n – počet porovnávaných vzorků, b – regresní koeficient (určuje sklon lineární spojnice trendu), S_b – střední chyba regresního koeficientu, r^2 – koeficient determinace, r – korelační koeficient, p – test významnosti



Graf 7: Zobrazení závislosti průměrné hustoty dřeva na kompetici pro jednotlivé plochy

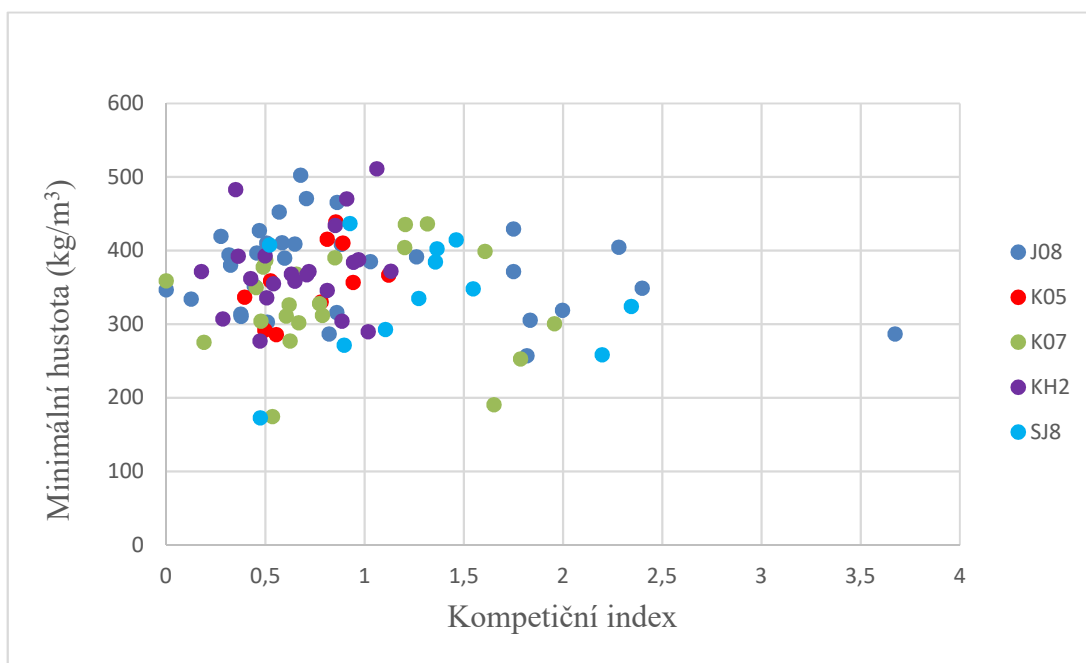
7.3 Vliv kompetice na minimální hustotu dřeva

Na základě výsledků (tab. 6) nelze H_{03} hypotézu zamítnout u žádné ze zkoumaných ploch. Stejně jako u maximální i průměrné hustoty se dá usuzovat, že závislost minimální hustoty na kompetici není. Stejně jako u maximální i průměrné hustoty u plochy K05 vyšla střední síla korelačního koeficientu. Na grafu 8 je zobrazena závislosti minimální hustoty na kompetici pro všechny plochy. V posledních pěti letech je průměr minimální hustoty ze všech ploch $355,11 \text{ kg/m}^3$.

Tabulka 6: Regresivní analýza minimální hustoty dřeva v závislosti na kompetici

č. plochy	n	b	S_b	r^2	r	p
J08	32	-21,693	12,882	0,086	0,294	0,103
K05	10	122,950	64,388	0,313	0,560	0,093
K07	22	-1,708	29,683	0,0002	0,013	0,955
KH2	22	37,739	47,519	0,031	0,175	0,436
SJ8	12	4,765	43,082	0,001	0,035	0,914
Celková	98	-12,260	10,991	0,013	0,113	0,267

n – počet porovnávaných vzorků, b – regresní koeficient (určuje sklon lineární spojnice trendu), S_b – střední chyba regresního koeficientu, r^2 – koeficient determinace, r – korelační koeficient, p – test významnosti



Graf 8: Zobrazení závislosti minimální hustoty dřeva na kompetici pro jednotlivé plochy

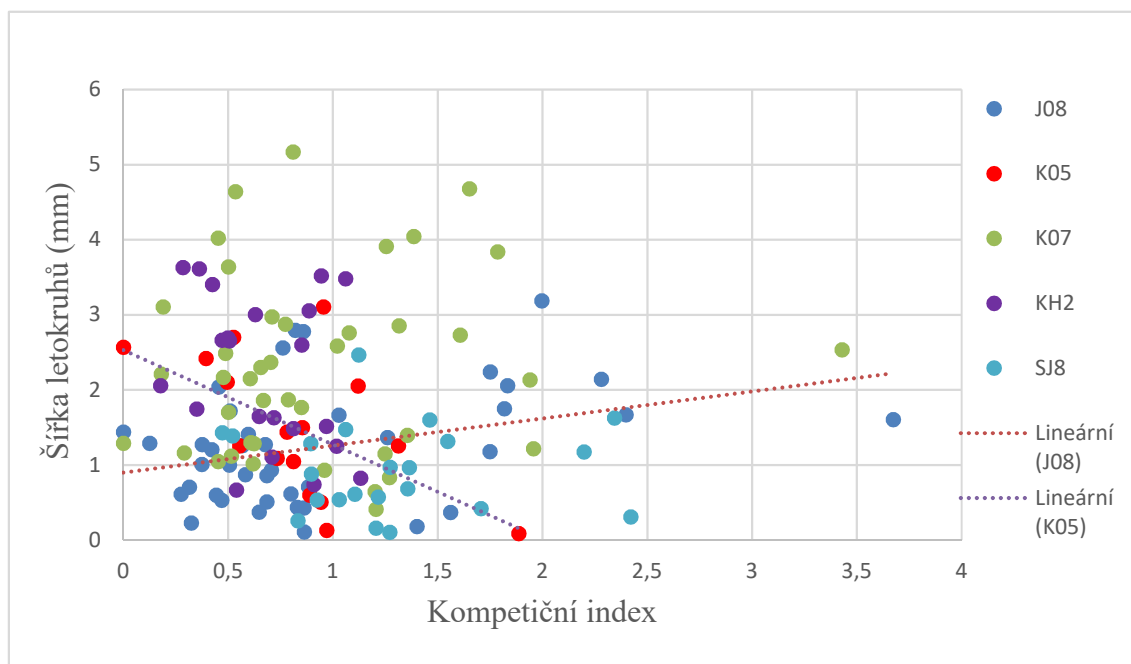
7.4 Vliv kompetice na tloušťkový přírůst

Na základě (tab. 7) výsledků je statisticky významná regresivní analýza u plochy J08 a K05 (v tabulce tučně vyznačeno) s tím, že u J08 vyšla síla korelačního koeficientu slabá a u K05 střední. Regresivní koeficient vyšel u J08 kladný a u K05 záporný. Záporný vyšel i u všech ostatních ploch, i když jsou statisticky nevýznamné. Na grafu 9 je zobrazena závislost šířky letokruhů na kompetici pro všechny plochy. U ploch J08 a K05 jsou body proloženy přímkou, kde je vidět směr závislosti. V posledních pěti letech je průměr šířky letokruhů ze všech ploch 1,61 mm.

Tabulka 7: Regresivní analýza šířky letokruhů v závislosti na kompetici

č. plochy	n	b	S _b	r ²	r	p
J08	41	0,324	0,143	0,117	0,342	0,029
K05	16	-0,260	0,100	0,327	0,572	0,021
K07	45	-1,356	0,803	0,062	0,249	0,098
KH2	22	-0,080	0,058	0,087	0,295	0,182
SJ8	23	-0,314	0,268	0,061	0,247	0,255
Celková	147	-0,028	0,024	0,009	0,097	0,242

n – počet porovnávaných vzorků, b – regresní koeficient (určuje sklon lineární spojnice trendu), S_b – střední chyba regresního koeficientu, r² – koeficient determinace, r – korelační koeficient, p – test významnosti



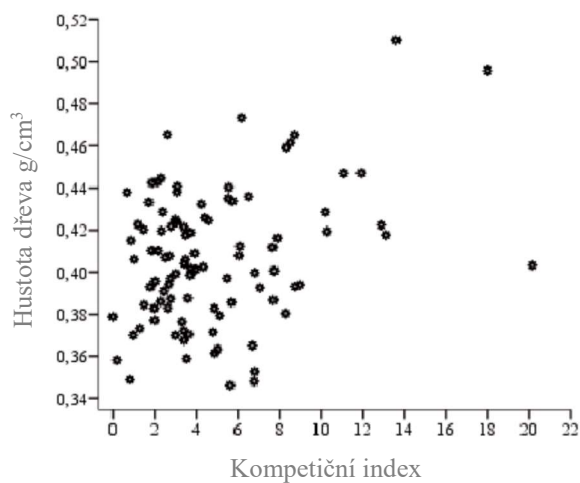
Graf 9: Zobrazení závislosti šířky letokruhů na kompetici pro jednotlivé plochy

8 Diskuze

Téměř všechny hypotézy vyšly jako statisticky nevýznamné, což může být způsobeno malým počtem vzorků.

Obecně bylo zjištěno, že jakýkoliv významný nárůst rychlosti růstu u jehličnatých druhů, jako je smrk ztepilý, procentuálně zvýší jarní dřevo a současně sníží jeho průměrnou hustotu. (Gerendiain et al., 2009; Mäkinen et al., 2002b)

Ve studii 80letého smrku černého byla zjištěna velmi malá závislost hustoty dřeva na hustotě porostu, kde pozorované odchylky se zdály být výsledkem velké hustoty stromů na hektar – 1 390 ks/ha. Dále uvádí, že hustota porostu může překročit limit 1 300 ks/ha, nad který není významný vliv hustoty porostu na hustota dřeva (Alteyrac et al., 2005). Ve studii v jižním Finsku bylo zjištěno, že se stoupající konkurencí stoupá i průměrná hustota dřeva (obr. 12; Gerendiain et al., 2009).



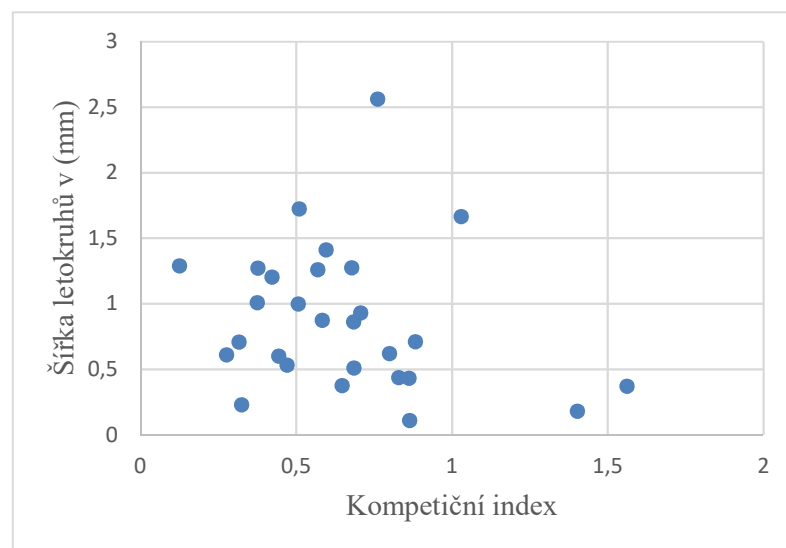
Obr. 12: Zobrazení závislosti průměrné hustoty dřeva na kompetici

Zdroj: Gerendiain, A. Z., Peltola, H., Pulkkinen, P., & Kellomäki, S. (2009). Effects of genetic entry and competition by neighbouring trees on growth and wood properties of cloned Norway spruce (*Picea abies*). *Annals of Forest Science*, 66(7), 806.

Studie hustoty dřeva u listnatých stromů (*Nothofagus betuloides* a *Nothofagus pumilio*) zjistily, že hustota dřeva je špatný indikátor kompetiční schopnosti (Fajardo, 2016).

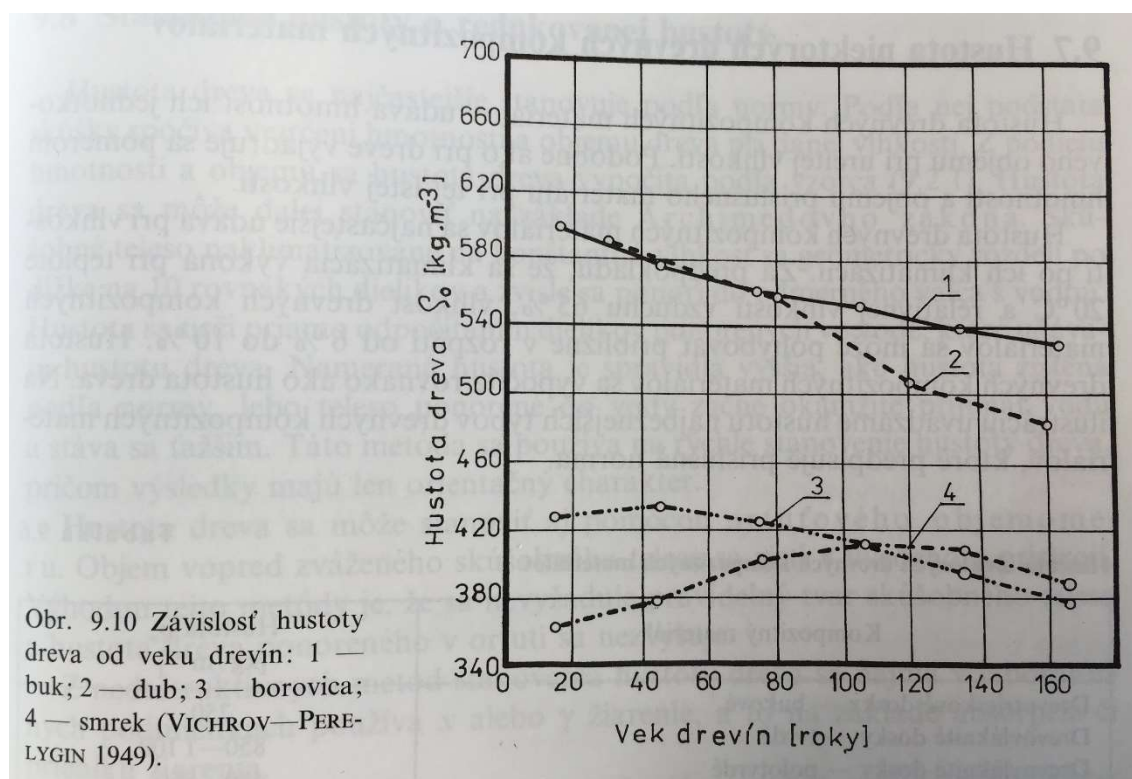
Ve studii, kde byl zkoumán vliv probírek na hustotu dřeva, bylo zjištěno, že silná a normální probírka vede pouze k mírnému snížení hustoty dřeva ve srovnání s hospodařením, kde jsou slabé probírky. Dále se zjistilo, že pouze 27 % celkových změn hustoty dřeva souviselo se změnou šířky letokruhů (Jaakkola et al., 2005).

Kompetice významně negativně ovlivňuje radiální roční přírůst (Cortini et al., 2016), protože konkurenční stromy můžou snížit půdní vodu, živiny a prostupnost světla (Nilsson et al., 1996). U ploch K07, KH2, SJ8 vyšla závislost šířky letokruhů na kompetici jako statisticky nevýznamná, naopak u plochy K05 a J08 vyšla jako statisticky významná. U všech ploch vyšla negativní korelace. Pouze u plochy J08 vyšla závislost šířky letokruhů na kompetici jako statisticky významná s pozitivní korelací. Což mohlo být způsobeno nevhodně zvoleným kompetičním indexem. Nebo je také možné ovlivnění mladými stromy, viz. graf 10. Po odstranění mladých stromů již regresní koeficient vykazuje zápornou hodnotu (-0,388). V tomto případě je hodnota p 0,25.



Graf 10: Plocha J08 bez mladých stromů

Jako další faktor, který mohl ovlivnit výsledky, by mohl být věk porostu (obr. 13). Tento faktor bych přisuzoval ovlivnění u plochy J08 a K07, kde nebyl porost stejnověký. Ostatní porosty jsou stejnověké.



Obr. 13: Závislost hustoty dřeva na věku dřeviny

Zdroj: Požgaj, A., Chovanec, D., Kurjatko, S., & Babiak, M. (1993). Štruktúra a vlastnosti dřeva. *Príroda*. 485 (171) str. ISBN 80-07-00600-1

Kompetice zásadně ovlivňuje prostorové uspořádání. U skupinovitého uspořádání kompetice snižuje významně přírůst, zatímco při náhodném uspořádání kompetice ovlivňuje růst stromu méně (Fraver et al., 2014).

Hustota dřeva se používá v denroklimatologii k detekci deficitu vody (suchého období), protože hustota dřeva reaguje na deficit vody. Hustota dřeva byla ovlivněna pouze klimatickými výkyvy v druhé půlce vegetačního období (Bouriaud et al., 2005). Maximální hustota dřeva a metoda odrazu modré jsou schopny identifikovat pozdní letní teploty obzvláště v lokalitách, kde jsou jehličnany omezeny teplotou (Rydval, submitted). Hustota dřeva pro denroklimatologii je potenciálně lepší než šířka letokruhu. Tato studie potvrzuje potenciál hustoty dřeva jako parametru pro klimatické rekonstrukce, protože není ovlivněna kompeticí a potenciálně tedy ani disturbancemi, jelikož disturbance mění kompetiční prostředí.

9 Závěr

Dle výsledků nebyl zjištěn vliv kompetice na přírůst u smrku ztepilého. Výsledky ukazují potenciál hustoty dřeva jako parametru pro klimatické rekonstrukce, protože není ovlivněna kompeticí a potenciálně tedy ani disturbancemi (disturbance mění kompetiční prostředí). Šířka letokruhů je těmito faktory ovlivněná, což komplikuje rekonstrukci střednědobých a dlouhodobých trendů klimatu.

Jako významný pokrok vidím poměrně novou metodu odrazu modré u jehličnanů, která by mohla nahradit měření maximální hustoty dřeva, a tím značně zrychlit další výzkumy, ať již v oblasti klimatologie nebo kompetičním vlivem.

Vzhledem k nízkému počtu studií na toto téma si myslím, že by se mělo pokračovat ve zkoumání vlivu kompetice na hustotu dřeva s použitím většího datového souboru a jiných druhů dřevin.

10 Seznam použitých zdrojů

10.1 Časopisy

Alteyrac, J., Zhang, S. Y., Cloutier, A., & Ruel, J. C. (2005). Influence of stand density on ring width and wood density at different sampling heights in black spruce (*Picea mariana* (Mill.) BSP). *Wood and fiber science*, 37(1), 83-94.

Bošel'a, M., Sedmák, R., Sedmáková, D., Marušák, R., & Kulla, L. (2014). Temporal shifts of climate–growth relationships of Norway spruce as an indicator of health decline in the Beskids, Slovakia. *Forest Ecology and Management*, 325, 108-117.

Bouriaud, O., Leban, J. M., Bert, D., & Deleuze, C. (2005). Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree physiology*, 25(6), 651-660.

Cortini, F., MacIsaac, D. A., & Comeau, P. G. (2016). White Spruce Growth and Wood Properties over Multiple Time Periods in Relation to Current Tree and Stand Attributes. *Forests*, 7(3), 49.

Čejková, A., & Kolář, T. (2009). Extreme radial growth reaction of Norway spruce along an altitudinal gradient in the Šumava Mountains. *Geochronometria*, 33(1), 41-47.

Dobbertin, M. (2005). Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, 124(4), 319-333.

Fajardo, A. (2016). Wood density is a poor predictor of competitive ability among individuals of the same species. *Forest Ecology and Management*, 372, 217-225.

Fraver, S., D'Amato, A. W., Bradford, J. B., Jonsson, B. G., Jönsson, M., & Esseen, P. A. (2014). Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning. *Journal of Vegetation Science*, 25(2), 374-385.

Fritts, H. C. (1971). Dendroclimatology and dendroecology. *Quaternary Research*, 1(4), 419-449.

Gerendiain, A. Z., Peltola, H., Pulkkinen, P., & Kellomäki, S. (2009). Effects of genetic entry and competition by neighbouring trees on growth and wood properties of cloned Norway spruce (*Picea abies*). *Annals of Forest Science*, 66(8), 806.

Hegy, F. (1974). A simulation model for managing jack-pine stands. *Growth models for tree and stand simulation*, 30, 74-90.

Chave, J., Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S. L., Swenson, N. G., & Zanne, A. E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology letters*, 12(4), 351-366.

Jaakkola, T., Mäkinen, H., & Saranpää, P. (2005). Wood density in Norway spruce: changes with thinning intensity and tree age. *Canadian Journal of Forest Research*, 35(7), 1767-1778.

Jacquin, P., Longuetaud, F., Leban, J. M., Mothe, F. (2016). X-ray densitometry for measuring wood density within tree rings: A review of existing principles and devices. *Annals of Forest*

Levanič, T., Gričar, J., Gagen, M., Jalkanen, R., Loader, N. J., McCarroll, D., Oven, P., & Robertson, I. (2009). The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees*, 23(1), 169-180.

Lindner, M., Fitzgerald, J. B., Zimmermann, N. E., Reyer, C., Delzon, S., van der Maaten, E., Schelhaas, M., Lasch, P., Eggers, J., van der Maaten-Theunissen, M., Suckow, F., Psomas, A., Poulter, B., & Hanewinkel, M. (2014). Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management?. *Journal of environmental management*, 146, 69-83.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M., J., & Marchetti, M., (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698-709.

Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H. P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H., & Spiecker, H. (2003). Large-scale climatic variability and radial increment variation of *Picea abies* (L.) Karst. in central and northern Europe. *Trees*, 17(2), 173-184.

Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H. P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H., & Spiecker, H. (2002a). Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 171(3), 243-259.

Mäkinen, H., Saranpää, P., & Linder, S. (2002b). Wood-density variation of Norway spruce in relation to nutrient optimization and fibre dimensions. *Canadian Journal of Forest Research*, 32(2), 185-194.

Mellert, K. H., Prietzel, J., Straussberger, R., Rehfuess, K. E., Kahle, H. P., Perez, P., & Spiecker, H. (2008). Relationships between long-term trends of air temperature, precipitation, nitrogen nutrition and growth of coniferous stands in Central Europe and Finland. *European journal of forest research*, 127(6), 507-524.

Nilsson, U., Gemmel, P. E. L. L. E., & Hällgren, J. E. (1996). Competing vegetation effects on initial growth of planted *Picea abies*. *New Zealand Journal of Forestry Science*, 26(1/2), 84-98.

Primicia, I., Camarero, J. J., Janda, P., Čada, V., Morrissey, R. C., Trotsiuk, V., Bače, R., Teodosiu, M., & Svoboda, 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.

Rybníček, M., Čermák, P., Kolář, T., & Žid, T. (2012a). Growth responses of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) to the climate in the South-Eastern part of the Českomoravská Upland (Czech Republic). *Geochronometria*, 39(2), 149-157.

- Rybníček, M., Koňasoá, E., Koňas, P., & Kolář, T. (2012b).** The decrease in basic density of spruce (*Picea abies* (l.) karst.) in the past thirty years. *Wood Res*, 57, 531-544.
- Rydval, M., Druckenbrod, D. L., Svoboda, M., Trotsiuk, V., Janda, P., Mikoláš, M., Čada, V., Bače, R., Teodosiu, M., & Wilson, R. J. S. (submitted).** Influence of sampling and disturbance history on climatic sensitivity of temperature limited conifers. *Journal of Biogeography*.
- Rydval, M., Druckenbrod, D., Anchukaitis, K. J., & Wilson, R. (2015).** Detection and removal of disturbance trends in tree-ring series for dendroclimatology. *Canadian Journal of Forest Research*, 46(3), 387-401.
- Rydval, M., Larsson, L. Å., McGlynn, L., Gunnarson, B. E., Loader, N. J., Young, G. H., & Wilson, R. (2014).** Blue intensity for dendroclimatology: should we have the blues? Experiments from Scotland. *Dendrochronologia*, 32(3), 191-204.
- Schurman, J. S., Trotsiuk, V., Bače, R., Čada, V., Fraver, S., Janda, P., Kulakowski, D., Labusova, J., Mikoláš, M., Nagel, A., T., Seidl, R., Synek, M., Svobodová, K., Chaskovskyy, O., Teodosiu, M., & Svoboda, M. (2018).** Large-scale disturbance legacies and the climate sensitivity of primary *Picea abies* forests. *Global change biology*.
- Schweingruber, F. H., Fritts, H. C., Bräker, O. U., Drew, L. G., & Schär, E. (1978).** The X-ray technique as applied to dendroclimatology. *Tree-Ring Bulletin*.
- Splechtna, B. E., Gratzer, G., & Black, B. 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.
- Svoboda, M., & Zenáhlíková, J. (2009).** Historický vývoj a současný stav lesa v NP Šumava kolem „Kalamitní svážnice“ v oblasti Trojmezné. *Amphibia-Reptilia*, 26, 223-230.
- Swenson, N. G., & Enquist, B. J. (2007).** Ecological and evolutionary determinants of a key plant functional trait: Wood density and its community-wide variation across latitude and elevation. *American Journal of Botany*, 94(3), 451-459.

Tremel, V., Kašpar, J., Kuželová, H., & Gryc, V. (2015). Differences in intra-annual wood formation in *Picea abies* across the treeline ecotone, Giant Mountains, Czech Republic. *Trees*, 29(2), 515-526.

ÚHÚL, (1999). Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 1 – Krušné hory (Platnost 1999–2018). – Ms., Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, Brandýs nad Labem.

ÚHÚL, (2000). Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 22 – Krkonoše (Platnost 2000–2019). – Ms., Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, Brandýs nad Labem.

ÚHÚL, (2001a). Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 27 – Hrubý Jeseník (Platnost 2001–2020). – Ms., Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, Brandýs nad Labem.

ÚHÚL, (2001b). Oblastní plán rozvoje lesů, PLO 13 – Šumava (Platnost 2001–2020). – Ms., Ústav pro hospodářskou úpravu lesů, Brandýs nad Labem.

Wilson, R. J., & Hopfmueller, M. (2001). Dendrochronological investigations of Norway spruce along an elevational transect in the Bavarian Forest, Germany. *Dendrochronologia*, 19(1), 67-79.

Wilson, R., Rao, R., Rydval, M., Wood, C., Larsson, L. Å., & Luckman, B. H. (2014). Blue Intensity for dendroclimatology: The BC blues: A case study from British Columbia, Canada. *The Holocene*, 24(11), 1428-1438.

10.2 Knižní zdroje

Cook, E. R., & Kairiukstis, L. A. (2013). *Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences.* Springer Science & Business Media. 394 str.

Drápela, K., & Zach, J. (1995). *Dendrometrie:(dendrochronologie).* Mendelova zemědělská a lesnická univerzita. 152 str. ISBN 80-7157-178-4

Frelich, L. E. (2002). *Forest Dynamics and Disturbance Regimes: Studies From Temperate Evergreen-Deciduous Forests.* Cambridge: Cambridge University Press. 266 str. ISBN: 9780521650823.

Gandelová, L., Horáček, P., & Šlezingerová, J. (2002). Nauka o dřevě. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita. 2. vyd. Brno. 176 str. ISBN: 80-7157-577-1

Koblížek, J. (2006). Jehličnaté a listnaté dřeviny našich zahrad a parků. 2. vyd. Tišnov, Sursum, 551 str. ISBN 80-7323-117-4.

Musil, I., & Hamerník, J. (2003). Jehličnaté dřeviny: přehled nahosemenných i výtrusných dřevin: lesnická dendrologie 1. Česká zemědělská univerzita v Praze. 177 str. ISBN 80-213-0992

Pallardy, S. G. (2008). Physiology of woody plants. Academic Press. 3th edition. 454 str. ISBN: 978-0-12-088765-1

Požgaj, A., Chovanec, D., Kurjatko, S., & Babiak, M. (1993). Štruktúra a vlastnosti dreva. Príroda. 485 str. ISBN 80-07-00600-1

Speer, J. H. (2010). Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press. The Arizona Board of Regents. 333 str. ISBN: 978-0-8165-2684-0

Tjoelker, M. G., Boratynski, A., & Bugala, W. (2007). Biology and ecology of Norway spruce (Vol. 78). Springer Science & Business Media. 473 str. ISBN-13 978-83-60247-62-4

10.3 Internetové zdroje

Koenker, R., (2017). quantreg: Quantile Regression. R package version 5.34. Dostupné z < <https://CRAN.R-project.org/package=quantreg> >

Národní geoportál INSPIRE. 2010. [online]. Mapové kompozice. [cit. 2018-03-03]. Dostupné z < <https://geoportal.gov.cz/web/guest/map> >

www.itis.gov. 2010. [online]. Picea abies (L.) Karst. [cit. 2016-04-05]. Dostupné z < http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=183289 >