

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Přírodovědecká fakulta

**Iniciální výzkum náchylnosti smrku ztepilého k napadení
lýkožroutem smrkovým z hlediska dlouhodobého
působení stresových faktorů**

Diplomová práce

Bc. Miroslav Kotrc

Školitel: RNDr. Tomáš Kučera PhD.

České Budějovice 2014

Kotrc, M., 2014: Iniciální výzkum náchylnosti smrku ztepilého k napadení lýkožroutem smrkovým z hlediska dlouhodobého působení stresových faktorů. [Initial study of predisposition of Norway spruce to bark beetle attack in relation to long term effects of multiple stress. Mgr. Thesis, in Czech.] – 52p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotation:

This thesis is a contribution to understanding of predisposition of solitary Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) to bark beetle (*Ips typographus* (L.)) attack. The predisposition is estimated from long term effects of multiple stress, which are determined by tree crown transformation. By virtue of created model, it was documented that some environmental variables could have considerable effect on tree crown transformation. Tree crown transformation is generally considered a mirror of spruce health status.

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

V Českých Budějovicích, dne 12. prosince 2014.

.....
Bc. Miroslav Kotrc

Poděkování:

Rád bych poděkoval všem, kteří jakkoli přispěli ke vzniku této práce. Především svému školiteli RNDr. Tomáši Kučerovi PhD. za odborné vedení a mnoho hodin strávených konzultací metod, výsledků a samotného textu diplomové práce. Dále bych rád poděkoval doc. Ing. Janu Wildovi PhD. za poskytnutí mapových vrstev v prostředí GIS, Mgr. Stanislavu Grillovi za cenné rady ke zpracování dat v prostředí GIS, Mgr. Petru Blažkovi za rady týkající se statistického zpracování, Tomáši Jehlíkovi za pomoc při sběru dat v terénu a následnou pomoc při přepisování dat do prostředí tabulkového editoru, a své rodině za příznivé prostředí při psaní práce a podporu během celého studia. V neposlední řadě musím vyjádřit obrovské poděkování Bc. Zdence Herové za pomoc při sběru dat v terénu a psychickou podporu po celou dobu tvorby této práce.

Obsah:

1. Úvod.....	1
2. Literární přehled.....	2
2.1. Zdravotní stav smrku ztepilého	2
2.1.1. Stresové faktory.....	2
2.1.2. Vliv podmínek prostředí na růst a odolnost stromu.....	4
2.2. Retrospektivní sledování zdravotního stavu	15
2.2.1. Reakce na stresové faktory.....	15
2.2.2. Spojení transformace koruny s vlivy vnějších podmínek a napadením lýkožroutem	15
3. Materiál a metody	16
3.1. Charakteristika studovaného území	16
3.1.1. Administrativní členění.....	16
3.1.2. Obecný popis.....	17

3.1.3.	Geologie	17
3.1.4.	Klima.....	17
3.1.5.	Vodstvo	18
3.1.6.	Vegetační kryt	18
3.2.	Podmínky ovlivňující terénní sledování	21
3.3.	Popis použitých metod	21
3.4.	Způsob vyhodnocení dat	27
4.	Výsledky.....	28
5.	Diskuse	38
6.	Anotace.....	43
7.	Anotation	43
8.	Citovaná literatura.....	44
9.	Přílohy	50

1. Úvod

Většina studií zabývajících se náchylností smrku k napadení lýkožroutem je zaměřena na smrky rostoucí v porostu. Tato práce si klade za cíl objasnit zmíněnou problematiku na úrovni jednotlivých, soliterně rostoucích stromů, a jejich malých skupin. Jako zkoumaná lokalita byla vybrána centrální část Šumavy, ležící v Národním parku Šumava a přilehlé části CHKO Šumava. V této oblasti se nachází velké množství soliterních smrků, které zde rostou na kamenných snosech a na základech dnes již neexistujících budov. Plochy, na kterých stromy rostou, byly dříve zemědělsky využívány, události kolem druhé světové války však vedly ke změně jejich využití. Území bylo vylidněno a zemědělské plochy jsou od té doby využívány pouze extenzivně, především k pastvě skotu, či kosení píce. Některé plochy byly po válce zalesněny, či zarostly samovolným náletem dřevin.

Tato práce je příspěvkem k pochopení problematiky vlivu podmínek prostředí na zdravotní stav stromů. Jedná se o syntézu znalostí z oborů lesnictví, fyziologie rostlin, geobotaniky a krajinné ekologie za účelem vysvětlení vlivu environmentálních faktorů na náchylnost smrku k napadení lýkožroutem. Cílem práce je pomocí změn struktury koruny stromu určit rozsah a původ působícího stresu, což může do jisté míry předpovědět pravděpodobnost následného napadení stromu lýkožroutem.

2. Literární přehled

2.1. Zdravotní stav smrku ztepilého

Zdravotní stav smrku, či jiného stromu reflektuje z velké části působení vnějších podmínek. Pokud jsou tyto podmínky, ať už přírodního či antropogenního původu, mimo růstové optimum smrku, způsobují stromu fyziologický stres (Procházka 1998, Šantrůčková et al. 2010, Osakabe et al. 2011)

Všechny ekosystémy, včetně porostů smrku, se vyznačují přizpůsobivostí a samořídícími mechanismy. Tyto vlastnosti mohou být porušeny při jejich mimořádné zátěži, která může být přechodná, nebo dlouhodobě působící. Za přechodné zátěže se považují i výrazná narušení, jsou jimi například záplavy, laviny, požár, sucho, mráz, či kalamity hmyzu. Mezi dlouhodobě působící se počítají například znečištění ovzduší a vody, nebo nepřiměřené využívání ekosystému (Larcher 1988).

2.1.1. Stresové faktory

Stresem se rozumí vystavení rostliny mimořádně nepříznivým biotickým a abiotickým podmínkám (Larcher 1988, Osakabe et al. 2011). Stres nemusí znamenat přímé ohrožení života, ale vyvolává poplachovou reakci rostliny, jako například adaptační nebo obrané odezvy (Procházka 1998, Niinemets 2010). Pokud je rostlina v klidovém stadiu (např. suchá spora, či stav zimní dormance), není náchylná k poškození stresem (Larcher 1988).

Proti stresu se mohou rostliny bránit pomocí ochranných struktur, u jehličnanů je to zejména vrstva kutikuly na povrchu jehlic; jedná se o ochranu pasivní. Rostliny mají taktéž

vyvinuty mechanismy aktivní odolnosti, omezující dopad stresových faktorů. Poté, co stresové faktory začnou negativně působit na buněčné struktury, spouští se kaskáda procesů označovaná jako stresová reakce (Procházka 1998, Niinemets 2010). Schéma stresové reakce je následující. Na začátku působení stresového faktoru dochází k poškození buněčných struktur a funkcí, nastává tzv. poplachová fáze. Pokud není působení stresu letální, následuje aktivace kompenzačních mechanismů, tzv. restituční fáze. Pokud rostlina dokáže vykompenzovat působení škodlivého faktoru, dochází ke zvýšení odolnosti, tzv. rezistenční fázi. Jestliže ale stres působí dlouhodobě a intenzivně, může dojít k dalšímu poklesu odolnosti, nastává tzv. fáze vyčerpání (Cudlín et al. 2001).

Stresové faktory působí různým způsobem a rostlina na ně odpovídá složitým sledem reakcí. Vývoj stresové reakce a její důsledek je ovlivněn silou a dobou působení stresoru, stejně jako genetickými predispozicemi rostliny, označovanými jako adaptační schopnosti (Niinemets 2010). Působení stresu může vést k přechodné rezistenci, která se označuje termínem aklimace. Aklimace může být krátkodobá, například tvorba specifických produktů metabolismu, nebo trvalejší, tj. tvorba nových orgánů či změna vnitřní struktury (Procházka 1998). U smrku se například při působení stresových faktorů, které vede ke ztrátě asimilačního aparátu, tvoří sekundární výhony (Cudlín et al. 2001).

Zvýšení odolnosti je možné za cenu zvýšení energetických výdajů potřebných ke tvorbě metabolitů či nových struktur a k jejich udržení. Energie vynaložená k tomuto procesu nemůže být potom použita pro tvorbu biomasy (Mohammed et al. 1997, Niinemets 2010). Než se tento nedostatek vyrovná, trvá to někdy i po zbytek vegetační sezóny (Procházka 1998). Posuzování působení stresových faktorů v přírodních podmínkách je ztěžováno tím, že většinou působí několik faktorů najednou. Například nadměrné oslunění, společně s vysokou teplotou a suchem. Synergické působení stresových faktorů může

účinkovat velmi odlišně ve srovnání se samostatným vlivem jednotlivých faktorů (Uhlířová et al. 1996). Stres může také působit na jednu část stromu, například na kořeny, ale to může sekundárně vyvolat stres i v ostatních orgánech, například asimilačním aparátu (Niinemets 2010).

2.1.2. Vliv podmínek prostředí na růst a odolnost stromu

2.1.2.1. Abiotické podmínky

2.1.2.1.1. Teplota

Rostliny jsou poikilotermní organismy, tj. takové, jejichž teplota má neustále sklon vyrovnávat se teplotě prostředí. Avšak nadzemní části rostlin si stále vyměňují energii se svým okolím, proto se může jejich teplota výrazně lišit od teploty okolního vzduchu. Z tohoto důvodu je vždy důležité brát v potaz energetickou bilanci stanoviště (Larcher 1988).

Teplota je pro rostlinu, potažmo strom, důležitá zejména z fyziologického hlediska. Především probíhá každý životní pochod v jiném teplotním rozmezí, má svou optimální průběhovou teplotu, mimo kterou je tento pochod méně účinný (Larcher 1988, Mäkinen et al. 2002, Hlásny & Sitková 2010).

Optimální roční průměrná teplota pro růst smrku ve střední Evropě by měla být 6°C a více, za předpokladu že strom je dobře zásoben vodou. K vysokým teplotám je smrk citlivější než k teplotám nízkým. Pozdní mrazy pro něj nejsou tak vysokým limitujícím faktorem jako například pro jedli, ale opakované odmrazání výhonů dokáže znatelně zpomalit jeho růst např. v mrazových kotlinách (Musil & Hamerník 2007).

2.1.2.1.2. Vodní poměry

Voda tvoří většinu hmoty rostlinného těla a při metabolismu dochází k jejímu neustálému příjmu a výdeji. Vodní poměry na stanovišti jsou proto jedním z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících život stromu (Larcher 1988). Nedostatek vody je nejdůležitějším abiotickým faktorem omezujícím růst a produktivitu, zejména u stromů náročných na zásobení vodou, jakým je i smrk (Nordborg & Welander 2001, Mäkinen et al. 2002). Zásoba vody v rostlinných pletivech a půdě vystačí obvykle pouze na krátkou dobu a srážky jsou často nepravidelné a náhodné. Delší období sucha se podepisují na rostlině souborem znaků označovaných souhrnně jako tzv. vodní stres (Larcher 1988, Sohn et al. 2013). Nelze přesně stanovit, jak velký stres působí, zejména z důvodu komplikovaných vztahů mezi množstvím vody v rostlině a v okolním prostředí. Proto se hodnotí znaky ukazující stav vody v rostlině, například vodní potenciál buněk, nebo jejich sytostní deficit (Procházka 1998). Už při malé ztrátě vody se měřitelně zpomaluje růst, dlouhivý růst buněk je na nedostatek vody nejcitlivější. Při větší ztrátě vody dochází k rychlým změnám aktivity enzymů a dalším reakcím, především snížení fotosyntézy (Procházka 1998, Hlásny & Sitková 2010).

Stejně jako sucho, dokáže i přílišné zamokření působit stromu stres. Pokud strom není adaptován na podmínky zamokření, v kořenové zóně dochází k nedostatečnému zásobování kyslíkem a tím i snížení příjmu živin (Hlásny & Sitková 2010). Hlavní fyziologickou odezvou na zamokření je zpomalení procesů náročných na energii, aby mohla být stresová situace překonána. Pokud působí tento stres dlouho, strom nedokáže udržovat zásobování orgánů asimiláty a dochází k postupnému odumírání stresovaných tkání (Kreuzwieser & Rennenberg 2014).

2.1.2.1.3. Vítr

Vítr je abiotickým faktorem, který láme větve, přetrhává kořeny, vyvrací a láme stromy, pokud jeho rychlost překročí určitou hranici (Stolina et al. 1985). Síla větru je větší ve vyšší výšce nad zemí, proto jsou vyšší stromy vlivem vyššího náporu větru ohroženy více, než stromy nižšího vzrůstu. Bylo též zjištěno, že ohroženost stromu se zvyšuje s výškou těžiště koruny a menším průměrem kmene v místě těžiště (Pfeffer 1961, Peltola et al. 1997). Tyto parametry jsou spolu s mělkou kořenovou soustavou časté u smrku, který považován za větrem zvláště ohroženou dřevinu (Musil & Hamerník 2007, Overbeck & Schmidt 2012).

2.1.2.1.4. Působení sněhu, námrazy a ledovky

Dřeviny ohrožuje nejvíce mokrý sníh padající při teplotě kolem 0°C, který je dvojnásobně těžší, než sníh padající při teplotách pod bodem mrazu. Sníh zatěžuje koruny, míra zatížení závisí na tvaru koruny, typu větvení a pružnosti větví. Smrk tak díky svým vlastnostem zadrží více sněhu než například buk, či bříza (Stolina et al. 1985, Peltola et al. 1997). Sníh působí vrcholové, nebo korunové zlomy a pokud není půda zmrzlá, tak i vývraty (Pfeffer 1961, Peltola et al. 1997). Smrky s hřebenitým větvením jsou odolnější ke škodám způsobeným sněhem. Hřebenité větvení se vyznačuje větvemi druhého řádu visícími dolů, na kterých se udrží méně sněhu a ze kterých sníh snadněji spadá (Musil & Hamerník 2007).

Termín námraza označuje horizontální srážky vznikající z mlhy při teplotách pod bodem mrazu za působení silnějšího větru. Tento jev se často vyskytuje ve smrkovém vegetačním stupni. Na silně podchlazeném povrchu (pod 0°C) se tvoří ze vzdušné vlhkosti při slabém oteplení vrstva ledu, která vlivem jednostranného působení větru nerovnoměrně

zatěžuje strom. Tím vznikají zlomy větví, či vrcholové, korunové, až kmenové zlomy. Ledovka je podobný úkaz, zatěžující strom rovnoměrněji, vznikající bez působení větru (Stolina et al. 1985). Námrazou a ledovkou je nejvíce ohrožený hřebenitý typ větvení, protože visící větve druhého řádu snadněji „vyčesávají“ vodu z namrzající mlhy, což způsobuje větší zatížení námrazou či ledovkou. Z tohoto hlediska je mnohem odolnější deskovitý typ větvení smrku, který má větve druhého řádu rostlé vodorovně (Musil & Hamerník 2007).

2.1.2.1.5. Půda a vliv hornin z podloží

Půda vzniká ze zbytků odumřelých organismů a ze zvětralých hornin z podloží. Odráží tedy charakter matečných hornin na dané lokalitě. Vlastnosti a složení půdy závisí na půdotvorných činitelích, kterými jsou (kromě podloží) podnebí a půdní živočichové (Procházka 1998). Pro růst stromu je důležitá úživnost půdy, která je dána především obsahem humusu, jílu a písku, a zároveň dostupností vody, vzduchu a minerálních živin. Důležitým atributem půdy je též pH a obsah těžkých kovů, či zasolení (Brunner et al. 2002, Kaňa et al. 2013) . Optimální hodnota pH půdy pro smrk se uvádí v rozmezí 4-5. Podstatnými parametry jsou dále především obsah půdní vody a provzdušnění půdy (Musil & Hamerník 2007). Smrk, který je jinak na obsah živin v půdě celkem nenáročný, vykazuje zvýšenou citlivost především na nedostatek hořčíku, na který reaguje žloutnutím jehlic (Uhlířová et al. 1996, Vacek et al. 2009).

2.1.2.1.6. Nadmořská výška

Vliv nadmořské výšky je důležitým faktorem pro růstové podmínky dřevin. S rostoucí nadmořskou výškou se zvyšuje extrémnost podmínek, vlivem čehož se uvolňuje zápoj porostu a snižuje vzrůst stromů. Stromy mají sbíhavější kmen, delší korunu, mohutnější a lépe ukotvenou kořenovou soustavu. Díky tomu jsou stromy schopny lépe odolávat působení větru (Stolina et al. 1985).

Spolu s rostoucí nadmořskou výškou a tím i extrémnějším působením větru a námrazy by mělo ubývat stromů hřebenitého typu větvení a přibývat stromů s větvením typu deskovitého, existují však časté výjimky (Musil & Hamerník 2007).

2.1.2.1.7. Reliéf, sklonitost a orientace svahu.

Reliéf je faktorem významně ovlivňujícím klima, považuje se za příčinu různých lokálních odchylek od celkového klimatu dané oblasti. Například vrcholový a inverzní fenomén reflektují právě vliv reliéfu na změny klimatu. Tvar terénu určuje rychlost a míru vsakování a odtékání dešťové vody, má vliv na mocnost vrstvy půdy a její vodní režim (Neuhäuslová et al. 1998).

Mikroklimatické podmínky zapříčiněné topografií terénu mohou významně ovlivnit zdravotní stav stromu (Kautz et al. 2013). Pokud strom roste na svahu orientovaném na sever, bývá méně stresován například nadměrným osluněním, či přehříváním kmene (Jakuš et al. 2011).

V závislosti na uspořádání svahů v terénu lze tvrdit, že v horských podmínkách jsou stromy rostoucí v údolích více ohroženy působením větru. Vítr přecházející přes hřbet kopce nabere mimořádné síly a má největší destruktivní účinek právě v údolí, kde dochází ke stlačování vzduchu a opětovnému prudkému vzestupu na protější hřeben (Stolina et al. 1985).

Orientace a sklon svahu mají též velký vliv na vznik větrných kalamit, zvláště když hřeben svahu leží kolmo k převládajícímu směru větrů (Stolina et al. 1985, Neuhäuslová et al. 1998). Velké škody vznikají zejména, pokud přijde vichřice ve směru kolmém na hřeben svahu. Takto vznikají polomy či vývraty na návětrné straně. Když ale závětrná strana má vyšší sklon než 8° , vznikají větší polomy právě tam (Stolina et al. 1985).

Orientace svahu na jih a jihozápad, spolu se strmým svahem, nízkou hladinou podzemní vody a mělkou půdou jsou faktory, které mohou výrazně ovlivnit teplotu a tím i evapotranspiraci na stanovišti. Strom pak může trpět nedostatkem vody (Stolina et al. 1985).

2.1.2.1.8. Geobotanická rekonstrukční mapa

Souhrnem jednotlivých, výše uvedených vlivů prostředí na vegetaci v krajině je geobotanická rekonstrukční mapa, jinak též nazývaná jako mapa potenciální přirozené vegetace. Je v podstatě syntézou vlivu klimatu, geomorfologie, geologie a půdních poměrů. Mapové jednotky tedy znamenají kromě souboru druhově podobných porostů, i soubor stanovišť s podobnými vlivy podmínek prostředí, a tím i s obdobnými růstovými podmínkami (Neuhäuslová et al. 1998).

2.1.2.2. Biotické podmínky

2.1.2.2.1. Vliv okolního porostu

Pokud strom vyrostl v zástínu ostatních stromů a byl dlouhou dobu s nimi v zápoji, je morfologicky uzpůsoben pro tyto podmínky. Při náhlém odstranění okolních stromů, např. po větrné kalamitě, dochází ke zvýšení osluněnosti kmene, tím i zvýšení teploty, což vede k řadě reakcí působících stromu fyziologický stres (Schroeder & Lindelow 2002, Kautz et al. 2013). Bylo dokázáno, že stíněné stromy mají vlivem vhodnějšího mikroklimatu mnohem vyšší odolnost (Jakuš et al. 2011).

Druhové složení okolního porostu je důležité z hlediska ochrany před škodlivými účinky větru. Smrkový porost se pokládá s ohledem na odolnost proti větru za velmi labilní. Pokud je okolní porost smíšený, tj. jsou-li přítomny listnaté či jiné jehličnaté, hlouběji kořenící druhy stromů, stabilita porostu se tím zvyšuje (Stolina et al. 1985).

2.1.2.2.2. Hmyz

Fytofágní hmyz poškozují dřeviny konzumací rozličných orgánů, pletiv, nebo sáním šťáv. Jedná se především o stenofágní živočichy, fyzicky uzpůsobené k žíru lesních dřevin (Stolina et al. 1985). V průběhu života se většina rostlinožravého hmyzu váže na jeden druh dřeviny, jak například lýkožrout smrkový (Pfeffer & Starý 1989).

Lýkožrout smrkový

Lýkožrout smrkový je na našem území nejvýznamnějším druhem hmyzu ovlivňujícím život smrkového lesa zejména svým působením při kalamitním výskytu. Jedná se o typického druhotného škůdce, který nejdříve napadá čerstvě padlé či fyziologicky oslabené

stromy a při namnožení kolonizuje i okolní zdravé stromy (Zahradník 2004). Ve své podstatě je lýkožrout, stejně jako někteří ostatní kůrovcovití brouci, nedílnou součástí jakéhokoli přirozeného smrkového porostu (Jonášová & Prach 2004).

Lýkožrout smrkový je jedním z mála našich přirozených druhů hmyzu, který dokáže zlikvidovat velké množství stromů za jediný rok (Christiansen et al. 1987). Uplatňuje se přitom tzv. Allee efekt, podobně jako u dalších kůrovcovitých (Nelson 2008). K překonání obranyschopnosti stromu a přežití celé populace je potřeba dostatečně velký počet jedinců. Pokud by byl počet jedinců příliš malý, strom by je zahubil obranou reakcí, tj. zalitím pryskyřicí ve vyhlodaných chodbičkách. Když počet jedinců překročí určitou kritickou hranici, strom již není schopen vyprodukovat takové množství pryskyřice, aby brouky eliminoval. Lýkožrouti tímto způsobem oslabený strom úspěšně napadnou a jejich populace se tak může dále rozrůstat (Christiansen et al. 1987, Wermelinger 2004).

2.1.2.2.3. Houby

Houby mohou být pro zdravotní stav stromu jak prospěšné, tak i škodlivé. K prospěšným houbám řadíme ty druhy, které se stromem žijí v symbióze zvané mykorrhiza (Smith & Read 1997, Procházka 1998). Rostlina poskytuje houbě organické látky vyrobené fotosyntézou a houba zprostředkovává rostlině lepší příjem minerálních látek z půdy (Smith & Read 1997). Rozlišujeme symbiózu dvojího typu: endomykorrhizu a ektomykorrhizu. Endomykorrhizou se zvyšuje příjem např. fosforu a stopových prvků (Larcher 1995, Smith & Read 1997). Mezi pozitivní vlivy ektomykorrhizy, kromě zvýšení absorpční kořenové plochy a lepší odolnosti proti patogenům (Smith and Read 1997), patří i zvýšená odolnost proti působení těžkých kovů. Ektomykorrhizní houby dokáží pozměnit buněčné, fyziologické a molekulární procesy hostitelského stromu, což vyústí ve změněnou reakci na těžké kovy.

Mechanismy změněné odezvy jsou následující: vazba těžkých kovů do buněčných stěn a mimobuněčných exudátů, snížený příjem a odstraňování z cytosolu, chelatací v cytosolu, uzavření do vakuol nebo jiných buněčných struktur, a oprava poškozených biomolekul (Luo et al. 2014).

Patogenní organismy, jakými jsou viry, bakterie a především některé houby představují pro zdravotní stav stromu nemalé nebezpečí. Do buněk mohou proniknout skrz buněčnou stěnu, nicméně snazší a častější je vniknutí skrz otevřené poranění (Procházka 1998, Musil & Hamerník 2007).

K typickým a na našem území hojně rozšířeným zástupcům dřevokazných hub patří václavka smrková (*Armillaria ostoyae*). Při napadení václavkou se projevují tyto symptomy: ronění pryskyřice na bázi kmenů, u starších stromů dobře znatelná rozšířená báze kmenů (Musil & Hamerník 2007). Dalšími příznaky jsou zkrácení přírůstků nových letorostů a změna jejich barvy (šedozelené zbarvení), postupné zasychání, zhnědnutí a opad jehličí, v posledním stádiu pak výskyt plodnic u báze kmene na napadených kořenech. Příčinou symptomů je poškození kořenového systému, symptomy se často projevují po předchozím stresu z nedostatku vody (Uhlířová et al. 1996). Samotné napadení stromu václavkou je také často indukováno předchozím stresem (Jakuš 1998).

Dalšími pro smrk patogenními a u nás často rozšířenými houbami jsou kořenovník vrstevnatý (*Heterobasidion annosum*) a kořenovník smrkový (*Heterobasidion parviporum*). Parazitují, stejně jako václavka, na kořenech a dřevě smrku, čímž významně ovlivňuje jeho zdravotní stav (Gunulf et al. 2013, Oliva et al. 2013). Symptomem poškození smrku kořenovníkem je opad jehlic a tím i proředění koruny v konečné fázi rozvoje houby. Důvodem opadu jehlic je pokles schopnosti stromu zásobovat asimilační aparát živinami v

důsledku poškození kořenů. Napadení kořenovníkem se vyskytuje mnohem častěji na lokalitách pro smrk nepříznivých (Uhlířová et al. 1996). Výzkumy prokázaly, že aktivita a šíření kořenovníku smrkového jsou pozitivně korelovány s rostoucí průměrnou roční teplotou, zapříčiněnou globálním oteplováním. Podobný trend se předpokládá i u ostatních dřevokazných hub vyskytujících se v podobných přírodních podmínkách (Müller et al. 2014).

2.1.2.2.4. Herbivorní živočichové

Kromě škod způsobených hmyzem, stromu neustále hrozí i poškození býložravými živočichy. Ti okusují výhonky, pupeny, požírají semenáčky, ohryzávají a loupou kůru, nebo o mladé stromky vytloukají paroží (Stolina et al. 1985, Průša 1990). Proti tomu se strom dokáže bránit morfologicky či morfogeneticky (např. regenerací poškozených orgánů), nebo často biochemickou adaptací, tj. tvorbou sekundárních metabolitů. Tyto látky působí na herbivory odpudivě až toxicky (Procházka 1998, Franceschi et al. 2005). Regenerační schopnost smrku je velmi malá, zejména poškození kmene pro něj je tedy velmi rizikové. I když strom poškození přežije, poškozená místa se stávají vstupem pro dřevokazné houby (Musil & Hamerník 2007).

2.1.2.3. Antropogenně podmíněné stresové faktory

2.1.2.3.1. Atmosférický spad, kyselá dešť

Zejména na našem území je zřejmý vliv průmyslové výroby na znečištění ovzduší oxidy síry a dusíku, ke kterému docházelo ve velké míře v minulém století. Zvýšená emise těchto látek vedla ke vzniku kyselých dešťů, které se mají ve formě změněného chemizmu půdy následky dodnes (Šantrůčková et al. 2010). Souvislost kyselých dešťů s emisemi spalin z fosilních paliv byla dobře popsána na základě hodnot acidifikace naměřených v šumavských jezerech (Kopacek et al. 2009). Z půdy jsou vlivem kyselých srážek ve velkém množství uvolňovány a odplavovány živiny. Navíc dochází k rozpouštění přítomného hliníku, který se stává toxickým pro rostliny a půdní i další živočichy (Šantrůčková et al. 2010). Účinky zmíněných jevů jsou stále patrné i když v průběhu 90. let se emise SO₂ snížily o 90% (Oulehle et al. 2006).

2.1.2.4. Napadení stromu lýkožroutem v důsledku působení stresových faktorů.

Je známa celá řada faktorů, které dokáží učinit strom náchylnější k napadení lýkožroutem. Například sucho, zamokření, poškození větrem, poškození ohněm, napadení houbami, kompetice, či vysoký věk. Tyto zdánlivě nesouvisející faktory mají však společného jmenovatele a tím je snížené množství asimilátů (Jakuš et al. 2011).

2.2. Retrospektivní sledování zdravotního stavu

2.2.1. Reakce na stresové faktory

Rostliny reagují na působení stresových faktorů jak krátkodobou fyziologickou odezvou, tak i dlouhodobými fyziologickými a morfologickými změnami (Procházka 1998). Dobrým indikátorem pro retrospektivní sledování zdravotního stavu je transformace struktury koruny stromu. Samotná tvorba sekundárních výhonů, stupeň transformace a další změny jsou vhodným ukazatelem synergického působení stresových faktorů v minulosti (Cudlín et al. 2001).

Působení stresových faktorů se projevuje fyziologickými změnami (např. změněnou vodivostí průduchů a rychlosti fotosyntézy), které vedou k rozdílům v uhlíkové a kyslíkové izotopové diskriminaci (Santruckova et al. 2007, Gori et al. 2014). Například pokud dojde ke zvýšené defoliaci stromu, strom kompenzuje poškození zvýšenou rychlostí fotosyntézy ve zbývajícím asimilačním aparátu, což se projeví zvýšeným ukládáním izotopu uhlíku $\delta^{13}\text{C}$. Z jednotlivých letokruhů stromu je možné tyto změny retrospektivně určit (Gori et al. 2014).

2.2.2. Spojení transformace koruny s vlivy vnějších podmínek a napadením lýkožroutem

Souvislost transformace koruny a podmínek prostředí byla popsána ve studii zaměřené na znaky jedinců smrku přeživších kůrovcovou kalamitu (Jakuš et al. 2011). Vlastnosti stromů, které přežili kalamitu, byly srovnány s vlastnostmi okolních napadených stromů. Byly měřeny a odhadovány parametry spojené s tvarem koruny, stanovištní podmínky a vzdálenost mezi stromy. Byly zjištěny průkazné rozdíly mezi přeživšími stromy a okolními stromy napadenými lýkožroutem (*Ips typographus* (L.)). Stromy s delší korunou,

a tím i větším stupněm stínění kmene, měly sklony přežívat. Dále se ukázalo, že stromy s více transformovanou korunou byly prokazatelně častěji napadené lýkožroutem (Jakuš et al. 2011). Pokud populace lýkožrouta dosahuje určité velikosti, preferuje vitální, pro lýkožravé larvy výživnější stromy, které začaly trpět náhlým intenzivním stresem. Například stromy stresované nadměrným osluněním a přehříváním kmene způsobeným náhlým odstraněním okolního porostu (Führer et al. 1997, Jakuš 1998). Pokud ale populace nedosáhne dostatečné velikosti, jedinci preferují spíše méně vitální stromy trpící stresem dlouhodobého charakteru (Führer et al. 1997), nebo stromy čerstvě padlé a odumírající (Jakuš 1998).

Vycházíme-li z předpokladu, že působení nepříznivých podmínek vyvolá stresovou reakci projevující se změnou struktury koruny (Cudlín et al. 2001), můžeme formulovat následující testovatelnou hypotézu: Poškození stromu dlouhodobým stresem bude tím větší, čím je strom starší a podmínky okolí nepříznivější. Z této hypotézy pak vychází hypotéza dílčí: Více poškozený strom bude náchylnější k napadení lýkožroutem.

3. Materiál a metody

3.1. Charakteristika studovaného území

3.1.1. Administrativní členění

Zájmová oblast leží z větší části v NP Šumava a z části v CHKO Šumava (viz Příloha1). Dle administrativního členění patří do Jihočeského kraje, rozkládá se na území bývalého okresu Prachatice. Lokalita spadá pod katastry obcí Borová Lada, Březová Lada, Nový Svět, Svinná Lada, Černá Lada, Knížecí pláně, Zahrádky, Březová Lada, Slatina, Polka, Stodůlky, Horní Světlé Hory a Dolní Světlé Hory. Rozloha území dle katastrálního úřadu činí 91,6 km². Jedinými trvale osídlenými obcemi v této oblasti jsou Borová Lada, Nový Svět

a Svinná Lada, spadající pod nedaleký Vimperk, který plní funkci obce s rozšířenou působností.

3.1.2. Obecný popis

Zkoumaná lokalita se nachází v centrální části Šumavy, na tzv. Šumavských pláních. Na tomto území byla vlivem hospodaření od 14. století do období před druhou světovou válkou přeměněna velká část lesa na zemědělské pozemky (Kučera 1995). Na těchto pozemcích vyrostlo na kamenných snosech mezi poli, či loukami velké množství soliterně rostoucích stromů, zejména smrků. Tyto stromy se staly předmětem zkoumání této diplomové práce.

3.1.3. Geologie

Šumava je jedním z nejstarších pohoří Evropy, tvoří ji horniny předprvohorního až prvohorního původu. Horninové složení konkrétních lokalit se skládá z rul moldanubika s pronikou granodioritů a žul moldanubického plutonu (Ložek 2001). Jmenovitě se zde vyskytují pararuly, ortoruly, migmatity, granity, diority a porfyry (Balatka 2006).

3.1.4. Klima

Oblast centrální Šumavy spadá do chladné oblasti střeoevropského středohorského typu podnebí. Souhrnný charakter klimatu by se dal popsat jako přechod mezi atlantickým a vnitrozemským podnebím (Quitt 1971, Průša 1990). Průměrná roční teplota se pohybuje v rozmezí 6,5 až 3,5°C, ve vegetačním období 10 až 11°C. Díky hojnému množství srážek a vysoké vzdušné vlhkosti jsou zde velmi četné mlhy. Zima, charakterizovaná dny, kdy průměrná teplota je menší nebo rovna 0,0°C, zde začíná koncem října a končí obvykle začátkem dubna. Mrazy se ale vyskytují od už od září až do května, na vrchovištích se ranní

mrazíky objevují i v průběhu roku (Sofron et al. 2001). Období vegetace trvá přibližně 150 dní v roce. Po celý rok převládá vítr jihozápadního směru, dalším častým je vítr západního směru nebo s odklonem k jižnímu směru. Největřnějšími měsíci jsou červenec a srpen, druhotně říjen (Sofron 2001, RIS 2014).

3.1.5. Vodstvo

Po hranici sledovaného území protéká řeka Teplá Vltava, která odvodňuje území do Vltavy, Vltava vtéká do Labe a to ústí Severního moře. Do Teplé Vltavy přitéká ze severu v před obcí Borová Lada Vydří potok. Dalším severním přítokem, vlévajícím se v místě bývalé osady Zahrádky do Teplé Vltavy, je Zelenohorský potok, který odvodňuje velký úsek severní části sledované lokality. Za Borovými Lady přitéká z jižní strany Vltavský potok, protékající velkou částí území. Přítokem Vltavského potoka je Vysoký potok, odvodňující taktéž rozsáhlou část oblasti. Územím Horních a Dolních Světlých Hor protéká řeka Řasnice, ústící do Vltavy mimo sledované území u obce Lenora. Dalším lokálně významným tokem je Polecký potok, který vytéká z Polecké nádrže a ústí do Teplé Vltavy u osady Polka. Oblast je pokryta řadou rašelinišť, slatinišť a vrchovišť (SHOCart 2009).

3.1.6. Vegetační kryt

3.1.6.1. Potenciální přirozená vegetace

Potenciální přirozenou vegetaci této oblasti je možno charakterizovat pomocí několika asociací (viz Příloha 2). Největší část území by podle geobotanické rekonstrukční mapy (Neuhäuslová a kol. 1998) měla pokrývat smrková bučina (*Calamagrostio villosae-Fagetum*). Dále by se z velké části v dotčené oblasti měla vyskytovat bučina s kyčelnicí devítilistou (*Dentario enneaphyli-Fagetum*). Dalšími zde potenciálně přirozeně se

vyskytujícími asociacemi jsou: podmáčená rohozcová smrčina (*Mastigobryo-Piceetum*), místy v komplexu s rašelinnou smrčinou (*Shagno-Piceetum*); a komplex horských vrchovišť (*Sphagnetalia medii* excl. *Pino rotundae-Sphagnetum*, *Eriophoro vaginati-Pinetum Silvestris*), zčásti s *Pinus Mugo* agg. a/nebo rašelinnou smrčinou (*Sphagno-Piceetum*) (Neuhäuslová a kol. 1998).

3.1.6.2. Zařazení lesních porostů podle lesnické typologie

Lesy na dotčeném území podle lesnické typologie spadají do několika lesních vegetačních stupňů, a to smrkobukového, bukosmrkového a smrkového. Smrkobukový se rozléhá v nadmořských výškách 700 až 900 m n. m. a je tvořen tzv. hercynskou směsí, tj. převážně smrkem s příměsí buku a jedle. Bukosmrkový zasahuje od 900 do 1050 m n. m. a tvoří ho především smrk s jedlí, buk ustupuje do podúrovně. Ve výškách nad 1050 m n. m. přirozeně dominuje smrk a je doplněn zde např. příměsí javoru klenu. Přejechy mezi stupni nejsou ostře ohraničeny, ale závisí zejména na lokálních podmínkách (Culek 2003).

3.1.6.3. Současný stav vegetačního krytu

Současný stav vegetačního krytu sledovaného území víceméně odpovídá potencionální vegetaci (viz výše). Hlavní rozdíl v zastoupení dřevin je nejvíce patrný u jedle bělokoré (*Abies alba*), která je v současnosti daleko méně četná, než by odpovídalo přirozenému stavu (Neuhäuslová a kol. 1998). Na vině jsou především kyselé srážky způsobené průmyslovými exhalacemi z 60. let (Šantrůčková 2010). S potenciální přirozenou vegetací také nesouhlasí zastoupení smrku ztepilého (*Picea abies*) v některých oblastech. Na dotčeném území mnohde převládají smrkové kultury, založené po kalamitách z konce 19. století. Často jsou to porosty postižené chřadnutím smrku a s významným podílem kalamitních holin (Kučera 1995).

Ještě znatelnější je úbytek plochy lesa (viz Příloha 2), který by zde jinak zaujímal mnohem větší území (Neuhäuslová a kol. 1998). Jak již bylo řečeno dříve, ve 14. století začalo docházet ke změnám vegetačního pokryvu na ornou půdu. V průběhu 17., 18. a především 19. století byla část lesa vytěžena pro potřeby sklářského či dřevařského průmyslu a nově dobyté území bylo zemědělsky využíváno. Tím došlo k mírnému rozčlenění této převážně lesnaté krajiny (Kučera 1995). Během války došlo k odsunu místního obyvatelstva, zemědělská půda byla ponechána ladem a zčásti zarostla lesem. Po 2. Světové válce už byla tato oblast využívána pouze extenzivně (Beneš 1995).

Tento vývoj dal vzniknout jedinečným společenstvům kulturního bezlesí, jež má mnohde velmi přirozený charakter. Jde především o vlhké, podmáčené a rašelinné louky až luční rašeliniště, mezofilní louky a pastviny, semixerofilní travinná společenstva a keříčková společenstva vřesovištních lad (Kučera 1995). Druhová skladba těchto stanovišť se vyvinula převážně z původního, místního genofondu (Prach et al. 1996).

Z nelesních společenstev je zde zastoupeny svazy přechodových rašelinišť (*Sphagno recurvi-Caricion canescentis*), vegetace vrchovištních šlenků (*Leuco-Scheuchzerion palustris*), krátkostébelná ostřicovomechová společenstva rašelinných pramenišť (*Caricion demissae*), společenstva horských až podhorských vrchovišť (*Sphagnion medii*) a společenstva vrchovištních rašelinišť (*Oxycocco-Empetrion hermaphroditi*) (Sofron 2001).

3.2. Podmínky ovlivňující terénní sledování

Terénní sledování probíhalo v letní sezóně 2013. Byly hodnoceny soliterně rostoucí jedinci a malé skupinky stromů čítající nejvýše 7 jedinců. Hodnocení jednotlivých parametrů bylo prováděno zády ke slunci, aby nedocházelo k možnému oslnění a zkreslení úsudku hodnotitele. Pokud uspořádání stromů neumožnilo hodnocení zády ke slunci, bylo hodnocení vždy provedeno tak, aby nedošlo k přímému oslnění a bylo přihlédnuto především k subjektivnímu zkreslení transparence. Byly používány následující nástroje: lesnické pásmo, průměrka, výškoměr a dalekohled.

3.3. Popis použitých metod

Byla použita metodika hodnocení stavu stromů podle transformace koruny (Cudlín et al. 2001), která byla upravena pro použití na soliterní stromy (Kotrc 2012). Tato metodika se zakládá na vizuálním pozorování změn koruny. Změny jsou způsobeny působením stresových faktorů a následnými regenerativními procesy. Byly pozorovány a pro každý strom zaznamenávány následující parametry: Stanoviště, průměr kmene, transparence větví (pozorováno od paty stromu k obloze), poškození kmene, výška zavětvení, výška stromu, podíl jednotlivých částí koruny, zlomy, typ větvení, počet kmenů, výška rozdělení kmenů, tvar horní části koruny, typ vrcholu, celková defoliace, defoliace primární struktury, podíl sekundárních výhonů, typ poškození, transparence větví, žloutnutí a reznutí jehlic, počet šišek a pozice při hodnocení. Každý z uvedených parametrů má svůj význam, který je popsán v následujících odstavcích. Z parametrů pak byl vyvozen stupeň transformace a kategorie stresové reakce.

Parametr „stanoviště“ popisuje charakter stanoviště, na kterém se strom nachází. Byly rozlišovány tyto typy stanoviště: pastvina, kosená louka, okraj kosené louky, nekosená louka, okraj nekosené louky, pastvina, okraj pastviny, podmáčená louka (paseno), hranice pastviny a cesty, a hřbitov. Tento parametr byl do metodiky doplněn z důvodu možného vlivu na stav stromu. V původní metodice chyběl, protože hodnocení probíhalo bez výjimky na lesní půdě.

Průměr kmene byl měřen lesnickou průměrkou ve výčetní výšce 130cm. Pokud byl strom vícekmenný a k rozdělení došlo níže než ve výčetní výšce, měřil se a zaznamenával průměr každého kmene. Tímto způsobem pak vznikl parametr celkový obvod kmenů, vyjadřující obvod hypotetického kmene, vypočítaný z průměrů všech kmenů.

Transparence větví byla hodnocena dvojitým způsobem. První hodnocení probíhalo pohledem od paty stromu směrem k obloze a byl odhadnut podíl děr (v procentech), kterými bylo mezi větvemi vidět oblohu. Druhé hodnocení bylo prováděno ze vzdálenosti, odkud byla měřena výška a další parametry, tj. z 20m, opět nejlépe proti obloze. Tento parametr značí zapojení koruny, které ovlivňuje zejména oslunění kmene.

Poškození kmene bylo hodnoceno v procentech, jako podíl viditelně poškozené plochy z plochy celého kmene. Poškození je způsobeno často okusem zvířat, žírem hmyzu, hmyzožravými ptáky, houbami, a v některých případech i člověkem (přibité posedy, ořezané větve).

Výška zavětvení určuje, v jaké výšce nad zemí končí koruna. Byla měřena v nejnižším bodě, ve kterém končila převládající část koruny. Parametr byl měřen, protože je přepokládán vliv výšky zavětvení na stínění kmene. Solitérní stromy jsou často zavětveny až k zemi, na pastvinách do výšky, do které dosáhl dobytek.

Výška stromu byla měřena výškoměrem ze vzdálenosti 20m, zády ke slunci, spolu s následujícími parametry.

Parametr „části koruny“ vyjadřuje podíl juvenilní, produkční a saturační části koruny, zaznamenává se procentuálně. Využívá se k definici částí koruny, protože v každé části se hodnotí jiné parametry. Juvenilní, vrcholová část koruny tvoří obvykle 5 až 7% a slouží především ke kolonizaci prostoru. Níže se nachází produkční část koruny, končící poslední kolmou nejširší olistěnou větví. Saturační část se nazývá vlivem zastínění často silně defoliovaná, zužující se část koruny s větvemi skloněnými k zemi. Končí nejnižše položenou částí poslední zelené větve spojitě části koruny.

Parametr zlomy určuje, v jaké části ke zlomu došlo. Rozlišují se vrcholový, korunový a kmenový zlom. Stromy s kmenovým zlomem nebyly hodnoceny, protože hodnocení jejich stavu pomocí stavu korun by bylo bezpředmětné. Byly zaznamenávány i staré zlomy.

Typ větvení je znakem, jenž je ovlivněn jednak geneticky a jednak transformací koruny (množstvím sekundárních výhonů). K hodnocení se vždy vybírají dobře viditelné větve na začátku produkční části koruny, kde se transformace projevuje až v pozdější době. Mnohdy se jedná o přechodný typ a je důležité navíc rozlišit, zda už v produkční části koruny nepřevládají sekundární výhony. Tento parametr je ukazatelem souvislosti mezi typem větvení smrku a přírodními podmínkami. Byly rozlišovány tyto, pouze genetické, typy větvení: hřebenovitý, kartáčovitý, přechod mezi kartáčovitým a hřebenovitým a deskovitý typ větvení. Hřebenovitý typ rozlišíme podle dlouhých výhonů směřujících směrem dolů. U kartáčovitého větvení rostou výhony všemi směry. Přechodný typ větvení se vyznačuje převažujícími výhony směrem dolů. Deskovitý typ má výhony rostlé vodorovně.

Počet kmenů („vícerák“) je parametr určující počet kmenů a místo jejich rozdělení. Tímto rozdělováním kmene se vytvoří rozdílný habitus koruny. Určuje se vrcholový, korunový, či kmenový dvoják, troják, či vícerák a jejich vzájemná kombinace. Zapisuje se zlomkem, první číslo značí místo rozdělení, druhé určuje počet kmenů (např. $1/2$ = vrcholový dvoják). Zaznamenávána byla též přesná výška rozdělení, měřená výškoměrem.

Tvar horní části koruny znamená tvar juvenilní části koruny, jež končí u první větve produkční části koruny. Parametr ukazuje, jestli v předešlých letech působily takové nepříznivé podmínky, které nápadně zpomalily přírůsty juvenilní části koruny. Hodnotí tvar, který je výsledkem poměru vertikálních a horizontálních přírůstů. Kategorie tvaru jsou následující: normální, široký, úzký, nepravidelný (zlom), suchý vrchol, náhradní, jednostranný.

Parametr typ vrcholu označuje poslední vertikální přírůst juvenilní části koruny (růstový vrchol). Využívá se ke zhodnocení růstových podmínek v poslední vegetační sezóně. Typy jsou označovány jako normální (stejná délka, jako přírůsty v posledních letech), zkrácený, suchý, ohnutý, či zlomený.

Celková defoliace je stanovením podílu chybějícího olistění z celkového objemu koruny. Jedná se o základní ukazatel poškození stromu. Hodnotí se v procentech (s krokem 5%) pouze v produkční části koruny.

Defoliace primární struktury je dána procentuální ztrátou olistění primární struktury v produkční části koruny. Podle ztráty primární struktury lze určit působení stresových faktorů v minulosti.

Podíl sekundárních výhonů se zvyšuje při narušení rovnováhy mezi celkovou plochou asimilačního aparátu a vnějšími či vnitřními podmínkami pro fotosyntetickou asimilaci. Využívá se pro určení významného poškození primární struktury a schopnosti stromu kompenzovat úbytek primární struktury tvorbou sekundárních výhonů.

Typ poškození definuje způsob opadu jehličí na jednotlivých částech koruny. Slouží k určení místa defoliace a zařazení stromu do stupně transformace struktury koruny. Posuzuje se juvenilní a produkční část koruny. Existují kritéria pro celkem 6 typů poškození: vrcholové, periferní, podvrcholové (okno), odkmenové, mozaikové a rovnoměrné (modřínové).

Žloutnutí jehlic indikuje reverzibilní procesy probíhající v asimilačních orgánech. Často je způsobeno nedostatkem hořčíku, což se projevuje intenzivnějším žloutnutím horní strany jehlic. Bylo zaznamenáváno jako poměr žlutých jehlic ku zeleným v produkční části koruny (v procentech).

Reznutí jehlic značí ireverzibilní procesy (nekrózy) v asimilačním aparátu. Hodnotí se stejně jako parametr žloutnutí. Pokud není na vině lýkožrout, nebo jiný viditelný škodlivý faktor, příčinu se často nepodaří přesně určit.

Počet šišek se udává v několika kategoriích: žádné šišky, do pěti šišek, šišky jen ve vrcholu (<20), šišky i pod vrcholem (>20), a velké množství šišek v celé koruně. Počet šišek je považován za určitý ukazatel odrážející vliv podmínek na reprodukční schopnosti.

Stupeň transformace určuje změnu struktury koruny. V podstatě jde o stupeň nahrazení primární struktury koruny sekundárními výhony. Zjišťuje se kombinací parametrů podílu sekundárních výhonů a typu poškození. Stupňů máme celkem 5, od 0 do 4 a jsou vzestupně seřazeny.

Kategorie stresové reakce klasifikuje strom podle celkové defoliace a procenta sekundárních výhonů. Využití je vhodné pro určení stavu stromu podle současného poškození a stupně transformace koruny. Existují 4 základní kategorie, viz Tabulka 1.

Tabulka 1: Kategorie stresové reakce (Cudlín a kol. 2001).

Kategorie stresové reakce		Celková defoliace [%]		Procento sekundární struktury [%]	
1	rezistentní	≤ 35	slabě až mírně poškozené	≤ 50	slabě až středně transformované
2	resilientní	≤ 35	slabě až mírně poškozené	> 50	silně až velmi silně transformované
3	poškozené & mírně transformované	≥ 40	středně až silně poškozené	≤ 50	slabě až středně transformované
4	poškozené & silně transformované	≥ 40	středně až silně poškozené	> 50	silně až velmi silně transformované

3.4. Způsob vyhodnocení dat

V prostředí ArcGis (ESRI 2010) byla vytvořena vrstva obsahující polohu hodnocených stromů. Dále byl v prostředí ArcGis (ESRI 2010) vytvořen model terénu na základě dat z digitální vektorové geografické databáze České republiky (ArcČR_500 2014), ze kterého byly pro jednotlivé stromy vypočítány následující parametry: Nadmořská výška, sklon svahu, orientace ke světovým stranám, Hillshade Index (HI) – stínění okolním terénem a Heat Load Index (HLI) – index tepelného příkonu. Z vrstvy potenciální přirozené vegetace (viz Příloha 3) byly určeny vegetační jednotky, na kterých se jednotlivé stromy nacházely.

Statistické hodnocení bylo provedeno pomocí programu Statistika 12 (StatSoft 2013). Proměnné, jejichž rozdělení hodnot neodpovídalo normálnímu rozdělení dat, byly transformovány logaritmickou transformací ($Y' = \log(Y + 1)$), nebo odmocninnou transformací ($Y' = \sqrt{Y + 0,5}$), čímž se ve většině případů podařilo dosáhnout rozdělení blízkého normálnímu rozdělení dat. Vztahy spojitých proměnných s normálním (či normalizovaným) rozdělením dat byly hodnoceny metodou mnohorozměrné lineární regrese. Vztahy mezi spojitými proměnnými s normálním (či normalizovaným) rozdělením dat a kategoriálními proměnnými byly hodnoceny metodou analýzy variance. Vztahy mezi proměnnými s jiným než normálním rozdělením dat a kategoriálními proměnnými byly hodnoceny Kruskal-Wallisovým testem.

V programu Canoco for Windows 5 (ter Braak & Šmilauer 2012) byl metodou analýzy hlavních komponent (PCA) zjištěn vzájemný vztah vstupních proměnných. Spolu s korelačními koeficienty vypočtenými použitím korelačních matic v programu Statistika 12 (StatSoft 2013) byly na základě literatury vybrány vysvětlující a vysvětlované proměnné pro tvorbu modelu. Model byl vytvářen ze spojitých kvantitativních proměnných metodou

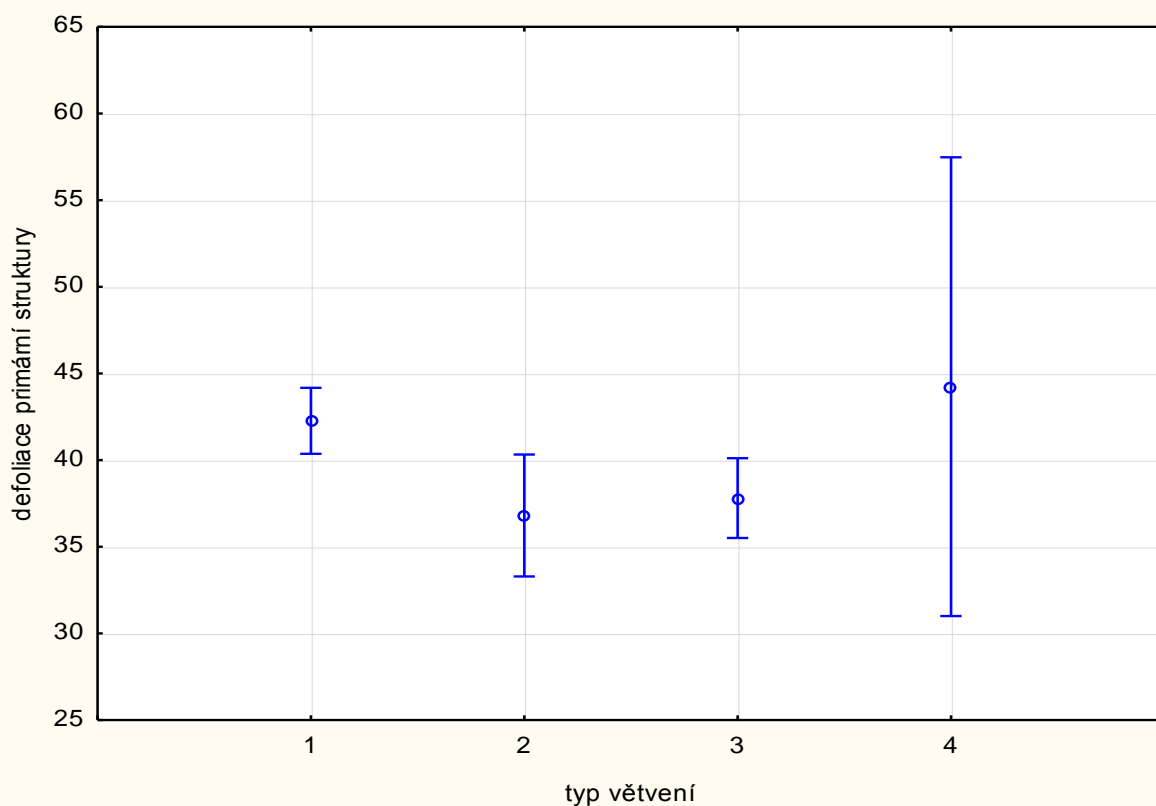
mnohonásobné lineární regrese s použitím postupného výběru proměnných (stepwise forward selection). Pro vysvětlení vlivu nominálních proměnných byla použita metoda analýzy variance a analýza kovariance. V důsledku neúplného pokrytí zkoumané lokality podrobnou geobotanickou mapou (Neuhäuslová et al. 2001) byly některé stromy z analýzy kovariance vyloučeny (viz Příloha 3).

4. Výsledky

Bylo změřeno a zhodnoceno 599 stromů rostoucích soliterně, nebo v malých skupinkách do sedmi jedinců. Na některých lokalitách tímto měřením byly pokryty veškeré přítomné hodnotitelné solitérní stromy a malé skupiny stromů. Jedná se o lokality Nový Svět a Svinná Lada. Termín hodnotitelné stromy znamená, že stromy nerostly na označeném, či ohraničeném soukromém pozemku. Na většině lokalit bylo u některých stromů viditelné napadení nějakým druhem houby, patrné podle zbytnělé báze kmene, či ronění pryskyřice a často i doprovázeného výskytem plodnic, zejména václavky smrkové. Mnohem častější byl však výskyt plodnic mykorhizních druhů hub, především na vlhčích stanovištích (zejména muchomůrky, holubinky, hříby a ryzce).

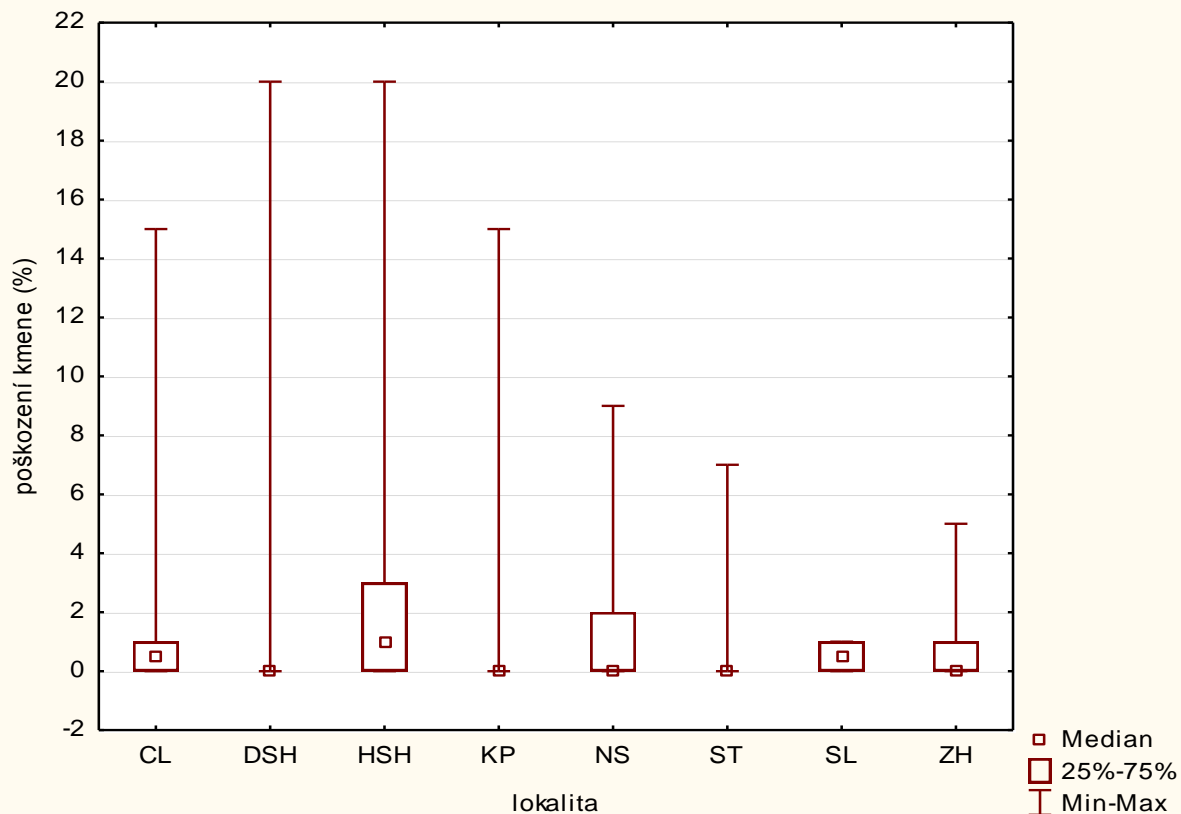
Byl prokázán statisticky průkazný rozdíl primární defoliace u různých typů větvení ($F(3;959)=2,96$; $p=0,032$). Když vycházíme z faktu, že typ větvení odráží genetické přizpůsobení smrku k nadmořské výšce, můžeme parametr „typ větvení“ použít v analýze kovariance k vysvětlení defoliace primární struktury pomocí nadmořské výšky. Tento vztah se potvrdil jako statisticky průkazný ($\text{adj. } R^2=0,02$; $F(4;594)=3,38$; $p=0,0095$), vliv typu větvení na primární defoliaci ilustruje graf 1. Z grafu lze vyčíst, že typy větvení 4 má mnohem širší konfidenční interval, což pramení z nízké četnosti výskytu tohoto typu větvení ve sledovaném území.

Graf 1: Vliv typu větvení na primární defoliaci (kovariance s nadmořskou výškou, vyneseno průměr a 95% konfidenční interval; 1 = hřebenité, 2 = kartáčovité, 3 = přechod mezi hřebenitým a kartáčovitým, 4 = deskovité).

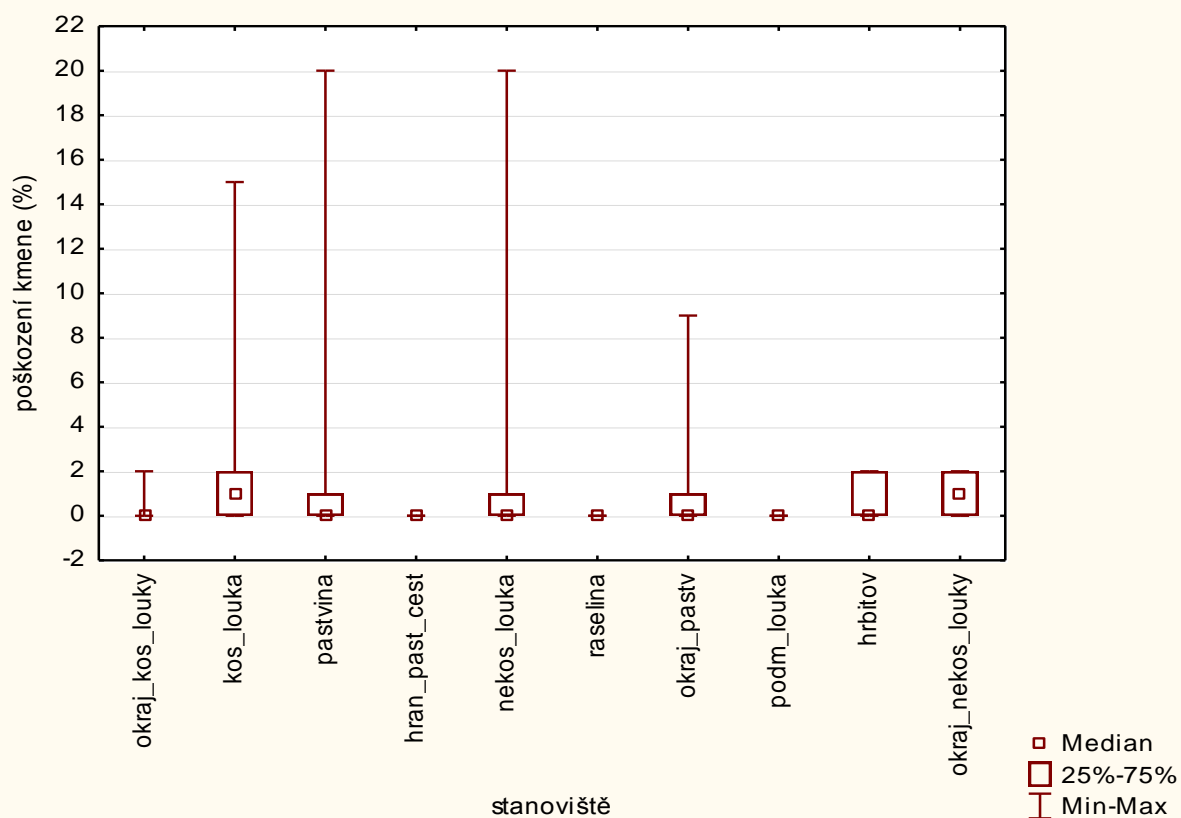


Poškození kmene, jakožto predispoziční faktor k napadení houbami výrazně ovlivňujícími stav stromu, se mezi lokalitami průkazně lišilo (Kruskal-Wallisův test, $H(7, N=599)=84,13$; $p < 1 \cdot 10^{-6}$), jak zobrazuje graf 2. Poškození kmene se průkazně lišilo i mezi jednotlivými typy stanovišť ($H(9, N=599)=31,19$; $p=0,0003$), viz graf 3. Poškození bylo způsobeno pasoucím se dobyt看, zvěří, hmyzožravými ptáky, často i člověkem a v některých případech bleskem.

Graf 2: Poškození kmene v procentech na jednotlivých lokalitách. (CL=Černá Lada, DSH=Dolní světlé hory, HSH=Horní světlé hory, KP=Knížecí pláně, NS=Nový Svět, ST=Stodůlky, SL=Svinná Lada, ZH=Zahrádky).



Graf 3: Poškození kmene v procentech na jednotlivých stanovištích.



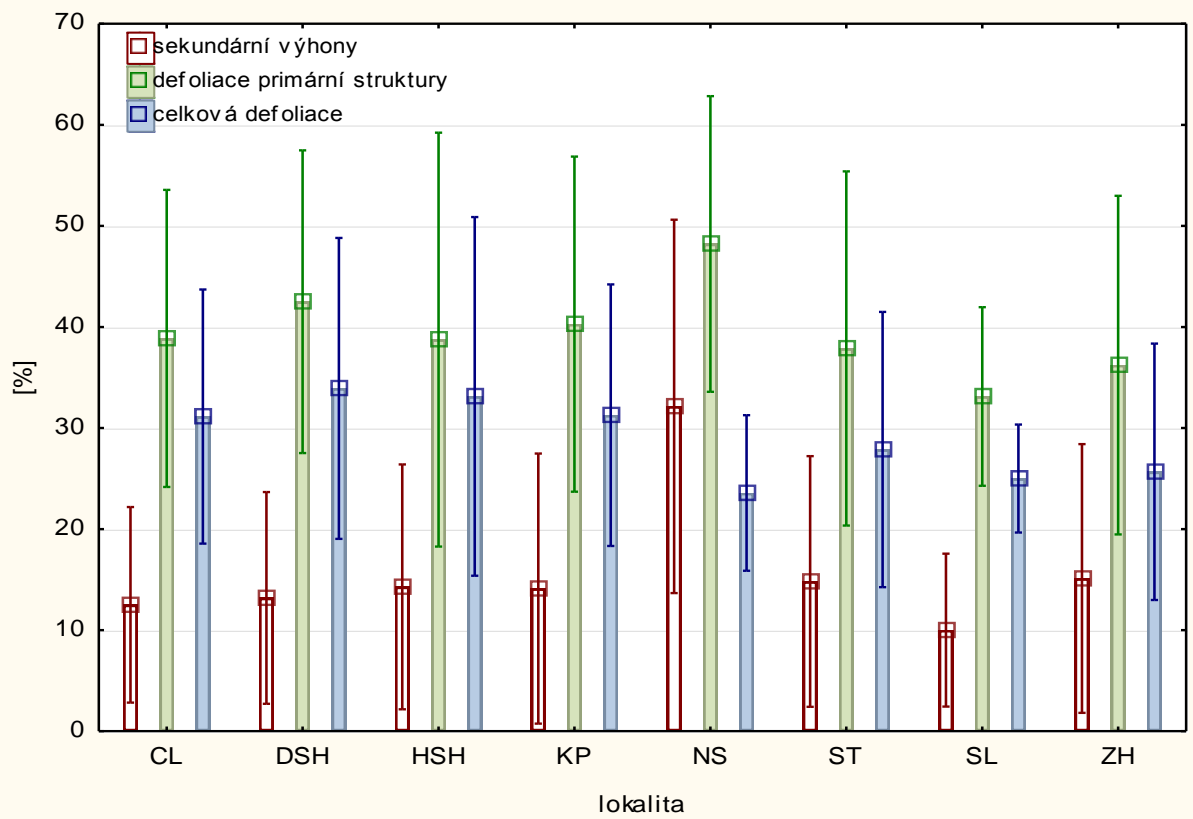
Nejčastěji se vyšší poškození kmene vyskytovalo na lokalitě Horní světlé hory, méně často na lokalitách Černá Lada a Svinná Lada. Na ostatních lokalitách bylo nejčastěji poškození kmene rovno nule. Vysoká střední hodnota poškození kmene na lokalitě Svinná Lada však může být ovlivněna malým počtem hodnocených vzorků.

U poškození kmenů na jednotlivých typech stanovišť je patrná nejvyšší střední hodnota na stanovištích kosená louka a okraj nekosené louky. U stanoviště okraj nekosené louky může být tento výsledek ovlivněn nízkým počtem hodnocených vzorků.

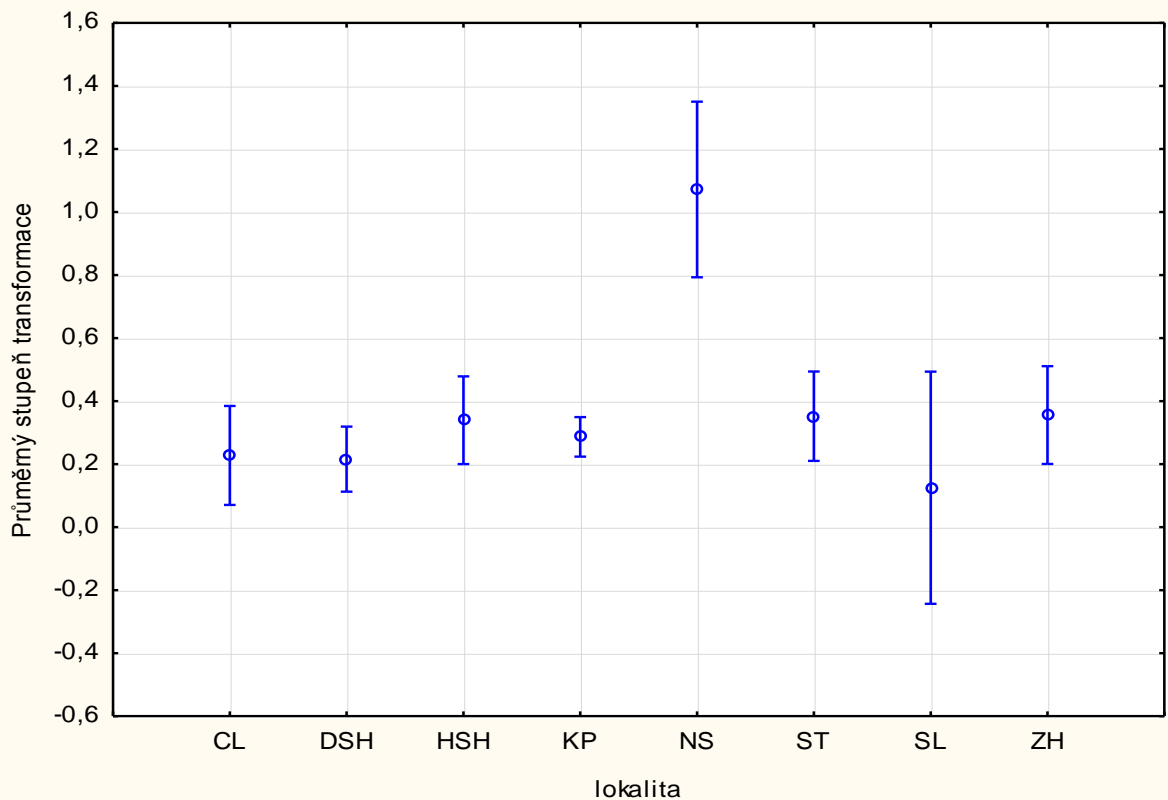
Kruskal-Wallisovým testem byla zjištěna průkazná odlišnost parametrů transformace koruny mezi jednotlivými lokalitami, tj. celkové defoliace ($H(7, N=599)=24,24; p=0,001$), defoliace primární struktury ($H(7, N=599)=14,3; p=0,046$) a podílu sekundárních výhonů ($H(7, N=599)=19,98; p=0,0056$). Hodnotu jednotlivých parametrů znázorňuje graf 4. Stupeň transformace byl v průměru nejvyšší na lokalitě Nový Svět (1,07) a nejnižší na lokalitě Svinná Lada (0,125), jak zobrazuje graf 5.

Stejným testem byla testována i závislost parametrů transformace koruny na jednotlivých typech stanovišť. Výsledky byly následující: celková defoliace je průkazně ovlivněna typem stanoviště ($H(9;599) = 23,5017; p = 0,0052$), defoliace primární struktury byla taktéž průkazně ovlivněna, i když téměř na hranici průkaznosti ($H(9;599) = 18,3487; p = 0,0313$) a vliv typu stanoviště na podíl sekundárních výhonů se ukázal jako neprůkazný ($H(9;599) = 11,6813; p = 0,2319$). Hodnotu jednotlivých parametrů ilustruje graf 6. Stupeň transformace mezi typy stanovišť se výrazně nelišil.

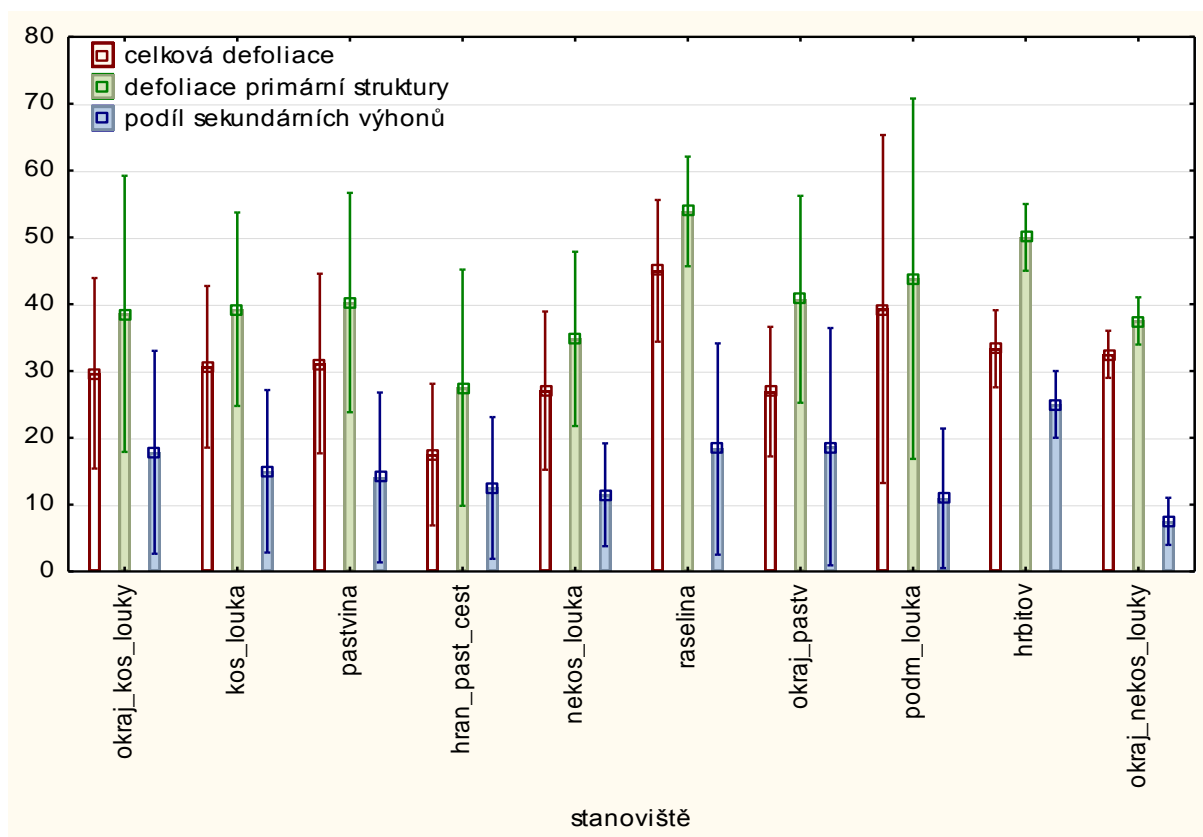
Graf 4: Průměrné hodnoty parametrů transformace koruny na jednotlivých lokalitách (vynesen průměr a směrodatná odchylka)



Graf 5: Průměrný stupeň transformace korun na lokalitách (vynesen je i konfidenční interval 95%).



Graf 6: Průměrné hodnoty parametrů transformace koruny na jednotlivých typech stanovišť (vynesen průměr a směrodatná odchylka).



Metodou mnohonásobné lineární regrese byl sestaven regresní model, který vysvětluje statisticky primárního asimilačního aparátu. Proměnné představující různé vlivy podmínek prostředí, byly vybírány postupným výběrem proměnných (Stepwise forward selection) z takových proměnných, jejichž hodnota není důsledkem vysvětlované proměnné, tj. defoliace primární struktury. Výsledný model vypadá následovně:

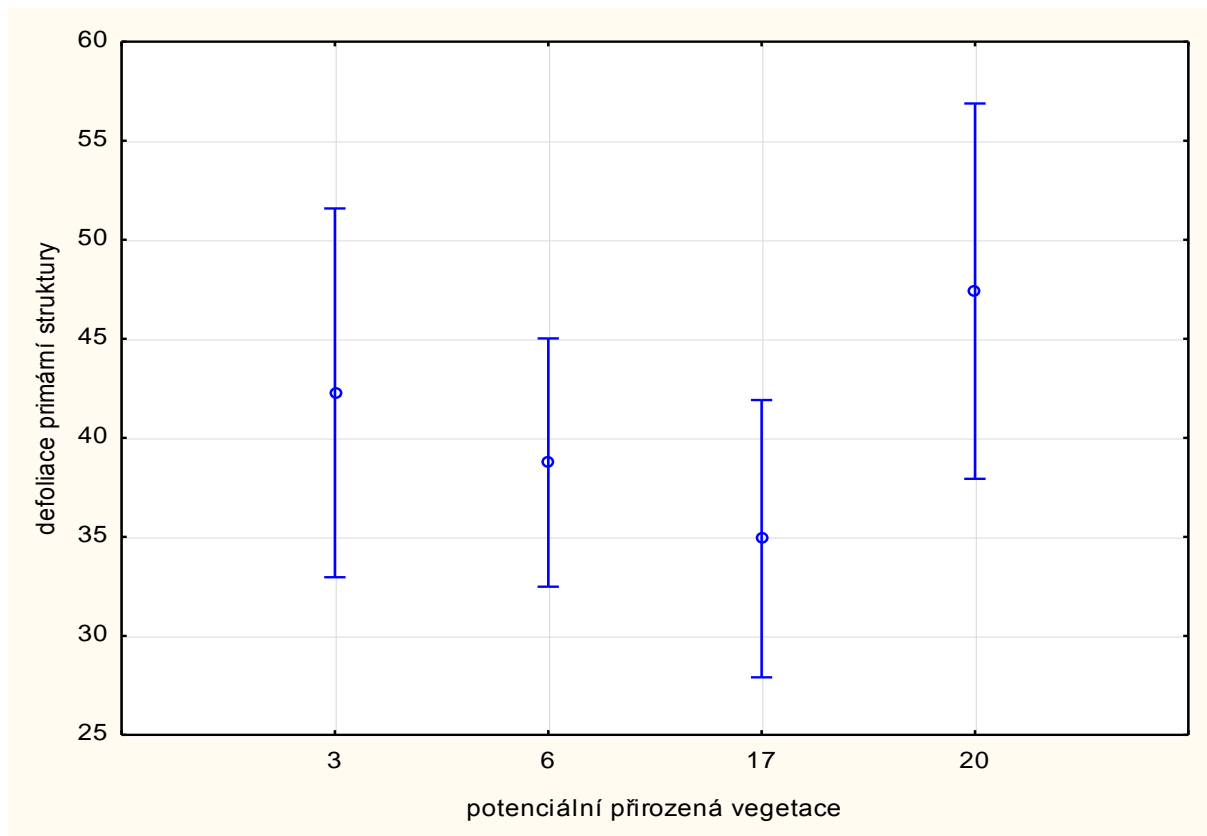
$$\text{defoliace primární struktury} = 52,94 + 0,36 \cdot \text{celkový obvod kmenů} + 0,156 \cdot \text{žloutnutí jehlic} - 0,12 \cdot \text{svazitost terénu} - 0,11 \cdot \text{nadmořská výška} \quad (\text{adj. } R^2=0,15; F(4;594)=26,51; p=0,0094).$$

Rozdíly v primární defoliaci mezi jednotlivými typy potenciální vegetace a různými typy habitu stromu se samostatně jeví jako statisticky neprůkazné. Až po využití proměnných z regresního modelu v analýze kovariance se ukázal statisticky významný rozdíl.

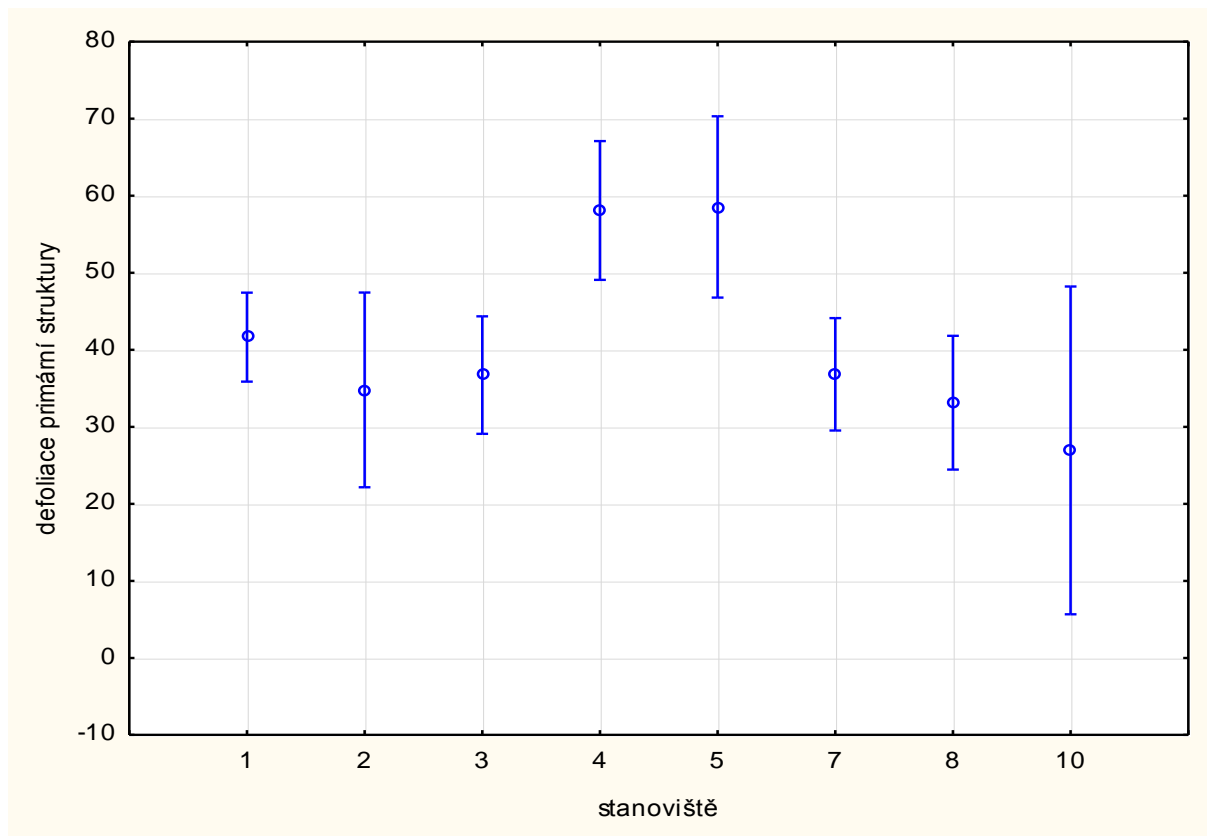
Pomocí analýzy kovariance byl prokázán statisticky průkazný vliv některých kategoriálních proměnných na defoliaci primární struktury. Jedná se faktory „potenciální přirozená vegetace“ ($F(3;470)=3,09; p=0,027$), „stanoviště“ ($F(7;470)=6,48; p<1*10^{-6}$) a „vícerák“ ($F(16;470)=5,39; p<1*10^{-6}$). Míra modelem vysvětlené variability se tímto znatelně zvýšila ($adj R^2=0,27; F(30;470)=7,13; p<1*10^{-6}$). Vliv jednotlivých faktorů znázorňují grafy 7,8, a 9. Z grafu 7 lze vyčíst, že nejnižší defoliace byla u typu potenciální vegetace mozaika podmáčených smrčín a fytocenóz rašelinišť, a nejvyšší u typu společenstva rašelinišť bez dřevinných dominant. V grafu 8 stojí za povšimnutí zejména vysoká míra defoliace u typů stanovišť hranice pastviny a cesty a nekosená louka. Z grafu 9 jsou dobře patrné hodnoty nižší defoliace u stromů s habitem ovlivněným „kmenovým“ rozdělením kmene. Kategorie s korunovým a vrcholovým rozdělením kmene vykazovaly proti tomuto habitu vyšší míru defoliace.

Jako statisticky neprůkazný se ukázal být vliv stínění okolním terénem ($adj. R^2=0,0004; F(1;597)=1,22; p=0,27$) a vliv tepelného příkonu na stanovišti - HLI ($adj. R^2=0,001; F(1;597)=0,016; p=0,90$).

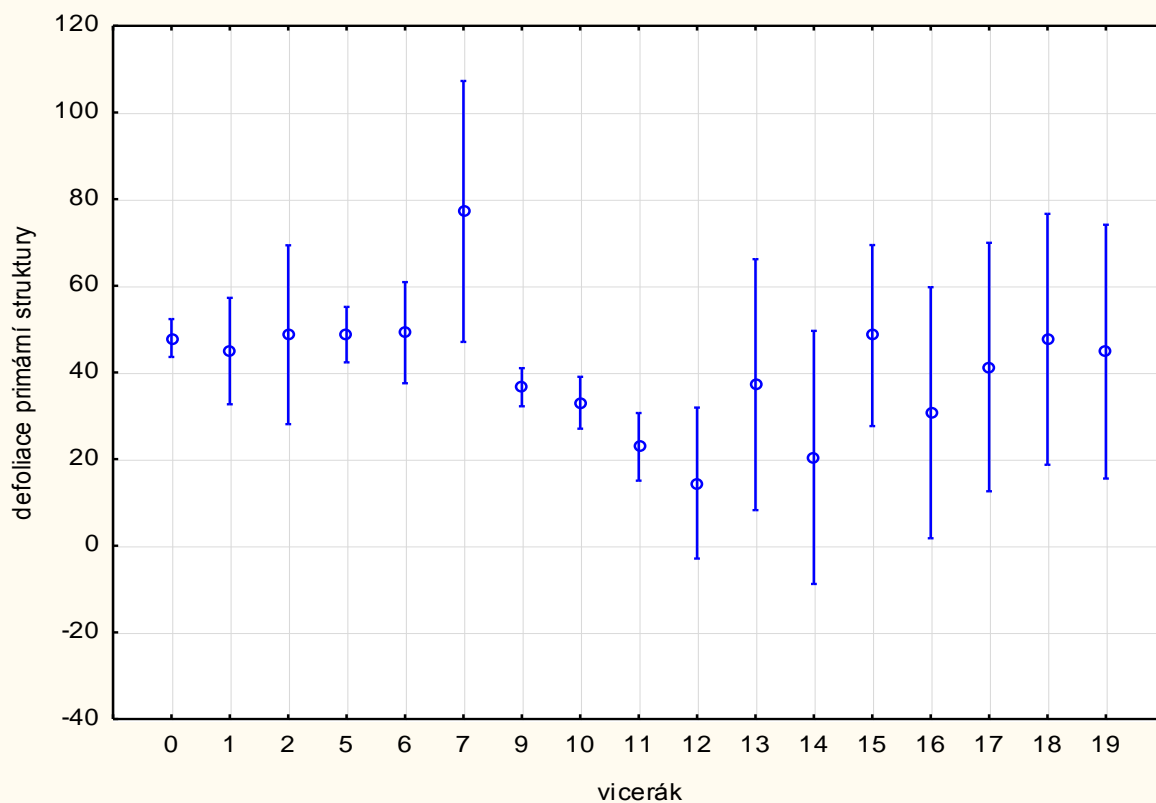
Graf 7: Vztah potenciální přirozené vegetace a defoliace primární struktury (kovariance s vytvořeným modelem; vynesena průměr a 95% konfidenční interval; 3 = *Dentario enneaphylli-Fagetum*, 6 = *Calamagrostio villosae-Fagetum*, 17 = Mozaika podmáčených smrčín a fytoceóza rašelinišť, 20 = Společenstva rašelinišť bez dřevinných dominant)



Graf 8: Vztah defoliace primární struktury a typu stanoviště (kovariance s vytvořeným modelem; vyneseno průměr a 95 % konfidenční interval; 1 = okraj kosené louky, 2 = kosená louka, 3 = pastvina, 4 = hranice pastviny a cesty, 5 = nekosená louka, 7 = okraj pastviny, 8 = podmáčená louka, 10 = okraj nekosené louky).



Graf 9: Vztah defoliace primární struktury a faktoru „vícerák“, tj. habitu koruny (kovariance s vytvořeným modelem; vyneseno průměr a 95% konfidenční interval; kategorie habitu koruny charakterizuje tabulka 2).



Tabulka 2: Kategorie označující různé typy habitu (viz kapitola metodika)

kategorie	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
habitus	jednokmenný	1/2	1/3	1/4	1/5	2/2	2/3	2/4	2/5	3/2	3/3	3/4	3/5
kategorie	13	14	15	16	17	18	19						
habitus	2/2 + 2/4	3/3 + 2/2	3/2 + 2/2	3/2 + 1/3	3/2 + 2/4	3/2 + 2/3	3/2 + 1/2						

5. Diskuse

Z výsledků je patrné, že jednotlivé typy větvení smrku vykazují různou odolnost k působení nadmořské výšky a s ní spojenými extrémními podmínkami (Stolina et al. 1985, Musil & Hamerník 2007). S ohledem na nízkou míru modelem vysvětlené variability a nízkou četnost výskytu deskovitého větvení mohou být tyto výsledky zavádějící.

Poškození kmene je považováno u smrku za rizikový faktor, z důvodu vysoké pravděpodobnosti následného napadení stromu patogenními houbami (Uhlířová et al. 1996, Musil & Hamerník 2007, Müller et al. 2014). Bylo prokázáno, že poškození kmene se průkazně lišilo jak mezi jednotlivými lokalitami, tak i mezi jednotlivými typy stanovišť. Z toho lze usoudit, že podmínky panující na různých typech stanovišť mohou mít vliv na poškození kmene. Předpoklad, že na stanovištích typu pastvina se bude vyskytovat vyšší míra poškození kmene, se nepotvrdil. Naopak se překvapivě ukázalo, že nejčastěji se vyšší poškození vyskytovalo na stanovištích typu nekosená louka. Z toho lze vyvozovat, že pasoucí se dobytek nemá na poškození stromu takový vliv, jako jiné faktory, např. poškození hmyzožravými ptáky, zvěří a člověkem.

Rozdíly v parametrech transformace koruny jak mezi lokalitami, tak i mezi jednotlivými stanovišti se dají vysvětlit rozdílným vlivem podmínek na daném území. Například u typu stanoviště rašelina se dá předpokládat, že podmínky tohoto stanoviště nebudou pro smrk příznivé zejména z důvodu trvalého zamokření a z toho plynoucího špatného provzdušnění půdy a nedostupnosti živin (Hlásny & Sitková 2010, Kreuzwieser & Rennenberg 2014). U typu stanoviště hřbitov lze na základě terénního pozorování říci, že podmínky pro smrk zde budou nevhodné naopak z důvodu nadměrného sucha (Nordborg & Welander 2001, Musil & Hamerník 2007).

Na základě literatury byla vybrána proměnná defoliace primární struktury, tj. míra ztráty primárního asimilačního aparátu, jako faktor vysvětlující působení stresových faktorů v minulosti (Cudlín et al. 2001). Primární defoliace pak byla vysvětlována následujícími dílčími faktory. Celkový obvod kmenů je parametr vyjadřující stáří stromu, čím větší je obvod, tím vyšší je předpokládaný věk stromu. Žloutnutí jehlic značí ve většině případů nedostatek hořčíku v půdě (Uhlířová et al. 1996, Cudlín et al. 2001). Nadmořská výška je faktorem, se kterým koreluje snižující se sbíhavost kmene, rostoucí délka koruny a mohutnější a dobře zakořeněná kořenová soustava (Stolina et al. 1985). Obecně pak se stoupající nadmořskou výškou klesá teplota. Svažitosť terénu je parametrem ovlivňujícím proudění větru, a tím i poškození způsobená větrem (Stolina et al. 1985). Lze předpokládat i změněné vodní poměry na svažité lokalitě (Neuhäuslová et al. 1998).

Průkazný vliv potenciální přirozené vegetace (PPV) na defoliaci primární struktury vysvětluje rozdílné působení stresu na stanovištích s různým typem PPV. Nejmenší defoliace primární struktury dosahoval smrk na stanovištích s typem PPV „mozaika podmáčených smrčin a fytoocenóz rašelinišť“. Z definice tohoto typu PPV plyne, že se zde bude smrku lépe dařit, zejména z důvodu vhodných podmínek prostředí, zejména dostatečného zásobení vodou, vyšší vzdušné vlhkosti a nižší průměrné teploty (Neuhäuslová et al. 1998). Dalšími typy vegetace s nižší defoliací primární struktury se ukázaly být: *Calamagrostio villosae-Fagetum* a potom *Dentario enneaphylli-Fagetum*. Jedná se o květnaté bučiny vyskytující se na živinami bohatším podkladu, kde smrk tvoří přirozenou složku porostu (Neuhäuslová et al. 1998, Neuhäuslová et al. 2001). U těchto typů bude hrát roli zvýšená dostupnost živin, působící kladně na zdravotní stav stromu. Nejvíce defoliované byly stromy na stanovištích typu vegetace „společenstva rašelinišť bez dřevinných dominant“. Jak již z názvu vyplývá, na takovýchto stanovištích nebudou vhodné podmínky pro růst stromů, z důvodu charakteristické vlastnosti rašeliniště, což je trvalé zamokření

a tím i nedostatečné provzdušnění svrchního horizontu, kde se nachází kořenová zóna stromu.

Fenomén „vícerák“ je u soliterně rostoucích stromů mnohem častější než u zapojeného porostu (osobní zjištění). Výskyt jevu, nazývaného v této práci jako kmenový vícerák, lze vysvětlit ztrátou terminálního výhonu například umrznutím nebo uschnutím, či jeho ukousnutím zvěří v raném věku stromu. Na takovéto poškození strom reaguje tvorbou náhradního vrcholu z nevyšší položeného pupenu na zbytku terminálu, nebo z nejvyšší větve, či větví, což má potom za následek vícekmennost stromu (Stolina et al. 1985, Uhlířová et al. 1996). Korunové a vrcholové víceráky jsou pak způsobeny vlivem zlomu způsobeného větrem, či námrazou (Stolina et al. 1985, Musil & Hamerník 2007). Tato „vícekmennost“ byla už při sběru dat v terénu považována za jeden z klíčových faktorů zvýšené odolnosti stromu proti působení stresových podmínek. Jedním z předpokladů bylo, že si kmeny vzájemně stíní a tím vzniká výhoda oproti stromům s jedním kmenem. Dalším předpokladem byl i pozorovaný fakt, že více kmenů znamená i větší plochu asimilačního aparátu a také pravděpodobně větší plochu kořenového systému, což poskytne stromu další výhodu. U všech typů kmenového víceráku (viz graf 9) byla zjištěna prokazatelně menší míra defoliace primární struktury oproti ostatním typům víceráku a typu habitu s jedním kmenem, což potvrzuje výše zmíněné logické dedukce.

Statisticky neprůkazný výsledek vlivu stínění okolním terénem (Hillshade Index) a vlivu tepelného příkonu stanoviště (Heat Load Index) lze vysvětlit zejména faktem, že reliéf zkoumaného území není výrazně členitý, tudíž vliv těchto faktorů na vytvořený model není prokazatelně významný. Tyto dva faktory však byly na počátku vyhodnocování dat pokládány za potenciálně důležité, zejména na základě jejich vlivu vyplývajícího z literatury (Jakus et al. 2011).

Na základě míry ztráty primárního asimilačního aparátu (defoliace primární struktury), lze určit působení stresových faktorů v minulosti. Skutečnost, jak se strom s tímto působením stresových faktorů vyrovnal, určuje množství sekundárních výhonů a míra celkové defoliace. Sekundární výhony nahrazují ztracený primární aparát a tím snižují celkovou defoliaci stromu (Cudlín et al. 2001). Tuto souvislost popisuje parametr „kategorie stresové reakce“ viz tabulka 1 v kapitole 3.3.

Stromy byly rozděleny do čtyř skupin podle kategorie stresové reakce, u nichž je předpokládána rozdílná náchylnost k napadení lýkožroutem. Největší náchylnost je na základě výsledků obdobných studií předpokládána u skupiny 3 a 4, tedy stromů s více transformovanou korunou (Moravec et al. 2002, Jakuš et al. 2011). V dalších letech dojde k opakovanému hodnocení stavu korun, při kterém budou určeny stromy napadené lýkožroutem a budou zjišťovány rozdíly parametrů korun mezi nenapadnutými a nenapadnutými stromy.

6. Závěr

Podle environmentálních proměnných ovlivňujících vytvořený model bylo na základě literatury možné jmenovat stresové faktory, které mohou mít zásadní dlouhodobý vliv na zdravotní stav soliterně rostoucích stromů. Tyto faktory jsou úzce propojeny s vlastnostmi stanoviště, jako nejdůležitější se jeví parametry spojené s nadmořskou výškou, sklonem svahu, vodními poměry a dostupností živin.

V souladu s výsledky obdobných studií byl vybrán parametr „kategorie stresové reakce“ jako ukazatel náchylnosti k napadení lýkožroutem. Kategorie stresové reakce je stanovena podle toho, jak byl schopen strom transformovat svou korunu, tj. nahradit chybějící primární asimilační aparát sekundárními výhony. Právě ztrátu primárního asimilačního aparátu, jakožto ukazatel působení stresu v minulosti, vysvětluje výše zmíněný vytvořený model. Náchylnost k napadení nebylo zatím možné potvrdit, jelikož se mezi hodnocenými stromy nevyskytovaly žádné prokazatelně napadené exempláře. Při opakovaném hodnocení stavu korun v dalších letech budou určeny stromy napadené lýkožroutem a budou zjišťovány rozdíly v transformaci korun napadených a nenapadených stromů. Přepokládá se, že stromy s více transformovanou korunou, zařazené v kategoriích 3 a 4 budou náchylnější k napadení lýkožroutem.

Určení rozsahu poškození podle ztráty primárního asimilačního aparátu dokáže do jisté míry diagnostikovat působení dlouhodobého stresu. Tento přístup má několik základních výhod. Mezi nesporné výhody patří nedestruktivnost použité metody, takže je možné provádět hodnocení opakovaně. Při měření není používáno invazivních technik, takže se vyhneme nechtěnému působení dalších, z měření vzniklých stresových faktorů. A v neposlední řadě, tato metoda není finančně náročná, protože ke stanovení míry působícího stresu není potřeba používat technologicky vyspělé a drahé vybavení.

7. Anotace

Tato diplomová práce přispívá k porozumění náchylnosti soliterně rostoucích jedinců smrku ztepilého (*Picea abies* [L.] Karst.) k napadení lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus* (L.)). Náchylnost je odhadována na základě vlivu dlouhodobého komplexního působení stresových faktorů, které se projevuje transformací koruny stromu. Díky vytvořenému modelu bylo dokázáno, že některé environmentální faktory mohou mít značný vliv na transformaci koruny. Transformace koruny je u smrku obecně považována za odraz zdravotního stavu stromu.

8. Anotation

This thesis is a contribution to understanding of predisposition of solitary Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) to bark beetle (*Ips typographus* (L.)) attack. The predisposition is estimated from long term effects of multiple stress, which are determined by tree crown transformation. By virtue of created model, it was documented that some environmental variables could have considerable effect on tree crown transformation. Tree crown transformation is generally considered a mirror of spruce health status.

9. Citovaná literatura

- ArcČR_500 (2014). Digitální vektorová geografická databáze České republiky. Verze 3.2, Arcdata Praha, s.r.o.
- Balatka, B. (2006). Zeměpisný lexikon ČR. Brno, AOPK ČR. 580p.
- Brunner, I., Brodbeck, S. and Walthert, L. (2002). "Fine root chemistry, starch concentration, and 'vitality' of subalpine conifer forests in relation to soil pH." Forest Ecology and Management **165**(1–3): 75-84.
- Cudlín, P., Novotný, R., Moravec, I. and Chmelíková, E. (2001). "Retrospective evaluation of the response of montane forest ecosystems to multiple stress." Ekologia-Bratislava **20**(1): 108-124.
- Culek, M., et al. (2003). Biogeografické členění České republiky. Lelekovice, Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky. 598p.
- CUZK (2014): Webová mapová informační služba: Ortofotografická mapa ČR. http://geoportal.cuzk.cz/WMS_ORTOFOTO_PUB/WMSservice.aspx
- ESRI, I. (2010). ARC/Info 10. Redlands, Research Institute Inc.
- Franceschi, V.R., Krokene, P., Christiansen, E. and Krekling, T. (2005). "Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests." New Phytologist **167**(2): 353-375.
- Führer, E., Lindenthal, J. and Baier, P. (1997). "Baummortalität bei Fichte: Zusammenhänge zwischen prämortaler Vitalitätsdynamik und dem Befall durch rindenbrütende Insekten." Mitt Dtsch Ges AllgAngw Entomol **11**: 645-648.
- Gori, Y., Camin, F., La Porta, N., Carrer, M. and Battisti, A. (2014). "Tree rings and stable isotopes reveal the tree-history prior to insect defoliation on Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.)." Forest Ecology and Management **319**: 99-106.
- Gunulf, A., Wang, L., Englund, J.-E. and Rönnerberg, J. (2013). "Secondary spread of *Heterobasidion parviporum* from small Norway spruce stumps to adjacent trees." Forest Ecology and Management **287**(0): 1-8.
- Hlásny, T. and Sitková, Z., Eds. (2010). Spruce forests decline in the Beskids = Hynutie Smrekových porastov v Beskydoch. Zvolen : National Forest Centre ; Praha : Czech University of Life Science ; Jíloviště- Strnady : Forestry and Game Management Research Institute, National Forest Centre.

- Christiansen, E., Waring, R.H. and Berryman, A.A. (1987). "Resistance of conifers to bark beetle attack - Searching for general relationships." Forest Ecology and Management **22**(1-2): 89-106.
- Jakus, R., Zajíčková, L., Cudlín, P., Blaženec, M., Turčani, M., Ježík, M., Lieutier, F. and Schlyter, F. (2011). "Landscape-scale *Ips typographus* attack dynamics: from monitoring plots to GIS-based disturbance models." iForest - Biogeosciences and Forestry **4**(6): 256-261.
- Jakuš, R. (1998). "Types of bark beetle (Coleoptera: Scolytidae) infestation in spruce forest stands affected by air pollution, bark beetle outbreak and honey fungus (*Armillaria mellea*)." Anzeiger für Schädlingskunde, Pflanzenschutz, Umweltschutz **71**(3): 41-49.
- Jakuš, R., Edwards-Jonášová, M., Cudlín, P., Blaženec, M., Ježík, M., Havlíček, F. and Moravec, I. (2011). "Characteristics of Norway spruce trees (*Picea abies*) surviving a spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreak." Trees **25**(6): 965-973.
- Jonášová, M. and Prach, K. (2004). "Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak." Ecological Engineering **23**(1): 15-27.
- Kaňa, J., Tahovská, K. and Kopáček, J. (2013). "Response of soil chemistry to forest dieback after bark beetle infestation." Biogeochemistry **113**(1-3): 369-383.
- Kautz, M., Schopf, R. and Ohser, J. (2013). "The "sun-effect": microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations." European Journal of Forest Research **132**(3): 453-465.
- Kopacek, J., Hejzlar, J., Kana, J., Norton, S.A., Porcal, P. and Turek, J. (2009). "Trends in aluminium export from a mountainous area to surface waters, from deglaciation to the recent: Effects of vegetation and soil development, atmospheric acidification, and nitrogen-saturation." Journal of Inorganic Biochemistry **103**(11): 1439-1448.
- Kotrc, M. (2012). Hodnocení zdravotního stavu nezapojených porostů smrku ztepilého na otevřeném bezlesí na Šumavě. [Evaluation of health condition of the solitary mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) on the open forest-free area in the Šumava National Park.] Bachelor thesis, Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice. 24.
- Kreuzwieser, J. and Rennenberg, H. (2014). "Molecular and physiological responses of trees to waterlogging stress." Plant Cell and Environment **37**(10): 2245-2259.
- Kučera, S. (1995). Geobotanické posouzení centrální části Národního parku Šumava pro účely zonace a managementu. Třeboň, Akademie věd České republiky, Botanický ústav. 112p.
- Larcher, W. (1988). Fyziologická ekologie rostlin. Praha, Academia. 361p.

- Larcher, W. (1995). Physiological plant ecology. Berlin, Springer-Verlag. 506p.
- Ložek, V. (2001). Geologie. Silva Gabreta Supplementum 1. Vimperk, Správa Národního parku Šumava: 18-19.
- Luo, Z.B., Wu, C.H., Zhang, C., Li, H., Lipka, U. and Polle, A. (2014). "The role of ectomycorrhizas in heavy metal stress tolerance of host plants." Environmental and Experimental Botany **108**: 47-62.
- Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H.-P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H. and Spiecker, H. (2002). "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.
- Mohammed, G.H., Noland, T.L., Parker, W.C. and Wagner, R.G. (1997). "Pre-planting physiological stress assessment to forecast field growth performance of jack pine and black spruce." Forest Ecology and Management **92**(1-3): 107-117.
- Moravec, I., Cudlín, P., Polák, T. and Havlíček, F. (2002). Spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) infestation and Norway spruce status: is There a causal relationship? Silva Gabreta. Vimperk, Správa Národního parku Šumava. **8**: 255-264.
- Müller, M.M., Sievänen, R., Beuker, E., Meesenburg, H., Kuuskeri, J., Hamberg, L. and Korhonen, K. (2014). "Predicting the activity of *Heterobasidion parviporum* on Norway spruce in warming climate from its respiration rate at different temperatures." Forest Pathology **44**(4): 325-336.
- Musil, I. and Hamerník, J. (2007). Jehličnaté dřeviny. Přehled nahosemenných i výtrusných dřevin : lesnická dendrologie 1. Praha, Academia. 352p.
- Nelson, W.A., Lewis, M.A. (2008). "Connecting host physiology to host resistance in the conifer-bark beetle system." Theoretical Ecology **1**(3): 163-177.
- Neuhäuslová, Z., Blažková, D., Grulich, V., Husová, M., Chytrý, M., Jeník, J., Jirásek, J., Kolbek, J., Kropáč, Z., Ložek, V., Moravec, J., Prach, K., Rybníček, K., Rybníčková, E. and Sádlo, J. (1998). Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky: textová část. Praha, Academia. 341p. [incl. Neuhäuslová, Z., Moravec, (eds.) Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky 1:500 000. Botanický ústav AVČR, Průhonice.]
- Neuhäuslová, Z. (ed.) (2001). Mapa potenciální přirozené vegetace Národního parku Šumava. Textová část. Silva Gabreta, Supplementum 1: 1-74. [incl. Mapa potenciální přirozené vegetace NP Šumava. - Botanický ústav AVČR, Průhonice].
- Niinemets, Ü. (2010). "Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation." Forest Ecology and Management **260**(10): 1623-1639.

Nordborg, F. and Welander, N.T. (2001). "Growth responses of rooted cuttings from five clones of *Picea abies* (L.) Karst. after a short drought period." Scandinavian Journal of Forest Research **16**(4): 324-330.

Oliva, J., Bernat, M. and Stenlid, J. (2013). "Heartwood stump colonisation by *Heterobasidion parviporum* and *H. annosum* s.s. in Norway spruce (*Picea abies*) stands." Forest Ecology and Management **295**(0): 1-10.

Osakabe, Y., Kajita, S. and Osakabe, K. (2011). "Genetic engineering of woody plants: current and future targets in a stressful environment." Physiologia Plantarum **142**(2): 105-117.

Oulehle, F., Hofmeister, J., Cudlín, P. and Hruska, J. (2006). "The effect of reduced atmospheric deposition on soil and soil solution chemistry at a site subjected to long-term acidification, Nacetin, Czech Republic." Sci Total Environ **370**(2-3): 532-544.

Overbeck, M. and Schmidt, M. (2012). "Modelling infestation risk of Norway spruce by *Ips typographus* (L.) in the Lower Saxon Harz Mountains (Germany)." Forest Ecology and Management **266**(0): 115-125.

Peltola, H., Nykänen, M.-L. and Kellomäki, S. (1997). "Model computations on the critical combination of snow loading and windspeed for snow damage of scots pine, Norway spruce and Birch sp. at stand edge." Forest Ecology and Management **95**(3): 229-241.

Pfeffer, A. (1961). Ochrana lesů, Státní zemědělské nakladatelství. 838p.

Pfeffer, A. and Starý, B. (1989). Kůrovcovití a jádrohlodovití. Praha, Academia. 137p.

Prach, K., Štech, M. and Beneš, J. (1996). Druhotné bezlesí- opomíjená složka biodiverzity Šumavy. Silva Gabreta. Vimperk, Správa Národního parku Šumava. **1**: 243-247.

Procházka, S., et al. (1998). Fyziologie rostlin. Praha, Academia. 484p.

Průša, E. (1990). Přirozené lesy České republiky. Praha, Ministerstvo lesního hospodářství a dřevozpracujícího průmyslu ČR ve Státním zemědělském nakladatelství. 246p.

Quitt, E. (1971). Klimatické oblasti Československa = Climatic regions of Czechoslovakia. Brno, Geografický ústav ČSAV. 73p.

RIS. (2014). "Šumava - Klima." Centrum pro regionální rozvoj ČR. Regionální informační systém. Praha. Retrieved 6.12.2014, from <http://www.risy.cz/cs/turisticke-ris/sumava/o-regionu/klima/>.

Santruckova, H., Santrucek, J., Setlik, J., Svoboda, M. and Kopacek, J. (2007). "Carbon isotopes in tree rings of Norway spruce exposed to atmospheric pollution." Environmental Science & Technology **41**(16): 5778-5782.

SHOCart (2009). Šumava - Trojmezí, Pláně: turistická mapa 1:50 000. Vizovice, SHOCart.

Schroeder, L.M. and Lindelow, A. (2002). "Attacks on living spruce trees by the bark beetle *Ips typographus* (Col. Scolytidae) following a storm-felling: a comparison between stands with and without removal of wind-felled trees." Agricultural and Forest Entomology **4**(1): 47-56.

Smith, S.E. and Read, D.J. (1997). Mycorrhizal symbiosis. San Diego, Academic Press. 605p.

Sofron, J. (2001). Nástin fyto geografie Šumavy se zaměřením na Národní park. Silva Gabreta Supplementum 1. Vimperk, Správa Národního parku Šumava: 26-28.

Sofron, J., Neuhäuslová, Z. and Wild, J. (2001). Podnebí. Silva Gabreta Supplementum 1. Vimperk, Správa Národního parku Šumava: 22-25.

Sohn, J.A., Gebhardt, T., Ammer, C., Bauhus, J., Häberle, K.-H., Matyssek, R. and Grams, T.E.E. (2013). "Mitigation of drought by thinning: Short-term and long-term effects on growth and physiological performance of Norway spruce (*Picea abies*)." Forest Ecology and Management **308**(0): 188-197.

StatSoft, I. (2013). STATISTICA (data analysis software system) Version 12. www.statsoft.com.

Stolina, M., Čapek, M., Gogola, E., Hešková, A., Kodrík, J., Křístek, J., Kudela, M., Nováček, M., Sládek, J., Vaník, K., Gadek, K., Kielczewski, B., Luterek, R., Sierpinski, Z., Szmidt, A., Bencze, L., Igmandy, Z. and Cankov, G. (1985). Ochrana lesa. Bratislava, Příroda. 480p.

Šantrůčková, H., Vrba, J., Křenová, Z., Svoboda, M., Benčoková, A., Edwards, M., Fuchs, R., Hais, M., Hruška, J., J., K., Matějka, K. and Rusek, J. (2010). Co vyprávějí šumavské smrčiny : průvodce lesními ekosystémy Šumavy. Vimperk, Správa Národního parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava. 153p.

ter Braak, C.J.F. and Šmilauer, P. (2012). Canoco reference manual and user's guide: software for ordination (version 5.0). Ithaca, NY, USA, Microcomputer Powerp.

Uhlířová, H., Balcar, V., Císlarová, E., Fabiánek, P., Kapitola, P., Liška, J., Lomský, B., Pasutjová, J., Pfanž, H., Soukup, F., Šrůtka, P. and Volf, B. (1996). Symptomy poškození lesních dřevin : příručka usnadňující rozlišování příčin poškození. Praha, Ministerstvo zemědělství ČR. 244p.

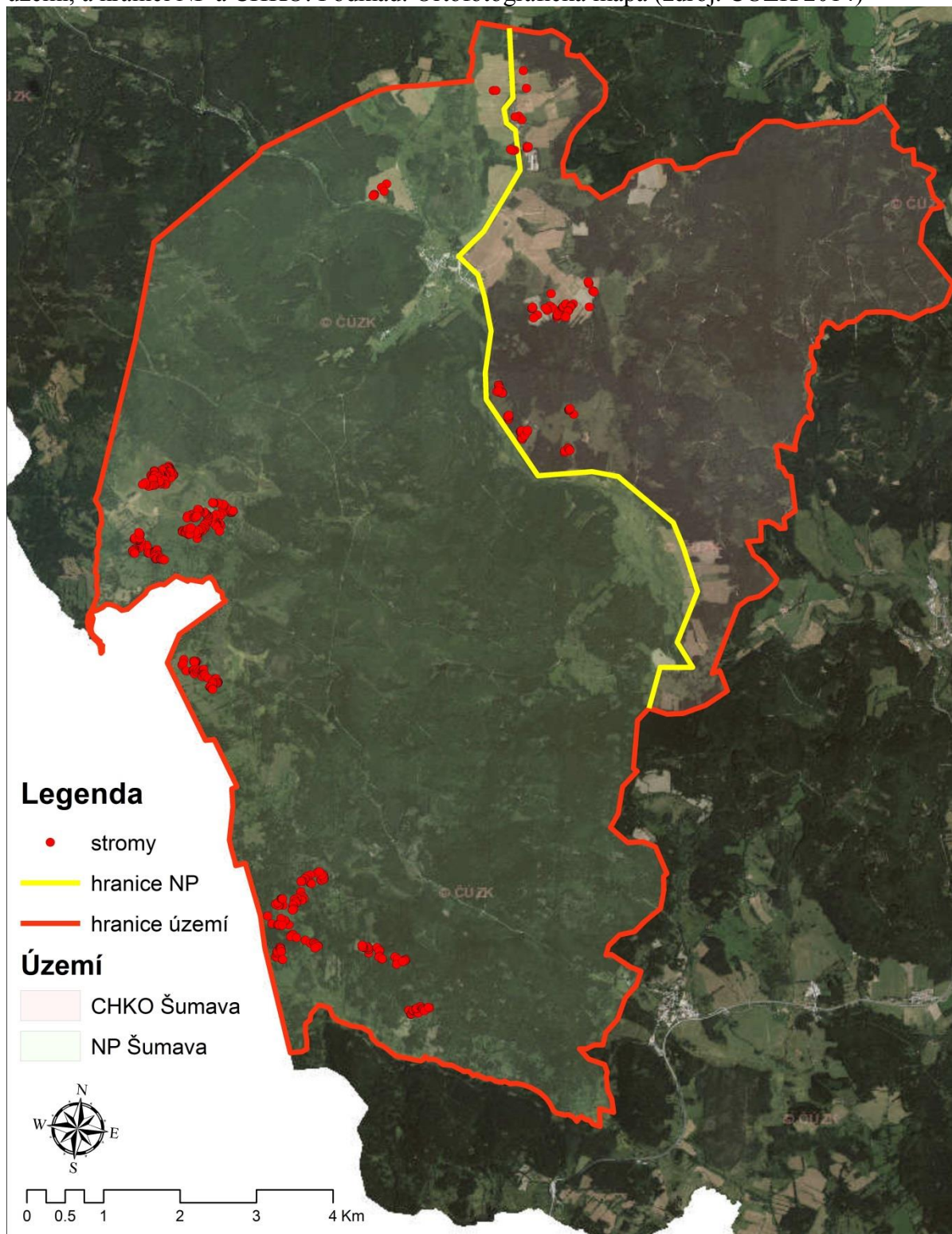
Vacek, S., Hejcman, M., Semelova, V., Remes, J. and Podrazsky, V. (2009). "Effect of soil chemical properties on growth, foliation and nutrition of Norway spruce stand affected by yellowing in the Bohemian Forest Mts., Czech Republic." European Journal of Forest Research **128**(4): 367-375.

Wermelinger, B. (2004). "Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research." Forest Ecology and Management **202**(1-3): 67-82.

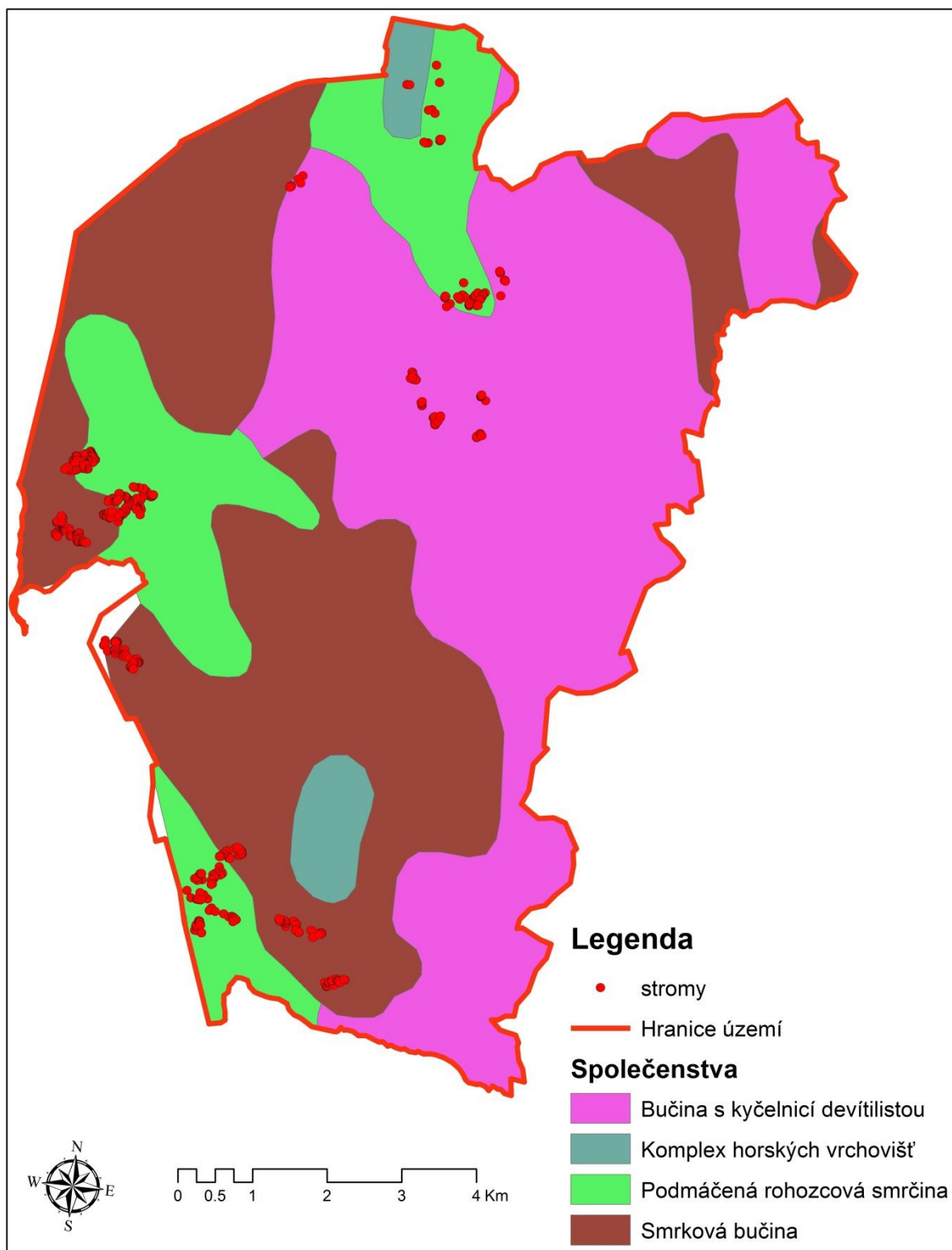
Zahradník, P. (2004). Ochrana smrčín proti kůrovcům. Kostelec nad Černými lesy, Lesnická práce. 39p.

10. Přílohy

Příloha 1: Mapová vrstva z prostředí ArcGis s vyznačenými stromy, hranicí studovaného území, a hranicí NP a CHKO. Podklad: Ortofotografická mapa (zdroj: ČUZK 2014)



Příloha 2: Mapa potenciální přirozené vegetace studovaného území. Výřez z mapy v měřítku 1:500 000 (Neuhäuslová et al. 1998) – výstup z ArcGis.



Příloha 3: Mapa potenciální přirozené vegetace na části dotčeného území ležícího v NP Šumava. Výřez z mapy 1 : 50 000 (Neuhäuslová et al. 2001) – výstup z ArcGis.

