

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta životního prostředí

Katedra ekologie



**Časové zpoždění přirozené obnovy dřevin po
velkoplošné hmyzí disturbanci v temperátních
lesích**

Time delay of natural tree regeneration after large-scale insect
disturbance in temperate forests

Bakalářská práce

Vedoucí práce: Ing. Radek Bače, Ph.D.

Bakalant: Barbora Nováková

2018

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta životního prostředí

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Barbora Nováková

Aplikovaná ekologie

Název práce

Časové zpoždění přirozené obnovy dřevin po velkoplošné hmyzí disturbanci v temperátních lesích

Název anglicky

Time delay of natural tree regeneration after large-scale insect disturbance in temperate forests

Cíle práce

Cílem bakalářské práce bude

- 1/ podat přehled o prodlevě mezi disturbancí a přirozeným znovuzalesněním na základě dosavadní vědecké literatury
- 2/ zjistit jaké faktory jsou rozhodující při vysvětlování časové prodlevy zmlazení

Metodika

1. Systematické zhodnocení vědeckých článků zabývajících se časovým intervalem obnovy temperátního lesa po velkoplošné hmyzí disturbanci
2. Zpracování případných meta-analýz závislosti délky časové prodlevy např. na vertikální vzdálenosti od horní hranice lesa
3. Příprava bakalářské práce.

Doporučený rozsah práce

30-40 stran

Klíčová slova

přirozená obnova lesa, disturbance kůrovcem, časové zpoždění, prostorová struktura, smrk ztepilý, *Picea abies*, početnost zmlazení

Doporučené zdroje informací

- Bače, R., Svoboda, M., Janda, P., Morrissey, R. C., Wild, J., Clear, J. L., ... & Donato, D. C. (2015). Legacy of Pre-Disturbance Spatial Pattern Determines Early Structural Diversity following Severe Disturbance in Montane Spruce Forests. *PLoS one*, 10(9), e0139214.
- Donato, D. C., Campbell, J. L., & Franklin, J. F. (2012). Multiple successional pathways and precocity in forest development: can some forests be born complex?. *Journal of Vegetation Science*, 23(3), 576-584.
- Fischer, A., Fischer, H. S., Kopecký, M., Macek, M., & Wild, J. (2015). Small changes in species composition despite stand-replacing bark beetle outbreak in *Picea abies* mountain forests 1. *Canadian Journal of Forest Research*, 45(9), 1164-1171.
- Ilisson, T., Köster, K., Vodde, F., & Jögiste, K. (2007). Regeneration development 4–5 years after a storm in Norway spruce dominated forests, Estonia. *Forest ecology and management*, 250(1), 17-24.
- Jonášová, M., & Prach, K. (2004). Central-European mountain spruce forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23(1), 15-27.
- Kupferschmid, A. D., & Bugmann, H. (2005). Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management*, 205(1), 251-265.
- Nováková, M. H., & Edwards-Jonášová, M. (2015). Restoration of central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 344, 120-130.
- Vodde, F., Jögiste, K., Engelhart, J., Frelich, L. E., Moser, W. K., Sims, A., & Metslaid, M. (2015). Impact of wind-induced microsites and disturbance severity on tree regeneration patterns: Results from the first post-storm decade. *Forest Ecology and Management*, 348, 174-185.
- Wild, J., Kopecký, M., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Edwards–Jonášová, M., & Herben, T. (2014). Spatial patterns with memory: Tree regeneration after stand–replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation science*, 25(6), 1327-1340.
- Zeppenfeld, T., Svoboda, M., DeRose, R. J., Heurich, M., Müller, J., Čížková, P., ... & Donato, D. C. (2015). Response of mountain *Picea abies* forests to stand–replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self–replacement. *Journal of Applied Ecology*, 52(5), 1402-1411.

Předběžný termín obhajoby

2017/18 LS – FŽP

Vedoucí práce

Ing. Radek Bače, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 3. 3. 2017

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 7. 3. 2017

prof. RNDr. Vladimír Bejček, CSc.

Děkan

V Praze dne 22. 02. 2018

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma

Časové zpoždění přirozené obnovy dřevin po velkoplošné hmyzí disturbanci
v temperátních lesích

Vypracovala samostatně pod vedením Ing. Radka Bačeho, Ph.D. Uvedla jsem
veškeré literární prameny a publikace, ze kterých jsem čerpala. Tištěná verze se
shoduje s verzí odevzdanou přes Univerzitní informační systém.

V Praze dne:

.....

Barbora Nováková

Poděkování

Ráda bych poděkovala svému vedoucímu práce, Ing. Radku Bačemu, Ph.D., za vedení této práce, věcné rady, připomínky, motivující přístup a trpělivost. Mé díky patří i Ing. Petru Chajmovi za rady ohledně statistiky a za pomoc se statistickým programem. A především bych chtěla poděkovat své rodině za obrovskou podporu během celého studia.

V Praze dne:

.....

Abstrakt

Tato bakalářská práce se zabývá časovou prodlevou mezi přirozenou velkoplošnou disturbancí v lese (např. hmyzí gradace, polomy a oheň) a samovolným znovuzalesněním. Pomocí meta-analýzou nashromážděných výsledků ze 41 vědeckých článků byly hledány faktory, které by mohly mít vliv na kvantitu a rychlost obnovy lesa. Práce se zaměřuje na temperátní lesy, které jsou v poslední době stále více postihovány intenzivními hmyzími disturbancemi a na jejich srovnání s jinými typy disturbancí, většinou na doposud bezzásahových územích, málo dotčených lidskou činností. Počet let, který byl mezi disturbancí a znovuoobením lesa, se pohyboval v rozmezí od 2 do 30 let s průměrem a směrodatnou odchylkou $11,8 \pm 7,1$ roku. Za tuto dobu dosáhla přirozená obnova průměrně úrovně 3762 ± 4050 stromů na hektar, v rozmezí 550 až 21 916 ks/ha. V 56,1 % případů byla doba obnovy kratší než 10 let. V 83% případů byla daná obnova považována za dostatečnou (dosáhla větší početnosti než 1000 kusů stromů na hektar). Z výsledků je patrné, že lesní společenstva jsou schopna si po velkoplošných disturbancích uchovat dominanci dřevin, přičemž nejprve nastupují pionýrské druhy dřevin, ale po čase, který je na každém stanovišti individuální, dochází k návratu dřevin, které se na daném místě vyskytovaly před disturbancí. Ukázalo se, že temperátní lesy dosahují při obnově větší početnosti než lesy boreální. Meta-analýza nashromážděných dat prokázala, že sezvyšujícím se ročním úhrnem horizontálních srážek v místě výzkumu roste početnost jedinců zmlazení. Z toho vyplývá, že v sušších ekosystémech, které jsou více ohroženy aktuálními klimatickými změnami, může být snížena regenerační schopnost dřevinného patra. Také se ukázalo, že na stanovištích s vyšší průměrnou roční teplotou probíhá obnova lesa rychleji, čili je menší počet let mezi disturbancí a samovolným znovuzalesněním. Doba obnovy se prodlužuje, pokud disturbance byla způsobena ohněm, což je pravděpodobně způsobeno větší severitou tohoto disturbačního typu, který po sobě nezanechává vyčkávající obnovu, která větrné a kůrovcové disturbance obvykle přežívá.

Klíčová slova: Přirozená obnova lesa, lesy mírného pásu, přírodní disturbance, resilience ekosystému, početnost zmlazení

Abstract

This bachelor thesis deals with time window between large-scale disturbance of forest (e. g. insect gradation, windthrow and fire) and natural reforestation. The factors which could have influence to quantity and forest recovery rate were searched through the meta-analysis of collecting results of 41 scientific articles. The thesis focuses on temperate forests which have been more and more affected by intense insect disturbances and their comparison with other types of disturbances, mostly in remoted areas, free of human activity. Number of years between disturbance and reforesting ranging from 2 to 30 years interval with an average and standard deviation $11,8 \pm 7,8$ years. During this time the natural regeneration reached an average rate of 3762 ± 4050 trees per hectare ranging from 550 to 21916 pieces per hectare. In 56,1 % of cases was the regeneration time less than 10 years. In 83% of cases was reforesting considered sufficient (achieved more than 1000 pieces per hectare). Forests are able to preserve dominance of trees after wide-areas disturbances. At first pioneer tree species start growing and after some time, trees which were there before disturbances tends to return. It has been shown that temperate forests reach more regeneration density than boreal forests. The meta-analysis of the collecting data has shown that the increasing number of precipitation in the area of research increases with the increasing number of tree regeneration. This suggests that in drier ecosystems that are more at risk from current climatic changes, the regenerative capacity of the woody palate can be reduced. It has also been shown that at sites with a higher average annual temperature, forest renewal takes place faster, i.e. there is a shorter number of years between disturbance and natural reforestation. The recovery period is prolonged if the disturbance is caused by fire, which is probably caused by the greater severity of this disturbance type which does not leave advance regeneration, usually surviving wind and beetle disturbance.

Key words: Natural forest regeneration, temperate forests, natural disturbance, ecosystem resilience, number of refinement

Obsah

1	Úvod.....	1
2	Cíle práce	2
3	Literární rešerše	3
3.1	Stabilita lesních ekosystémů	3
3.2	Lesní dynamika	4
3.2.1	Sukcese.....	4
3.2.2	Klimax.....	6
3.2.3	Velkoplošné disturbance lesa.....	8
3.2.3.1	Větrná disturbance	9
3.2.3.2	Disturbance ohněm	10
3.2.3.3	Disturbance sněhem a ledem	11
3.2.4	Obnova lesa.....	12
3.2.4.1	Faktory ovlivňující přirozenou lesní obnovu.....	13
3.3	Hmyzí škůdci.....	14
3.3.1	Kůrovci (<i>Ipinae</i>).....	15
3.3.1.1	Lýkožrout smrkový (<i>Ips typographus</i> (L.))	16
3.3.1.2	Obrana stromů proti kůrovcům.....	17
3.3.2	Bekyně mniška (<i>Lymantria monacha</i> (L.)).....	18
3.3.3	Bekyně velkohlavá (<i>Lymantria dispar</i> (L.))	19
3.4	Temperátní les	20
3.5	Boreální les.....	21
4	Metodika	23
5	Výsledky	25
6	Diskuze	33
7	Závěr a přínos práce.....	35
8	Literatura.....	36
9	Přílohy.....	44

1 Úvod

Lesní ekosystémy po celém světě jsou vystaveny vlivu disturbancí různého původu. Mezi tři hlavní typy přírodních lesních disturbancí patří oheň následovaná vichřicí a hmyzem (Attiwill, 1994. Averalo et al, 2000). Disturbance se nevyhýbají ani lesům střední Evropy, zde se často jedná o větrné disturbance následované disturbancemi hmyzu (Jonášová et Prach, 2004. Štícha et al, 2013. Winter et al, 2017). Ačkoli už jsou v této době lesní disturbance považovány za přirozené a pro lesní prostředí přímo za potřebné, jelikož jsou důležité pro rozvoj lesní struktury a pro funkci lesních ekosystémů, otázkou stále zůstává, zda v lesích po disturbance je vhodnější využít pasivního či aktivního přístupu k následné obnově (Attiwill, 1994. Beghin et al, 2010), protože zde dochází k obavě, zda se les po regeneraci vrátí zpět do podoby před disturbance, ať už se jedná o druhové složení, lesní strukturu či kvalitu porostu, a jak dlouho tato obnova bude trvat (Zeppenfeld, 2015). Rozhodnutí, jak naložit s obnovou lesa, by mělo vycházet z pochopení ekologických procesů probíhajících v lesním prostředí (Attiwill, 1994). Jelikož obnova následující ihned po disturbance do zhruba 20 let má významný vliv na celý následující cyklus lesa, který může trvat stovky let (Turner et al, 1998). Pro pochopení obnovy lesa je nutné znát faktory, které ji mohou ovlivnit. Významnost jednotlivých faktorů působících na obnovu se u různých autorů liší, často jsou ale zmiňovány tyto: struktura mateřského porostu, množství mrtvého dřeva, charakter svrchních půdních horizontů, povrch půdy, vhodné mikrostanoviště, podmínky světelné, teplotní či vlhkostní, množství srážek, nadmořská výška, expozice či okus zvěří (Kupferschmid et Bugmann, 2005. Kupka et al, 2007. Strnadová, 2011. Zenáhlíková, 2012). Otázka úspěšnosti přirozené obnovy lesa stále nabývá na významnosti, jelikož lze očekávat zvyšování frekvence narušování lesů v souvislosti s globálními klimatickými změnami (Jonášová et al, 2010).

2 Cíle práce

Cílem této bakalářské práce je pomocí literární rešerše zhodnotit témata týkající se velkoplošných disturbancí v temperátních lesích a následné obnovy. Pomocí již dostupné literatury by mělo dojít k objasnění otázky, zda jsou lesy po velkoplošné disturbanci schopné navrátit se zpět do sukcesního stádia, které se vyskytovalo před disturbancí, a případně jak dlouho tento proces trvá. Také by mělo dojít k odhalení faktorů (např. množství srážek, teplota či typ lesa), které reálně ovlivňují obnovu lesa, a zda daný faktor působí pozitivně či negativně.

3 Literární rešerše

3.1 Stabilita lesních ekosystémů

Ekologickou stabilitu lze definovat jako schopnost ekosystému odolávat změnám, či se po narušení co nejrychleji vrátit do původního stavu. Pro to, abychom mohli ekosystém označit jako stabilní, stačí splnění pouze jedné z těchto podmínek (Suchomel et al, 2014). Stabilitu lze popsat některými vlastnostmi, které určují míru stability. Jednou z těchto vlastností je perzistence neboli vytrvalost, která je měřítkem doby, po kterou trvá určitá vlastnost ekosystému, než dojde k její změně (Forman et Godron, 1993). Schopnost ekosystému zůstat nezměněn narušením, se nazývá rezistence neboli odpor. Resilience neboli pružnost zase vyjadřuje, za jak dlouho se systém po narušení vrátí do původního stavu rovnováhy (Führer, 2000).

Mohlo by se zdát, že druhově bohatší, složitější ekosystémy, budou mít vyšší ekologickou stabilitu. Ovšem čím druhově bohatší je ekosystém, tím má lepší schopnost rezistence, ale nižší resilienci, pokud už dojde k nějakému narušení, hůře se mu vrací do rovnovážného stavu. Opačně jsou na tom jednodušší, druhově chudší ekosystémy, u kterých jednoduše dojde k narušení, ale dokážou se rychle vrátit do původního stavu, čili mají nízkou rezistenci a vysokou resilienci (Vacek et al, 2016).

S ekologickou stabilitou také souvisí pojmy homeostáza a homeorhéza. Homeostáza je ochrana stavu, představuje samostatné udržování nějaké veličiny na přibližně stejné hodnotě bez jakýchkoli vnějších zásahů. Hodnoty nejsou úplně stabilní, ale jedná se pouze o mírné oscilace okolo stabilního bodu. Opačem homeostáze je homeorhéza, kterou lze přeložit jako ochranu plynutí. Jedná se o stav, kdy dochází ke stálému vývoji ekosystému. Chování živých systémů lze lépe popsat pomocí homeorhéze než pomocí homeostáze (Hradecký et Buzek, 2001. Suchomel et al, 2014).

Opačem ekologické stability je labilita neboli nestálost. Jedná se o neschopnost systému odolat nějakému působení vedoucímu ke změně, nebo neschopnost navrátit se po změně do původního stavu rovnováhy (Hradecký et Buzek, 2001). Labilitu můžou způsobovat endogenní změny, kdy vlivy způsobující vychýlení z rovnováhy vycházejí z vnitřku ekosystému. Nebo mohou být změny

exogenní, kdy jsou změny způsobené vlivem cizího faktoru. Podle stupně účinku lze vylišovat stupně nestability, jsou to poruchy zanedbatelné, únosné, kritické a katastrofické (Suchomel et al, 2014).

V různých vývojových stádiích lesa se projevuje rozlišná stabilita. Jde zde o statickou stabilitu vůči různým mechanickým vlivům. Rozhodujícími faktory je zde počet vitálních stromů a různověkost porostu. Největší stabilitu zde vykazuje les ve fázi návratu k optimu, kdy některé stromy teprve stárnou a jiné už dorůstají. Nejnižší stabilitu vykazuje les ve fázi optima, kdy je les stejnověký (Vacek et al, 2016).

3.2 Lesní dynamika

Lesní dynamika je termín používaný pro tvorbu či změnu lesa, která probíhá na určitém místě v průběhu času. Může probíhat na úrovni celého ekosystému, biocenózy, či jen v jednotlivých populacích (Moravec et al, 1994). Hlavní silou, která řídí dynamiku většiny lesních ekosystémů, jsou disturbance (Svoboda, 2008). Proti disturbancím nastupuje opačný proces, který se snaží jejich účinky vyrovnat, a tím je sukcese (Laštůvka et Krejčová, 2000).

Když ekologové poprvé popisovali vegetační dynamiku, zaměřili se na tři hlavní rysy: určitý výchozí bod, jasný směr a jednoznačný konec. Tyto tři předpoklady dávají dohromady pojem sukcese, která je speciálním případem vegetační dynamiky (Pickett et Cadenasso, 2005).

3.2.1 Sukcese

Sukcese je zásadním ekologickým pojmem. Dá se definovat jednoduše jako změna druhového složení a struktury společenstev na určitém místě v čase (Pickett et Cadenasso, 2005). Laštůvka et Krejčová (2000) definují sukcesy jako sled po sobě jdoucích změn vedoucích k opětovnému nastolení rovnováhy v biocenóze po nějakém narušení. Proces je doprovázen změnami druhového složení a vede k větší uspořádanosti a strukturální složitosti. Sukcese probíhá v čase podél ekologického gradientu vždy jednosměrně, a to od extrémních podmínek až k mezickému prostředí. Projevem sukcese jsou postupné změny fytocenóz, na začátku jsou strukturálně primitivní stádia a na konci vzniknou vícepatrové fytocenózy, jejichž stratifikace je určena klimatickými podmínkami (Moravec et al, 1994). Celý proces

od iniciačního stádia až po stádium konečné probíhá za neměnicího se typu klimatu (Zlatník, 1976).

Sukcese bývá dělena podle různých faktorů. Jedno z nejdůležitějších členění je na sukcesi primární a sekundární (Vacek et al, 2016):

- A) S. primární –vývoj vegetace probíhající na území, na kterém se vegetace dosud nevyskytovala.
- B) S. sekundární – vývoj vegetace, který probíhá na územích s dobře vyvinutou půdou, kde se vegetační porost již dříve vyskytoval, ale byl zničen v důsledku nějaké kalamity.

Moravec et al (1994) říká, že jeden z důležitých rozdílů mezi primární a sekundární sukcesí je v tom, ve kterém stádiu sukcese se nachází optimum. U primární sukcese je to stádium konečné, kdy by měla být druhová diverzita nejbohatší, zatímco u sukcese sekundární bývají počáteční stádia druhově velmi bohatá a postupem času se počet druhů snižuje.

Zlatník (1976) rozlišuje sukcesy podle směru sledu:

- A) Sukcese progresivní čili postupná – probíhá ve směru postupného zdokonalování, přičemž se zvyšují edafické nároky.
- B) Sukcese regresivní čili zpětná – probíhá ve směru postupné degradace, přičemž poškození může být dlouhotrvající a postupné nebo náhlé. Po ustání působení rušivého faktoru se regrese změní v druhotnou progresivní sukcesi.
- C) Pro případ, kdy nelze rozeznat, o který směr sukcese se jedná, lze použít výraz sukcesediscesivní.

Laštůvka et Krejčová (2000) rozdělují sukcesi na exogenní a endogenní:

- A) S. exogenní (allogenní) – sukcese probíhá v důsledku působení měnících se abiotických podmínek
- B) S. endogenní (autogenní) – v případě, že sukcese probíhá vlivem samotné biocenózy

Zlatník (1976) k tomuto dělení přidává ještě sukcesí autogenně – allogenní, ke které dochází, pokud se k vnitřním vlivům biocenózy připojí i vlivy abiotické.

Sukcesi lze rozlišovat i podle délky časových úseků, v nichž probíhá (Vacek et al, 2016):

- A) S. aktuální – změny proběhnou v rozmezí jednoho roku až několika desítek let.
- B) S. sekulární – změny se uskuteční během několika staletí až tisíciletí.
- C) S. geohistorická – změny probíhají miliony let.

3.2.2 Klimax

Klimax je závěrečným stádiem sukcese, co se týče jeho klasického pojetí, je považován za rovnovážnou fázi společenstev, kdy je výdej a příjem hmoty a energie relativně vyrovnaný. Příčinou vzniku konečného stádia je, že nepůsobí takové změny, které by umožnily jinému společenstvu zabrat území (Laštůvka et Krejčová, 2000. Moravec et al, 1994). Jak dochází ke vzniku klimaxu, popisuje velký vývojový cyklus lesa, který byl vytvořen jako jeden z konceptů lesní dynamiky v podmínkách střední Evropy ve smíšených lesích (Kindlmann et al, 2012). Na jeho počátku je katastrofa vzniklá rozsáhlými disturbancemi, které mohou být různého charakteru, především větrnými kalamitami, imisemi, požáry či přemnožením herbivorů (Vacek et al, 2016). Velký vývojový cyklus má tři fáze (Čaboun, 2000. Suchomel et al, 2014):

- 1) Stádium lesa přípravného: Devastovanou plochu osidlují pionýrské dřeviny, které nejsou náročné na prostředí ani na půdní podmínky.
- 2) Stádium lesa přechodného: Jde o kombinaci dřevin přípravného charakteru a nově se zde vyskytujících náročnějších dřevin. Stanoviště opět získává charakter lesa, čímž se zlepšují podmínky pro výskyt náročnějších dřevin.
- 3) Stádium lesa závěrečného: V tomto stádiu dorůstají klimaxové dřeviny, čímž jsou nakonec přípravné dřeviny úplně vytlačeny a vzniká závěrečné

stádium – klimax, který je nejstabilnějším typem ekosystému, jaký může na daných podmínkách vzniknout.

Také byl popsán malý vývojový cyklus, který se odehrává v rámci klimaxu, jelikož ani ten není neměnný. Má také tři fáze:

- 1) Fáze optima: Na ploše se vyskytuje relativně malé množství stromů stejné výšky, avšak různé tloušťky kmene a rozdílného věku. Na konci tohoto stádia přichází stárnutí a odumírání jednotlivých stromů.
- 2) Fáze rozpadu: Snižuje se počet stromů starší generace, zároveň se navyšuje počet stromů nové generace. Na povrchu půdy se hromadí mrtvé dřevo. Tato fáze je pro některé stromy fází dožívání a pro některé fází obnovy.
- 3) Fáze dorůstání: Vyskytuje se zde již jen málo stromů starší generace, zato je velký podíl stromů generace nové. Zápoj je zde stupňovitý až vertikální. V tomto stádiu dochází k největší výškové, tloušťkové i plošné diferenciaci (Suchomel et al, 2014. Vacek et al, 2016).

Dle nyní více uznávaného pojetí klimaxu ovšem neexistuje žádný specifický konečný bod sukcese. Jelikož v průběhu sukcese se ekosystém stává méně stabilní a je více náchylný k disturbancím, v důsledku čehož dochází k neustálým cyklickým změnám a díky tomu vývoj ekosystému nikdy nemůže dojít konce (Christensen, 2014). Klasickému pojetí klimaxu a vývojových cyklů se například vymykají temperátní horské smrkové lesy. Tyto lesy nemají klasické znaky lesa klimaxového, jako například bohatost bylinné vegetace, velká druhová diverzita dřevin, či výrazná věková a velikostní rozrůzněnost stromového patra. To odpovídá faktu, že zde není uplatňován malý vývojový cyklus. Nedochozí zde ovšem ani k uplatnění velkého vývojového cyklu, podle kterého by po narušení měly na stanoviště jako první nastoupit pionýrské dřeviny a až později dřeviny klimaxové, jelikož smrk se může chovat i jako pionýrská dřevina, dokáže rychle osídlit volný prostor a je schopen rychlého vývoje. Stejně jsou na tom i boreální lesy Kanady, ve kterých je dominantní dřevinou smrk černý (Kindlmann et al, 2012).

3.2.3 Velkoplošné disturbance lesa

Disturbance má spoustu definic, Rykiel (1985) ji definoval jako příčinu, která má za následek nějakou poruchu, která má určitý efekt. Pickett et al (1999) definuje disturbance jako fyzickou sílu nebo událost, která narušuje fyzickou nebo biologickou strukturu ekologického systému. Disturbanci lze také definovat jako náhodnou událost či děj, kvůli kterému dojde ke změně vnitřních vztahů v ekosystému. Následkem čehož posouvá ekosystém své vývojové stádium zpět v čase (Pavlas, 2014).

Ačkoli je disturbance známý pojem, k jeho přijetí došlo až v 70. letech 20. století (Pickett et al, 1999). Přestože zde byli někteří výzkumníci, kteří si uvědomovali důležitost poruch, převládal zde názor, že rušení, bouře a ohniska hmyzu jsou výjimečné události, které k běžnému stavu lesů nepatří. Dříve totiž ekologické myšlení zdůrazňovalo stabilitu, homogenitu a předvídatelnost vývoje lesních ekosystémů (Kuuluvainen, 2002). Nyní už jsou ale disturbance přijímány jako hlavní síla formující vývoj, strukturu a funkci lesů (Attiwill, 1994).

Povaha narušeného místa je dána tím, jak intenzivní je narušení, jaké množství vegetace bylo odstraněno, nebo jak hluboko je substrát narušený či zasypaný. Některé rušivé události mohou mít jen lokální účinek, jako například pád jednoho stromu v lese, jiné mohou být naopak rozsáhlé, jako třeba odstranění lesní koruny po hurikánu nebo tajfunu. Charakteristika narušeného místa má vliv na to, jaké druhy se zde budou dále vyskytovat, jak se budou rozvíjet a vzájemně na sebe působit (Pickett et Cadenasso, 2005). Disturbance fungují nebo mají fungovat ve všech časových a prostorových měřítkách a organizačních úrovních ekologického a evolučního zájmu (Attiwill, 1994). Disturbancemi jsou charakterizovány všechny lesní ekosystémy (Kuuluvainen, 2002).

Některé disturbance lze vnímat jako očekávané. Pak už se ale nejedná o poruchy v pravém slova smyslu. Jde o disturbance, které se na určitém území vyskytují již dlouho a periodicky, takže organismy, které dané území obývají, již měly možnost se daným faktorům přizpůsobit. Jako příklad lze uvést opakující se požáry v oblastech s obdobím krutého sucha, kde jsou organismy na požáry přizpůsobené rozličnými mechanismy, rostliny mají obnovovací pupeny těsně pod

povrchem půdy, někteří živočichové se požáru brání zavrtáním do země, jiní uprchnou. Oproti tomu disturbance nepředvídatelné jsou poruchami v tom smyslu, že způsobují podstatnou změnu v ekosystému, jelikož ten na ně není připraven a tím se posune jeho sukcesní stádium zpět (Forman et Godron, 1993).

Disturbance mohou být způsobeny antropogenními či přírodními faktory. Faktory antropogenní povahy vycházejí z lidské činnosti, může se jednat o znečištění prostředí, úpravu krajinného rázu, o lesní holoseče, o pastvu dobytka a o mnoho dalších činností (Laštůvka et Krejčová, 2000). Přírodní disturbance mohou být způsobeny požáry, záplavami, sopečnou činností, hurikány, tornády či mohou souviset s přemnožením býložravého hmyzu. Tato narušení jsou považována za nejzávažnější (Forman et Godron, 1993). Může docházet i k méně významným disturbancím, například sesuvem půdy či laviny, vývraty a polomy větrem, působením patogenů či vlivem herbivorů (Kuuluvainen, 2002. Moravec et al, 1994).

Přírozené disturbance jsou klíčovou hybnou silou dynamiky lesních ekosystémů, jelikož silně ovlivňují strukturu lesa a jeho složení, čímž značně působí i na biologickou rozmanitost. Znalost režimu přírodního narušování je nezbytná pro pochopení lesní dynamiky, jelikož variabilita frekvence narušování, prostorové vzory, intenzita narušení i interakce mezi poruchami často vytvářejí mozaiku lesních skvrn na rozsáhlých územích (Svoboda et al, 2012).

3.2.3.1 Větrná disturbance

Vítr je pohyb vzdušných mas, obvykle horizontálního směru, zapříčiněný gradientem tlaku vzduchu, který převážně vzniká nerovnoměrným ohřevem částí zemského povrchu a termickými jevy v atmosféře (Podrázský, 2014). Jeho působení je mechanického rázu (působí tlakem). V podmínkách střední Evropy je vítr nejničivějším faktorem v lesích a množství dřeva, které musí být v důsledku větrné disturbance vytěženo, se stále zvyšuje. To může být způsobeno zhoršující se stabilitou lesních porostů, nebo zvyšující s frekvencí nebezpečných větrů. Nejsilnější projevy větru jsou zaznamenány na volných planinách, na hřebenech a návětrných úbočích hor (Holubec, 2016. Konôpka et Konôpka, 2009).

Pro praktické měření rychlosti větru se používá Beaufortova stupnice, která určuje stupeň větru podle účinků větru na různé objekty na souši či na moři. Nejnižší stupeň, který by měl poškodit stromy je 8 - čerstvý víchr, při kterém již může dojít k ulamování větví, jeho rychlost je 62-74 km/h (conVERTER, 2002). Na našem území mívají vichřice často až sílu orkánu, tj. 100-200 km/h. Vítr se vyskytuje v několika formách, vichřice se krajinou pohybuje jako široký val s vodorovnou osou. V tomto případě polomy vznikají působením nárazových až bořivých větrů, u kterých dochází k prudkým změnám směru a síly. Pokud vzduch proudí na místě okolo svislé osy, nazývá se trombou či smrští. Ve vysokých horách při velkých teplotních a tlakových rozdílech může vznikat přepadový vítr. A například bórou lze popsat nárazový studený vítr, který vane z pevniny na moře. Pro les ve středoevropském regionu jsou nejškodlivější vichřice působící v listopadu, březnu a dubnu (Lubojacký, 2013).

Nejlépe dokážou větrným disturbancí odolávat porosty se stabilními stromy, které se vyznačují řídkostí porostů a výškovou a tloušťkovou diferenciací. Náchylné jsou přeštíhlené a přehoustlé porosty. Jako nejnáchylnější jsou pak určovány stejnověké smrkové porosty. Působením větru mohou vznikat i mechanomorfozy, což jsou růstové deformace. Projevují se krátkými pokroucenými kmeny a silnými větvemi. Někdy vznikají až vlnkové formy dřevin (Podrázský, 2014).

3.2.3.2 Disturbance ohněm

Požár je jedním z hlavních rušivých faktorů v globálním měřítku. Jsou ale i společenstva, která jsou na občasném požáru závislá, kde by se bez něj neudržela specifická druhová rozmanitost, např. severoamerické prerie (Holubec, 2016). Co se týče lesnatých území, působí požár nejvíce v tajze a v suchých submeditoránních pásmech. V temperátních lesích oheň nepůsobí zdaleka tak často, vzniknout zde ovšem může například od blesku a často vzniká v důsledku lidské nedbalosti (Štykar, 2008).

Různá společenstva odpovídají na vzniklý požár rozdílným způsobem. Například v Eurasii se stromy vyvinuly tak, aby dokázali požáru odolat a potlačit ho, zatímco dřeviny v částech Ameriky, které často podléhají disturbanci ohněm, proti němu nebojují, shoří, ale les se dokáže opět rychle regenerovat. Na Americkém

kontinentu jsou rozsáhlé požáry běžnější než v Eurasii (Rogers et al, 2015). Stromy se požárům přizpůsobily různými adaptacemi, některé mají velice tlustou borku, např. borovice těžká (*Pinus ponderosa*), dub velkoplodý (*Quercus macrocarpa*) či modřín západoamerický (*Larix occidentalis*). Jiné dřeviny se adaptovaly schopností zmlazovat z báze kořenů či z pupenů z kmene, sekvoje vždyzelená (*Sequoia sempervivens*) či borovice tuhá (*Pinus rigida*). Některé dřeviny jen využívají vypáleného prostoru pro růst bez konkurence (Holubec, 2016).

Požár v lese se může šířit třemi cestami, korunami stromů, po zemi, či pod zemí. Zemní požáry se mohou nepozorovaně šířit v odumřelé opadané organické hmotě velice dlouho, jejich výsledkem bývá zničená veškerá vegetace, kromě nejodolnějších jedinců (starých stromů). Při vyšlehnutí plamenů může dojít ke změně zemního požáru na povrchový, který se šíří mnohem rychleji, ovšem bývají po něm zachovány podzemní orgány rostlin. Korunové požáry se nejvíce uplatňují v hustých lesích, bývají při nich zničené celé biocenózy (Holubec, 2016. Štykar, 2008).

3.2.3.3 Disturbance sněhem a ledem

Disturbance sněhem a ledem nabývají na významu s rostoucí nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou. Poškození sněhem bývá mechanického rázu, při kterém dochází k ohýbání a lámání větví i terminálů (Holubec, 2016). Závažnost poškození sněhem spočívá v tom, že poškozuje lesní porosty ve formě korunových a kmenových zlomů a často poškozuje mladé lesní porosty. Pro lesy je nejnebezpečnější lepkavý sníh, který padá při teplotách okolo 0 °C a vyznačuje se velkou hmotností (Konôpka et Konôpka, 2009). Se sněhovou pokrývkou úzce souvisí nebezpečí plazivého sněhu a lavin, které se nejčastěji utrhávají za hřebeny na prudkých svazích. V tomto případě dochází k vyvracení, olamování, lámání či specifickému přizpůsobenému růstu stromů. Na místech opakujících se lavin dochází k zamezení růstu vyšších stromových forem a k zamezení vzniku klimaxového lesa (Holubec, 2016. Zeidler et Banaš, 2013).

K ledovým disturbačním faktorům patří námraza, která je formou horizontálních srážek a mrznoucího deště. V našich podmínkách jsou námraza a jinovatka běžné v horách na větrných stanovištích. V porovnání s mrznoucím deštěm, který způsobuje velké škody například v Severní Americe je ovšem váha

námrazy zanedbatelná, jelikož mrznoucí déšť dokáže na větvích vytvořit ledovou vrstvu o mocnosti větší než 10 cm. Dochází k poškození křehkých dřevin. Námraza způsobuje škody hlavně při změně směru větru, kdy dochází k lámání ledem obalených listů (Holubec, 2016. Zeidler et Benaš, 2013).

3.2.4 Obnova lesa

Obnovu lesa lze definovat jako proces náhrady stromů novou generací (Baláš et Kuneš, 2014). Dle § 2 zákona č. 289/1995 Sb. je obnovou lesa soubor opatření vedoucí ke vzniku následného lesního porostu. Lesní obnovu lze popsat několika způsoby, například podle velikosti se může jednat o obnovu velkoplošnou či maloplošnou, dle doby trvání o krátkodobou či dlouhodobou a dle způsobu vytváření nového porostu, se může jednat o obnovu umělou nebo přirozenou (Kupka, 2005).

Přirozená obnova je taková, u které se na vzniku nového porostu přímo podílí porost mateřský (Baláš et Kuneš, 2014). V přírodních a pralesovitých lesích dochází k obnově samovolně během celé existence lesa, nejvíce ovšem se stadiu rozpadu, kdy dohází k odumírání starých stromů, nebo na místech poškozených disturbancí (Kupka, 2005). K přirozené obnově může ale docházet i v hospodářských lesích, kde probíhá společně s cílevědomou činností lesního hospodáře. Pro něj má přirozená obnova mnoho výhod, jako je nízká finanční náročnost či, že ji lze provádět na lokalitách se zájmy ochrany přírody. Má ale i nevýhody a to, časovou náročnost či třeba závislost na vnějších, neovlivnitelných podmínkách (Baláš et Kuneš, 2014).

Přirozená obnova může probíhat generativním či vegetativním způsobem. Významnější je obnova generativní, což je obnova ze semene. Nový porost vzniká z náletu a opadu semen, ať už z porostu mateřského či okolních porostů. Úspěšnost této obnovy podmiňuje výskyt semenné úrody a vhodný stav půdního povrchu, na který semeno dopadne. Proto v hospodářských lesích často dochází k povrchové úpravě půdy. Nový porost ale může vznikat i nesemennou, vegetativní cestou, při které se u listnatých stromů uplatňuje pařezová či kořenová výmladnost (Kupka, 2005).

3.2.4.1 Faktory ovlivňující přirozenou lesní obnovu

Úspěšnost a rychlost přirozené obnovy lesa je dána mnoha faktory, které se dají zařadit do dvou hlavních skupin, což jsou faktory biotické a abiotické. Biotické faktory jsou ty, které souvisejí se živými organismy, například sešlap či okus zvěří, působení hmyzích škůdců nebo konkurenční boje rostlin (Zenáhlíková, 2012). Mezi abiotické faktory se řadí sluneční záření, teplo, klima, srážky, půdní podmínky a další (Podrázský, 2014).

Mezi nejdůležitější faktory ovlivňující přirozenou obnovu se řadí podmínky mikrostanoviště. S rostoucí nadmořskou výškou roste i jeho vliv, jelikož dochází ke snížení příznivých podmínek. Ve vyšších nadmořských výškách je většina stromů závislá na přímém ozáření, které úzce souvisí s mikroreliefem, který patří k podmínkám mikrostanoviště. Rozličný terén způsobuje rozdíly v záření, sněhové pokrývce i půdní vlhkosti a proto dochází k rozdílům ve vhodnosti mikrostanovišť pro regeneraci stromů (Kupferschmid et Bugmann, 2005). Dalším faktorem důležitým pro vhodnost mikrostanoviště je humusová vrstva. Zde je důležité, aby byla výška humusové vrstvy ve správném poměru k její vlhkosti. Pokud je humusová vrstva příliš vysoká, trvá semenům rostlin dlouho, než kořeny prorostou do minerální půdy, pokud je příliš malá dochází k jejímu vysychání (Hanssen, 2003).

Jedním z důležitých abiotických faktorů pro přirozenou obnovu lesa je záření, ačkoli jeho vliv není tak velký u raných stádií zmlazení. To, kolik světla dopadá na povrch půdy, je ovlivněno zápojem horního stromového patra a také konkurenčním cloněním stejnověkových jedinců, má to vliv na stupeň klíčení i druhovou skladbu budoucího porostu (Zenáhlíková, 2012). Záření je důležité pro fotosyntézu, která umožňuje následné přežívání rostlin, pro tu se uplatňuje FAR záření (fotosynteticky aktivní záření) o vlnových délkách 380-710 nm. Zářením je do velké míry určena teplota, pro tu jsou rozhodující záření FAR, infračervené a dlouhovlnné, čili v rozmezí 380-100 000 nm. Ke změnám teploty dochází hlavně během ročních období. Teplotu můžeme pro různé organismy vylíčit optimální či také limitní, optimální teplota pro asimilaci vyšších rostlin se pohybuje mezi 20 a 30°C. Teplotou je limitována délka vegetačního období, která musí být např. pro listnatý les minimálně 4 měsíce (Podrázský, 2014).

Dalším důležitým faktorem ovlivňujícím přirozenou obnovu lesa je množství tlejícího dřeva. Jeho pozitivní vliv stoupá s nadmořskou výškou a byl dokázán v temperátních i boreálních lesích v Evropě i mimo ni. Jeho význam je často považován za nejdůležitější na místech, kde je velká konkurence bylinného patra, které představuje problém pro růst semenáčků. Ovšem pro vznik a vývoj mladých jedinců dřevin je důležité z mnoha důvodů, je zdrojem organické hmoty, která je bohatá na živiny, má vysokou vodní kapacitu, chrání jedince, kteří na tlejícím dřevě rostou před konkurencí rostlin žijících na zemi, také chrání před lavinami či sesuvy kamení. Hustota zmlazení na tlejícím dřevě se zvyšuje spolu se stupněm rozkladu (Štícha, 2010. Zenáhlíková, 2012).

Na klíčivost semen a následné přežívání semenáčků má velký vliv také nadmořská výška. Důležitá pro lesní obnovu je také expozice a sklon stanoviště, půdní poměry, charakter půdního pokryvu, charakter kořenového systému dřevin, perioda semenných let, množství zvěře, která by mohla ranou obnovu sešlapávat či okusovat, či kompetice nebo konkurence s okolní vegetací (Strnadová, 2011. Štícha, 2010).

3.3 Hmyzí škůdci

Za hmyzího škůdce lze označit hmyz, který je z hlediska lesního hospodářství považován za škodlivý (Křístek et Urban, 2004). Potenciálně může v našich lesích působit poškození přibližně 500–600 druhů hmyzu. Za skutečně lesnický škodlivé lze považovat zhruba 200 druhů. Avšak z nich pouze malá část je schopna při přemnožení silně poškodit či rozvrátit les na velkých rozlohách. Těchto tzv. kalamitních škůdců se lesníci obávají nejvíce. Jejich typickými představiteli jsou např. mezi brouky lýkožrout smrkový, či mezi motýly bekyně mniška. (Modlinger et al, 2015)

Hmyzí škůdci mohou poškodit lesní dřeviny různým způsobem. Proto je dělíme na několik skupin. Listožravý hmyz – konzumuje listy a jehlice. Savý hmyz – vysává ze stromů rostlinné šťávy, u čehož mohou vznikat i různé novotvary (hálky). Podkorný a dřevokazný hmyz - žije v lýku a dřevě. Kořenožravý hmyz – napadá kořeny stromů. Kortikolní hmyz – ožírá povrchová pletiva větví a nadzemních částí kmene (Modlinger et al, 2015).

Škůdce lze také dělit na primární či sekundární, podle toho, zda napadají naprosto zdravé stromy, či stromy, které už jsou poškozené, umírající nebo již mrtvé. Lesní hmyzí škůdci jsou většinou škůdci sekundárními a napadají hlavně oslabené stromy (Křístek et Urban, 2004). Některé druhy škůdců, jako například lýkožrout smrkový, jsou rozšířeny celoplošně a každý rok napadají rozsáhlé lesní porosty. Jiné druhy způsobují poškození nepravidelně a pouze lokálního charakteru (Modlinger et al, 2015).

Lze předpokládat, že v budoucnu dojde ke zvýšení četnosti napadání lesů hmyzími škůdci. Ve prospěch škůdců hrají klimatické změny. Předpokládá se, že do roku 2100 by se průměrná teplota mohla zvýšit až o 5,8 °C. Díky tomu dojde k prodloužení letní sezóny, což způsobí dřívější jarní rojení hmyzu a dojde ke zvýšení počtu generací hmyzích škůdců za rok, také bude mít hmyz více času pro růst. Díky vyšším teplotám bude také moci dojít k rozšíření hmyzu do severnějších oblastí nebo vyšších poloh, které dříve byly pro hmyz nevhodné. Lesní porosty v těchto oblastech budou více náchylné na napadení hmyzími škůdci, jelikož se s nimi do té doby nesetkaly vůbec či jen minimálně a nejsou na ně adaptovány (Bale et al, 2002. Cudmore et al, 2010. Jönsson et al, 2009).

3.3.1 Kůrovci (*Ipinae*)

Kůrovci patří mezi nejvýznamnější hmyzí škůdce našich lesů. Při žíru rodičovských brouků a larev je přerušena vodivá činnost lýka a napadený strom odumírá. Přitom vzniká typický obrazec – požerek, který je patrný po odloupení kůry (Modlinger et al, 2015).

Podle Křístka a Urbana (2004) je v České republice na 64 druhů podčeledě *Ipinae*. Mezi ty nejznámější patří z těch žijících na smrku lýkožrout lesklý (*Pityogenes chalcographus*), lýkožrout severský (*Ips duplicatus*) a lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) a z těch žijících na borovici například lýkožrout vrcholkový (*Ips acuminatus*), lýkohub sosnový (*Tomicus piniperda*) a lýkohub menší (*Tomicus minor*) (Modlinger et al, 2015).

3.3.1.1 Lýkožrout smrkový (*Ipstypographus*(L.))

Lýkožrout smrkový je nejvážnějším škůdcem smrkových porostů v Evropě (Skuhravý, 2002). Byl popsán Linnéem v roce 1758. Jedná se o malého brouka, jehož dospělec je dlouhý 4,5-5,5 mm, čímž se řadí mezi naše největší kůrovce. Je válcovitý, lesklý a černý, na konci krovek má matnou zkosenou prohloubeninu (což je hlavní znak, kterým se odlišuje od ostatních našich zástupců rodu *Ips*) a 4 páry pravidelně od sebe vzdálených hrbolků. Na čele má uprostřed malou prohloubeninu, která je u samičky menší. Obě pohlaví se vyznačují řídkým, dlouhým, žlutým ochlupením po celém těle. Samičku lze rozeznat podle hustšího ochlupení na čele a na přední části štítu. V době, kdy se brouk vylíhne z kukly je bílý, postupně nejprve žlutne a pak tmavne (Kindlmann, 2012. Modlinger et al, 2015. Skuhravý, 2002. Zahradník et Knížek, 2007). Vajíčko lýkožrouta smrkového je oválného tvaru o velikosti jen 0,6-1 mm, je bílé barvy a lesklé. Také larvy jsou bílé, beznohé, rohlíčkovitě zahnuté a mají hnědavou silně chitinizovanou hlavovou schránku. Kukla je také bílá, dlouhá 5-6 mm a jsou na ní zřetelné všechny budoucí vnější orgány (Skuhravý, 2002. Zahradník et Knížek, 2007).

Během jednoho roku se můžou v závislosti na nadmořské výšce vyvinout 1, 2 a výjimečně až 3 generace lýkožrouta smrkového, přičemž vývoj jedné generace trvá 6-10 týdnů. Při rojení jako první na stromy nalétávají dospělí samci, přičemž si nejraději vybírají stromy, které byly napadeny a vyvráceny sněhem či vichřicí, ve věku 60-100 let. Samec vrtá snubní komůrky v lýku a láká tam samičky, jde o polygamní druh a na jednoho samce připadá obvykle 1-3 samičky. Samičky si vrtají matečné chodbičky rovnoběžně s kůrou kmene, které mohou být dlouhé až 15 cm. Do zářezů po stranách kladou jednotlivá vajíčka, samička za život naklade průměrně 60 vajíček. Vylíhlé larvy se následně živí pletivem stromu, rozšiřují matečné chodby vytvářením larvové chodby. Na jejich konci vytváří larva kukelní komůrku. Po vykuklení vylézá z komůrky dospělý brouk, který následně prodělává zralostní žír, což se může konat na místě, kde se vylíhl, nebo po přeletu na náhradní místo. Lýkožrout smrkový může přezimovat jako larva, kukla či dospělec (Křístek et Urban, 2004. Skuhravý, 2002. Zahradník et Knížek, 2007).

Útok lýkožrouta smrkového je často podpořen předchozí kalamitou, která může být způsoben například větrem, hlavně za předpokladu, že nedojde k včasnému odklizení jejich následků. Jsou pro něj typické cyklické gradace (Kindlmann, 2012). Lýkožrout smrkový je nebezpečný hlavně díky svým typickým cyklickým gradacím, při nichž se přemnožuje a díky tomu napadá i mnohem mladší a zdravější porosty než za běžného počtu (Křístek et Urban, 2004).

V Evropě došlo během posledních 200 let k nespočtu případů přemnožení lýkožrouta smrkového. Ovšem nejvážnější byli tři kalamity. První z nich byla v letech 1868-1878 na území Rakouska, Bavorska, a především v oblasti, která je dnes v jihozápadní části České republiky. Druhou byla kůrovcová kalamita v Německu a střední Evropě v letech 1942-1953. A tou poslední byla kalamita ve střední Evropě v letech 1970-2000 (Skuhravý, 2002).

Taxonomické zařazení lýkožrouta smrkového (Křístek et Urban, 2004. Maratová, 2010):

- Říše: *Animalia* (živočichové)
- Kmen: *Arthropoda* (členovci)
- Třída: *Insecta* (hmyz)
- Řád: *Coleoptera* (brouci)
- Čeleď: *Scolytidae* (kůrovcovití)
- Podčeleď: *Ipinae* (kůrovci)
- Rod: *Ips* (kůrovec)
- Druh: *Ips typographus* (Lýkožrout smrkový)

3.3.1.2 Obrana stromů proti kůrovcům

Po dlouhodobém vztahu s kůrovcem si hostitelské stromy dokázaly vytvořit určitou obranu proti jejich napadení. Tato obrana je spojená s pryskyřicí. Některé druhy stromů jako *Picea*, *Pinus* či *Larix*, u kterých se nachází pryskyřičné kanálky ve floému a xylému, se dokážou proti útoku kůrovců bránit mechanicky. Dochází k vylévání velkého množství pryskyřice, čímž dojde k vyhnání brouků i k jejich odpuzování. Úspěšnost obrany je zde závislá na kapacitě kanálků, ve kterých je pryskyřice uložena a také na její viskozitě. Velice účinná je tato obrana pro *Pinus*

contorta, která dokáže velice rychle mobilizovat a vyvrhnout velké množství pryskyřice, čímž dojde k vyhnání velkého počtu brouků (Christiansen et al, 1987. Raffa et Berryman, 1987).

Druhým typem obrany je reakce na poškození, kterou stromy běžně reagují i na poškození jinými organismy, například houbami. Na místě poranění dojde k vyloučení oleoresinu, který je sloučeninou pryskyřice a monoterpenů, které se v pryskyřici nacházejí běžně, ovšem v menších koncentracích, které nejsou pro hmyz škodlivé. Tento oleoresin je škodlivý pro všechny stádia vývoje kůrovců. Na poškozeném místě vzniká nekrotická oblast, čímž dojde i ke zničení potravy pro útočníka. Tento způsob obrany je velice účinný pro *Picea abies* (Christiansen et al, 1987. Raffa et Berryman, 1987. Steele et al, 1995).

3.3.2 Bekyně mniška (*Lymantria monacha* (L.))

Moore (2009) říká, že bekyně mniška je jedním z hlavních škůdců především jehličnatých stromů v Evropě a Asii. Nejvýznamnější ohnisko bylo zaznamenáno v Evropě v letech 1978-1985 a poté znovu v roce 1992 v Polsku. Hostitelskými stromy pro mnišku se stávají hlavně druhy *Pinus*, *Picea*, *Larix* a *Abies*, ale může se živit i listnatými stromy např. druhy *Acer*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus*, *Fraxinus* a některými ovocnými stromy, její hostitelé se liší v různých oblastech (Moore, 2009). Její přemnožení bývá podmíněno suchým a teplým počasím, probíhá v nadmořské výšce 400-700 m (Křístek et Urban, 2004).

Rozpětí křídel motýlů je 35-60 mm, přičemž samečci jsou menší. Křídla jsou typicky černobíle zbarvená s příčnými vlnovkami, jejich zbarvení i kresba jsou velmi proměnlivé. Dospělce lze vidět v červenci a srpnu. Vajíčka, která samičky kladou pod šupiny kůry na spodní části kmenu, jsou kulatá, mírně zploštělá, o průměru jednoho milimetru, zpočátku mají oranžovo - hnědou či fialovou barvu, později jsou tmavě hnědá. Samička naklade průměrně 150 vajíček. Housenky, které se líhnou začátkem května, jsou zhruba 4 mm dlouhé a zčernalé. Dorostlé housenky jsou dlouhé až 4 cm (Modlinger (2015) uvádí až 5 cm), mají barvu v různých odstínech hnědé s tmavým pruhem na hřbetě. Mají bílé a černé ochlupení. Housenky se živí nejprve rašícími pupeny, později staršími jehlicemi, na konci června se zakuklují (Křístek et Urban, 2004. Moore, 2009. Modlinger et al, 2015).

3.3.3 Bekyně velkohlavá (*Lymantria dispar* (L.))

Původní oblastí výskytu bekyně velkohlavé je Palearktická oblast, ovšem v rozličných formách, napadá stromy v temperátních lesích v Evropě, Asii i Americe. Po její introdukci do Ameriky se tam dokonce stala nejvážnějším nepůvodním druhem, který způsobuje rozsáhlé škody na zalesněných územích. Mezi evropskými a asijskými populacemi jsou značné genetické rozdíly, morfologicky jsou ale téměř shodné. Bekyně velkohlavá u napadených stromů způsobuje rozsáhlé defoliace, což může způsobit snížený růst nebo dokonce smrt hostitelského stromu. Napadá listnaté i jehličnaté stromy, může se živit až na 300 rostlinných druzích, mezi nejčastější napadené patří *Quercus*, *Populus*, *Salix*, *Ulmus*, *Larix* a *Pinus* (ISSG, 2017. Lovett, 2016. Lukášová et Vávra, 2014. Moore, 2009).

Dospělí samečci jsou hnědí s nepravidelnými černými značkami na křídlech, rozpětí mají 37-50 mm. Samičky jsou větší, mají rozpětí 37-62 mm, křídla mají bělavá s tmavšími vlnkami. U evropských populací samičky nelétají, asijské ano. Dospělce lze vidět od července do září, ve stejné době jsou kladena vajíčka. Samičky snáší vajíčka po snůškách, které mohou obsahovat až 1000 vajíček, snůšky mají podobu houbových bochánků a nacházejí se na povrchu různých předmětů, v Evropě obvykle na kůře. Vajíčka mají žlutošedou barvu, jsou lepkavá, kulovitěho tvaru. Ve stádiu vajíčka přezimují a housenky se líhnou v dubnu. Po vylíhnutí jsou dlouhé jen 2-3 mm, dorostlé jsou dlouhé až 70 mm. Mají válcovité tělo šedožluté barvy s tmavou kresbou a třemi podélnými pruhy na hřbetě. Mají modré a červené bradavky. Hlavu mají velkou dožluta a tmavě mramorovanou. Kukly se vyskytují v červenci, mají 15-35 mm, jsou tmavě načervenalé až hnědé barvy s nažloutlými chloupky (ISSG, 2017. Křístek et Urban, 2004).

Taxonomické zařazení bekyně mnišky a bekyně velkohlavé (Křístek et Urban, 2004):

- Třída: *Insecta* (hmyz)
- Podtřída: *Pterygota* (křídlatí)
- Řád: *Lepidoptera* (motýli)
- Podřád: *Ditrysia*

- Nadčeleď: *Noctuoidea* (můry)
- Čeleď: *Lymantriidae* (bekyňovití)
- Rod: *Lymantria* (bekyně)
- Druh: *Lymantria monacha* (bekyně mniška), *Lymantriadispar* (bekyně velkohlavá)

3.4 Temperátní les

Temperátní les se nachází v mírném klimatickém pásu. Je to území smíšených jehličnato-listnatých lesů či území složené z mozaikovitě se střídajících jehličnatých lesů, které se nacházejí na méně příznivých stanovištích a chudých půdách a listnatých lesů na příznivých stanovištích a bohatých půdách (Zlatník, 1978). Z geograficko-klimatického hlediska se Temperátní zóna nachází mezi boreální (chladnou) a submedionální (mírně teplou) zónou (Randuška, Vorel et Plíva, 1986).

Klima je zde poměrně vyrovnané. Teplá vegetační doba zde trvá 4-6 měsíců, přičemž průměrná teplota nejteplejšího měsíce bývá od +16 °C do +21 °C, jen výjimečně teploty přesáhnou 30 °C. Nepříliš chladná zima trvá 3-4 měsíce, průměrná teplota nejchladnějšího z nich bývá -12 °C až +5 °C a teploty jen výjimečně klesají pod -20 °C. Jsou zde relativně dlouhá přechodná období. Srážky jsou od 500 do 1500 mm za rok, jsou rozdělené do všech ročních období, ačkoli vegetační období je srážkově nejbohatší (Randuška, Vorel et Plíva, 1986. Zlatník, 1978).

Temperátní lesy se vyskytují ve 4 oblastech na Zemi, 3 z nich jsou na severní polokouli a 1 oblast na jižní:

- Západní a střední Evropa – na severu zasahuje až k Baltskému moři, na jihu kromě pobřežního pásu téměř až ke Středozemnímu moři, na východ je Temperátní zóna ohraničena Černým mořem a po jižním okraji tajgy se táhne úzký pruh až za Ural.
- Východní část Severní Ameriky – Temperátní zóna se táhne od Atlantského oceánu až k 95° východní délky (zhruba stát Missouri) a mezi Mexickým zálivem a oblastí velkých severoamerických jezer (Minnesota, Wisconsin a Michigan).

- Přímořská část východní Asie – oblast východní Číny, Mandžusko, Jižní a Severní Korea a severní polovina japonského souostroví.
 - Chile – úzký pás mezi pobřežím Tichého oceánu a Andami.
- (Jeník et Pavliš, 2011. Laštůvka et Krejčová, 2000)

Temperátní les má výraznou patrovitou nadzemní a vrstevnatou podzemní strukturu, které umožňují soužití mnoha forem rostlin i živočichů. Klíčovou životní formou jsou zde fanerofyty. Nejtypičtější jsou zde listnaté stromy, hlavně duby (*Quercus*), buky (*Fagus*), bukovce (*Nothofagus*), javory (*Acer*), lípy (*Tilia*) a jilmy (*Ulmus*). Z jehličnanů se zde vyskytují převážně jedle (*Abies*), borovice (*Pinus*), smrk (*Picea*) a jedlovec (*Tsuga*). Dřevnaté liány zde nejsou příliš typické, ale některé druhy se zde vyskytují, například břečťan popínavý (*Hedera helix*) (Jeník et Pavliš, 2011). Čistá primární produkce zde dosahuje 6-25 t/ha za rok. Většinou se jedná o území velice ovlivněná lidskou činností (Laštůvka et Krejčová, 2000).

3.5 Boreální les

Území boreálního lesa lze také nazývat jako tajga či biot severských jehličnatých lesů. Jedná se světově o druhý největší biot, který obsahuje 33% lesů Země (Ruckstuhl et al, 2008). Vyskytuje se na severní polokouli, kde je z jihu ohraničený temperátní mírnou zónou a ze severu hraničí s trvale zaledněnými polárními končinami. Rozkládá se v Evropě od Skandinávie po Ural, převážné části Sibíře, jižní části Aljašky a severu Kanady (Rajchard et al, 2002).

Jsou zde velmi chladné zimy a poměrně teplá léta. Teploty v nejstudenějším měsíci se pohybují mezi -10 a -40 °C, v nejteplejším od 13 do 20 °C, což svědčí o velké roční teplotní amplitudě (30-55 °C). Vegetační doba zde trvá 1-4 měsíce. Srážky jsou 400-600 mm za rok, přičemž nejvíce jich spadne v létě. Je zde hustá říční síť. Často zde bývá nadbytek vody, kvůli kterému dochází k zamokření, nebo až k tvorbě rašelinišť (Podrázský, 2014. Randuška et al, 1986. Štykar, 2008).

Roční produkce biomasy je zde 6 t/ha. Dominantní životní formou jsou jehličnany. Dorůstají 20-30 m výšky a dožívají se 200-400 let. Druhová diverzita je velice odlišná v Americe a Eurasii, přičemž v Americe je podstatně větší. V Eurasii jsou dominantními druhy *Picea abies* a *Picea obovata*, *Pinus sylvestris*, *Pinus Sibirica*,

Abies sibirica, *Larix sibirica* a *Larix dahurica*. V severní Americe se od stejného rodu vyskytuje mnohem více druhů, například *Picea glauca*, *P. mariana*, *P. rubra*, také spousta druhů borovic (*Pinus banksiana*), jedlí a modřínů. Vyskytují se zde i rody, které v Eurasii ve stejné zeměpisné zóně nelze k ničemu připodobnit - *Tsuga*, *Thuja*, *Chamaecyparis*, *Juniperus* (Podrázský, 2014).

Je možné rozlišit několik typů boreálních lesů. Tmavá tajga je tvořena dominujícími druhy rodu smrk (např. *Picea obovata*). Světlá borová tajga je tvořena převážně borovicemi, například druhem *Pinus sylvestris*, vyskytuje se na chudších a sušších půdách, většinou písčitých. Světlá modřínová tajga je tvořena druhy rodu modřín (*Larix sibirica* či *Larix dahurica*), nacházející se též na půdách sušších, vápnatých. Bažinatá modřínová tajga se nachází na permafrostu (trvale zamrzlá půda) a střídá se s bažinami. Dalším typem je horská tajga, která má složení vegetace podobné základnímu typu, ovšem s odlišnými abiotickými poměry. Vylíhují se i bažiny a rašeliniště, která se v oblastech s málo propustným podložím nacházejí na rozsáhlých plochách. Jako variantu tajgy lze považovat i subboreální temperátní deštné lesy (Štykar, 2008).

4 Metodika

Základem této práce bylo vyhledávání a zpracování vhodných studií, které se zabývaly daným tématem. Jednalo se o studie, které studovaly kvalitu a rychlost přirozené obnovy lesa po disturbance na územích temperátních a boreálních lesů po celém světě. Studie byly vyhledávány v odborných vyhledávačích, přičemž nejvíce jich bylo nalezeno na portálu www.jstor.org, kde se například při zadání hesla „natural temperate forests insects disturbance and regeneration dynamics“ zobrazilo 1372 článků souvisejících s tématem. Ovšem pro nevyhovující podmínky studie, či nepřítomnost všech potřebných dat byla většina článků vyhodnocena jako nevhodná. Také bylo třeba vyřadit některé články z důvodu neustále se opakujících oblastí výzkumu. V případě zařazení většího počtu studií ze stejné oblasti by došlo ke zkreslení výsledků. Další články byly obdobným způsobem nalezeny na stránkách www.webofknowledge.com, www.mdpi.com a www.sciencedirect.com. Z nalezených studií, které byly uznány za vhodné, byly vytaženy informace potřebné pro vyhodnocování rychlosti obnovy a zařazeny do tabulky (tabulka 1). Pro přehlednost míst na světě, kde byly studie prováděny, došlo k jejich zobrazení na mapě (příloha 1).

Pro zjištění faktorů ovlivňujících kvalitu obnovy byla vyhodnocena závislost počtu stromů na hektar na typu lesa, teplotě, nadmořské výšce, srážkách, na době probíhající obnovy a na faktoru disturbance v programu R verze pomocí lineárního modelu. Jelikož se jedná o parametrický test, tak bylo nejprve nutné ověřit, jestli data splňují všechny jeho podmínky. Také bylo nutné provést test korelací mezi nezávislými proměnnými. Podmínky byly splněny a korelace proměnných nebyla potvrzena, proto bylo možné použití lineárního modelu. Stejným způsobem byla zhodnocena i závislost doby obnovy na typu lesa, teplotě, nadmořské výšce, srážkách a na faktoru disturbance.

Pro zhodnocení kvality obnovy lesa byly stanoveny hranice 1000 kusů stromů na hektar, přičemž, pokud této hodnoty nebylo dosaženo, byla obnova považována za nedostatečnou. Při hodnotě nad 1000 ks/ha byla obnova hodnocena jako dostatečná. V případě do 3000 ks/ha byl vzniklý les považován za řídký, při hodnotách nad 3000 ks/ha byl vzniklý les považován již za hustý (vyhláška č. 139/2004 Sb.). Pro

komplexní zhodnocení kvality obnovy lesa by bylo vhodné zabývat se i prostorovým uspořádáním obnovy, jelikož vedle hustoty patří k nejdůležitějším měřítkům úspěšnosti obnovy lesa (Bače et al, 2015). Ovšem pro nedostatek článků zabývajících se prostorovým uspořádáním, nebylo možné tento faktor zhodnotit.

5 Výsledky

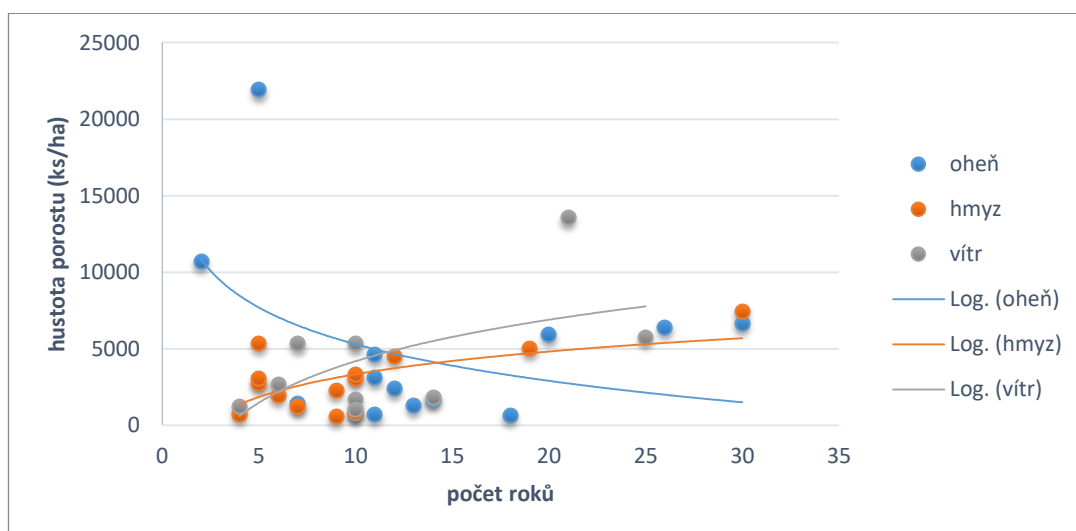
Tabulka 1: Zobrazení všech studií, které byly vybrány pro potřeby této práce. Zobrazuje citaci článku, oblast, kde byla studie provedena, typ lesa (T=temperátní les, B=boreální les), teplotu, nadmořskou výšku a počet srážek konkrétní oblasti, počet roků mezi disturbancí a znovuzalesněním, hustotu vzniklého porostu, rozměry stromů, které byly pro studii měřeny, přičemž výčetní tloušťka kmene je zobraza maximální, minimální či průměrná a je měřena ve výšce cca. 135 cm. Jako poslední je uveden faktor, kterým byla disturbance způsobena.

číslo	reference	poloha	typ lesa	charakteristika oblasti			obnova		charakteristika měřených stromů			faktor disturbance
				teplota (°C)	nadmořská výška (m. n. m.)	srážky (mm/rok)	roky	hustota (ks/ha)	minimální výška (m)	maximální výška (m)	výčetní tloušťka kmene (cm)	
1	Abrams et Steiner, 2013	Pennsylvánie, USA	T - <i>Quercus montana</i>	7,7	800	1120	5	21916	-	-	< 5	oheň
2	Amman et Baker, 1972	Wyoming, USA	T - borovice pokroucená	4,1	2900	428	4	712	-	-	10	hmyz
3	Arévalo et al, 2000	Minnesota, USA	T - dubový les	8,5	700	700	14	1828	-	-	> 2,5	vítr
4	Beghin et al, 2010	Itálie, Alpy	T - borovice lesní	10	2100	600	12	2369	0,1	-	< 7	oheň
5	Bergeron, 2000	Kanada, provincie Quebec	B - jedle balzámová	0,8	260	857	26	6417	0,1	-	< 1	oheň
6	Boggs et al, 2008	Aljaška, USA	B - smrk sivý	2,3	631	775	5	2732	-	-	-	hmyz
7	Bottero et al, 2013	Itálie, Alpy	T - smrk ztepilý	4,3	1550	705	19	5006	0,3	-	-	hmyz
8	Collins et al, 2011	Colorado, USA	T - borovice pokroucená	1	2850	735	10	3067	-	-	< 2,5	hmyz
9	Coop et al, 2010	Colorado, USA	T - topol osikovitý, borovice pokroucená	3,8	2600	532	30	6668	-	-	< 10	oheň
10	Copenhaver et al, 2006	Virginie, USA	T - borovice vejmutovka	10,9	600	1038	7	890	-	-	> 1	vítr, led
11	Donato et al, 2013	Wyoming, USA	T - douglaska tisolistá	5	2200	517	9	550	-	-	-	hmyz
12	Elliott et Vose, 2005	Tennessee a S Georgia, USA	T - <i>Pinus echinata</i>	14	340	1350	2	10675	0,5	-	-	oheň
13	Fajardo et Alaback, 2005	Chile	T - <i>Nothofagus glauca</i>	12,1	755	1051	20	5913	-	-	> 5	oheň

14	Fischer et Fischer, 2012	Německo, Bavorský les	T - smrk ztepilý	4	1250	1800	25	5750	1	-	-	vítr
15	Fraver et al, 2008	Švédsko, okres Vasterlotten	B - smrk ztepilý	0,4	667	400	18	610	1,3	-	-	ohněň
16	Harvey et al, 2014	USA, severní Skalisté hory	B - borovice pokroucená	1,5	2400	450	7	1255	-	-	-	hmyz
17	Heurich, 2009	Německo, Bavorský les	T - smrk ztepilý	4	1250	1550	12	4502	0,1	5	-	hmyz
18	Chu et al, 2017	severní Mongolsko	B - modřán sibiřský	-4,3	1550	243	13	1266	-	-	-	ohněň
19	Jonašová et al, 2010	Slovensko, Tatry	B – modřínovo smrkové a borovico-smrkové lesy	5,3	1148	833	4	1210	-	-	-	vítr
20	Jonašová et Prach, 2004	ČR, Břežník	T - smrk ztepilý	4	1228	1500	5	5333	-	-	-	hmyz
21	Kayes et Tinker, 2012	Wyoming, USA	T - borovice pokroucená	7	2700	595	10	821	1	-	-	hmyz
22	Köster et al, 2016	SZ Estonsko	B - borovice lesní	5,2	50	620	7	1422	-	-	1,9	ohněň
23	Kramer et al, 2014	Švýcarsko	T - smrk ztepilý	7,9	860	1268	10	5373	0,2	-	-	vítr
24	Larson et Franklin, 2005	Oregon, USA	T - douglaska tisolistá	10,5	1580	1200	11	4611	0,05	-	-	ohněň
25	Malone et al, 2018	Colorado, USA	T - borovice těžká	6	4200	511	11	685	0,15	1,4	-	ohněň
26	Michalová et al, 2017	Slovensko, Tatry	T - smrk ztepilý	4,7	1250	864	7	5333	-	1,5	-	vítr
27	Nagel et al, 2016	Slovensko, Dinárské alpy	T - buk lesní, jedle bělokora	8	2700	1400	21	13559	1,3	-	-	vítr
28	Pauder et al, 2015	Kanada, Yukonské teritorium	B - smrk sivý	1,7	905	320	10	746	-	-	< 7	ohněň

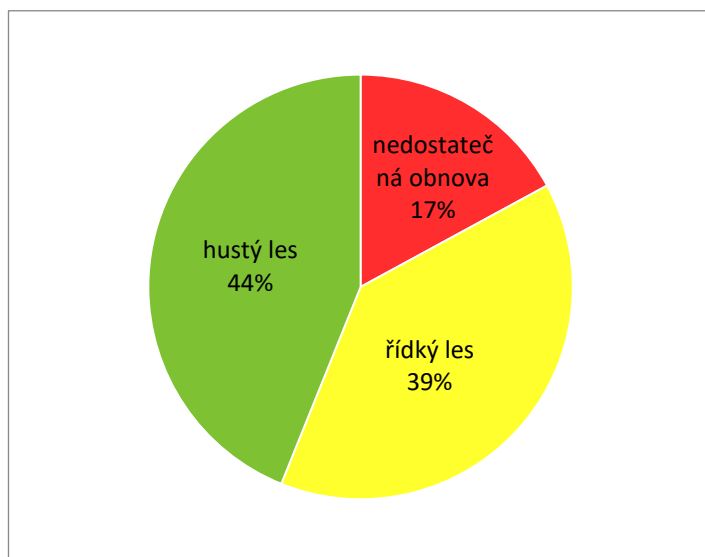
29	Peiz et Smith, 2012	Colorado, USA	T - smíšené jehličnaté lesy a lesy borovice pokroucené	-1	2850	600	30	7460	0,61	-	> 3,8	hmyz
30	Perovich et Sibold, 2016	Colorado, USA	T - borovice pokroucená	3,6	3295	700	5	3019	1,37	-	-	hmyz
31	Peterson et Picket, 1995	Pennsylvánie, USA	T - buď velkolistý	8,8	556	1070	6	2683	0,5	-	-	vitr
32	Redmond et Barger, 2013	Colorado, USA	T - borovice coloradská a <i>Juniperus</i> <i>osteosperma</i>	9,4	2080	398	9	2268	-	-	> 0,5	hmyz
33	Rhoades, 2002	Virginie, USA	T - dubové lesy	10,8	624	1020	5	1730	-	-	> 2,5	led
34	Shattford et al, 2007	S Kalifornie, JZ Oregon, USA	T - smíšený jehličnatý les	9	1100	143	14	1694	-	-	-	ohněň
35	Schönenberger, 2002	Švýcarsko, Alpy	T - javor klen	4	1360	1475	10	1700	0,2	-	-	vitr
36	Steven et al, 1991	Wisconsin, USA	T - Bukovo-javorové lesy	7,3	320	870	10	1036	0,3	-	> 2,5	vitr
37	Šticha et al, 2013	ČR, Modrava	T - horské smrčiny	3,5	1203	1400	13	1493	-	3	-	hmyz, vitr
38	Teste et al, 2011	Kanada, Britská Kolumbie	B - borovice pokroucená	3,1	755	487	6	1960	-	-	16,8	hmyz
39	Turner et al, 2004	Wyoming, USA	T - borovice pokroucená	-0,3	2250	563	11	3100	-	3	2,5	ohněň
40	Winter et al, 2015	Německo, národní park Berchtesgaden	T - buk lesní, smrk ztepilý	2,5	1650	2050	20	1534	2	-	-	Vitr, hmyz, ohněň
41	Zeppenfeld et al, 2015	JV Německo, JZ ČR	T - horské smrčiny	4	1250	1800	10	3332	0,1	5	-	hmyz

Pro přehled hustoty porostu a doby trvání obnovy v jednotlivých studiích byl vytvořen bodový graf (obr. 1), kde byly hodnoty uspořádány dle hlavních 3 typů působících faktorů disturbance. Při vyhodnocování rychlosti obnovy byla zjištěna průměrná rychlost 11,8 let, přičemž minimum bylo 2 roky a maximum 30 let a směrodatná odchylka rychlosti obnovy 7,09. Za tuto dobu dosáhla hustota lesního porostu průměrně 3762 ks/ha, minimum bylo 550 a maximum 21916 ks/ha a směrodatná odchylka hustoty porostu byla 4050. Pokud zvlášť vyhodnotíme temperátní lesy byla průměrná doba obnovy 12,1 let a hustota 4269 ks/ha. U boreálních lesů to bylo 10,7 let a 1958 ks/ha. Pro porovnání rychlosti obnovy byl vypočítán počet kusů stromů na hektar za rok, přičemž u temperátních lesů byl výsledek 352,8 a u boreálních 183. Z čehož je jasně patrné, že obnova v temperátních lesích probíhá rychleji. Ovšem při statistickém zhodnocení bylo zjištěno, že se v kvalitě obnovy v obou typech lesa nejedná o statisticky významný rozdíl.



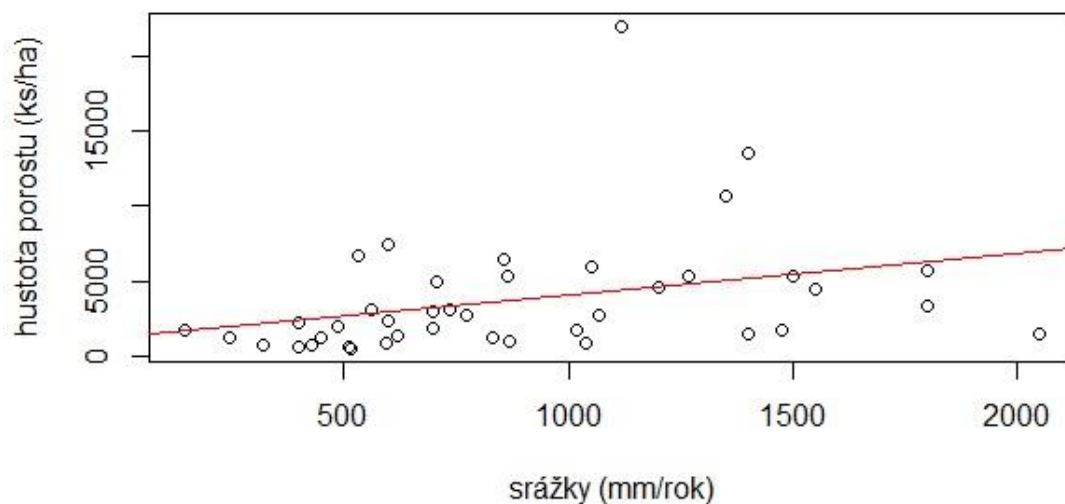
Obr. 1: Zobrazení doby obnovy a hustoty porostu na bodovém grafu s barevným odlišením jednotlivých faktorů způsobujících disturbance, s proložením logaritmickou spojnicí trendu. Z trendu obecně vyplývá, že čím více let od disturbance, tím vyšší počet stromů na hektar. Disturbance ohněm tento trend nepotvrzují, jelikož došlo k velkému ovlivnění dvěma vychýlenými body. Jeden z těchto bodů byl pravděpodobně odlišný z důvodu počítání do celkové hustoty porostu i stromky menšího vzrůstu, než u většiny studií. Druhý výrazný bod se liší díky převažující dřevině na stanovišti (*Pinus echinata*), která je adaptována na požáry, díky čemuž docházelo k rychlé obnově s velkou hustotou porostu. Lze předpokládat, že v případě nepřítomnosti těchto dvou bodů, by u disturbance ohněm byl trend stejný jako u disturbance hmyzem a větrem.

Při vyhodnocování kvality lesní obnovy bylo zjištěno, že 7 z 41 hodnocených oblastí nedosáhlo dostatečné obnovy, v šestnácti případech vznikl řídký les a v osmnácti případech se jednalo o porost dostatečně hustý (obr. 2).

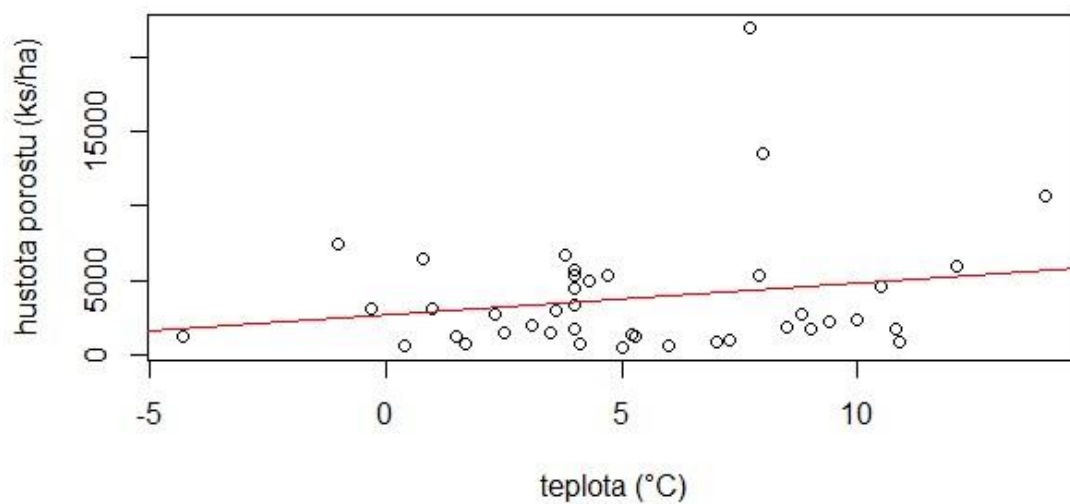


Obr 2: Zobrazení poměru stupňů kvality obnovy s procentuálním zastoupením. Nedostatečná obnova <1000 ks/ha, řídký les 1000-3000 ks/ha, hustý les >3000 ks/ha.

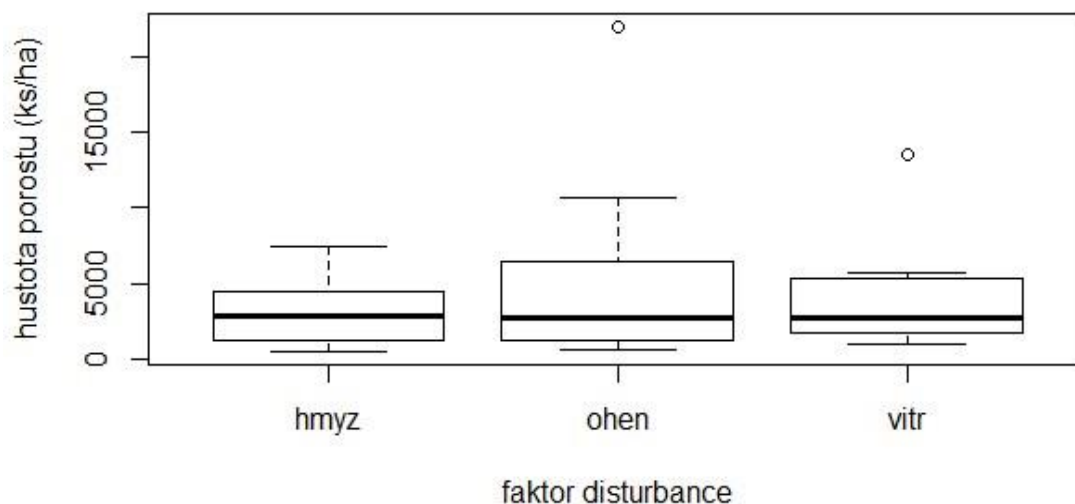
Lineární model prokázal při stanovené hladině významnosti 0,05 jen jeden faktor, který působil na kvalitu obnovy, čili ovlivňoval hustotu porostu, a tím byl faktor srážek (obr. 3), p-hodnota v tomto případě byla 0,04684. Závislost hustoty porostu na teplotě (obr. 4) ani faktoru disturbance (obr. 5) prokázána nebyla. Koeficient determinace ukázal, že došlo k vysvětlení 28% z celkové variability hodnot.



Obr. 3: Zobrazení závislosti hustoty porostu v ks/ha na srážkách s vloženou spojnicí trendu, na které je patrné, že s rostoucími srážkami roste i hustota porostu.

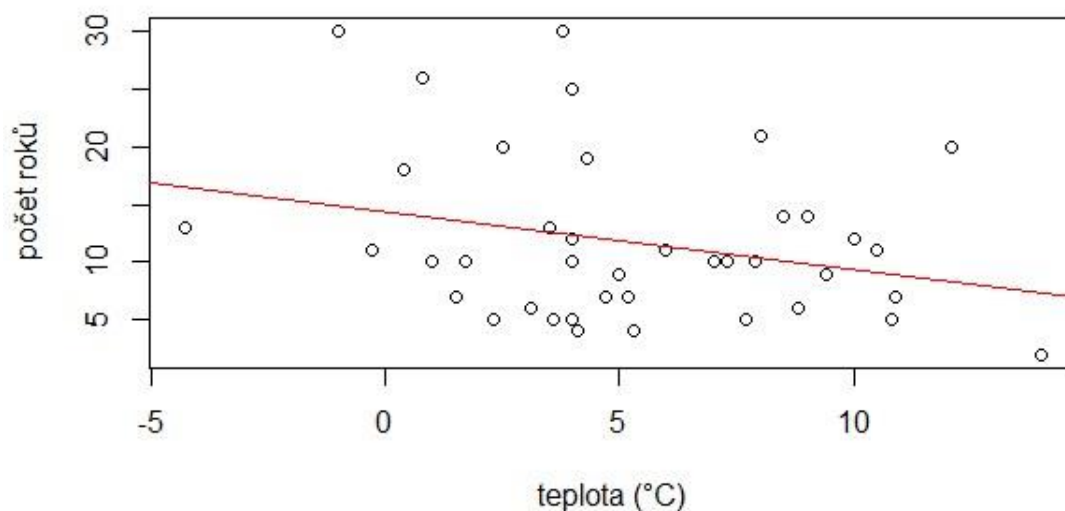


Obr. 4: Zobrazení nezávislosti hustoty porostu v ks/ha na teplotě s vloženou spojnicí trendu. Nezávislost je patrná z neuspořádanosti a odlehlosti některých bodů.

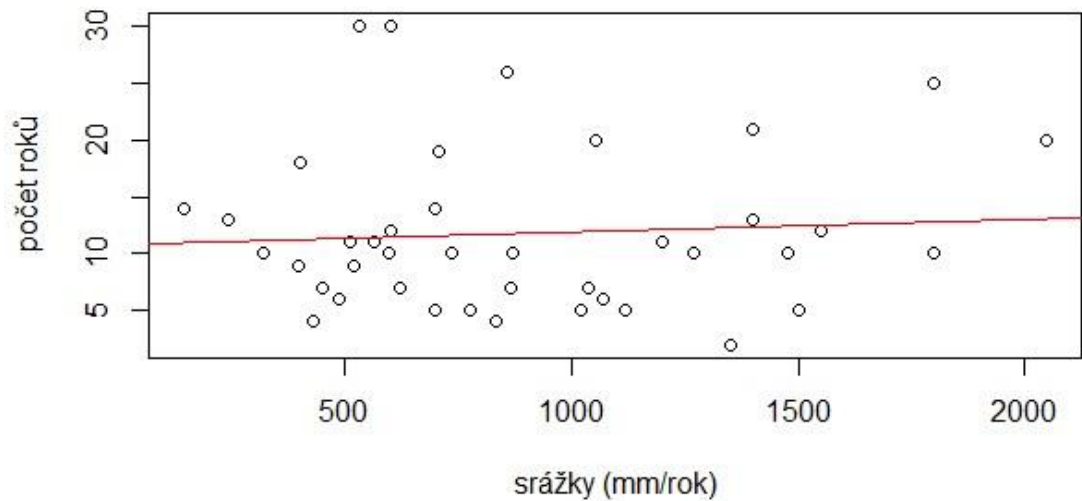


Obr. 5: Krabicový graf zobrazující nezávislost mezi hustotou porostu a faktorem disturbance. Nezávislost je patrná z poměrně vyrovnaných mediánů i kvartilů u jednotlivých faktorů disturbance, jen ojediněle se zde vyskytují odlehlé hodnoty.

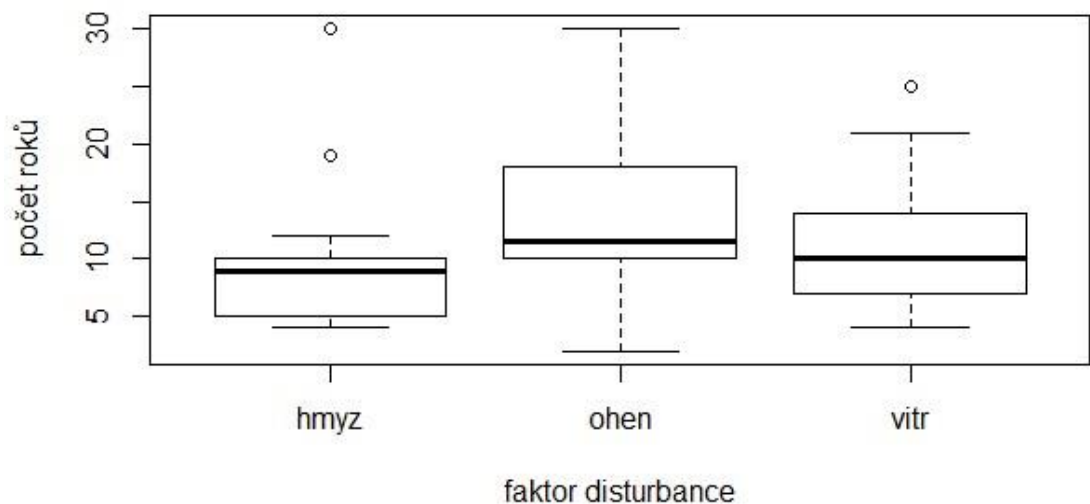
Co se týče doby trvání regenerace, vyšel významně vliv teploty (obr. 6), kdy p-hodnota byla 0,02672 a také vliv faktoru ohně s p-hodnotou 0,0327, přičemž bylo vysvětleno 27% z celkové variability. Závislost doby trvání regenerace na srážkách nebyla prokázána (obr. 7). Pokud disturbance byla způsobena ohněm, tak regenerace probíhala pomaleji. Když bereme v úvahu 3 hlavní typy disturbance (ohněň, vítr, hmyz), tak nejrychleji obnova probíhala po disturbancechmyzem (obr. 8).



Obr.6: Zobrazení závislosti počtu let mezi disturbancemi a obnovou lesa na teplotě s vloženou spojnicí trendu, na které je patrné, že doba trvání obnovy po disturbancech se snižuje s rostoucí teplotou.



Obr. 7: Zobrazení nezávislosti počtu let mezi disturbancí a obnovou lesa na srážkách s vloženou spojnici trendu. Nezávislost je patrná z neuspořádanosti bodů i z téměř vodorovně položené spojnice trendu.



Obr. 8: Krabicový graf zobrazující závislost mezi dobou trvání obnovy a faktorem disturbance. Závislost je patrná na počtech roků, ve kterých se pohybuje medián a horní a dolní kvartil u jednotlivých faktorů disturbance, u disturbance ohněm probíhá obnova nejpomaleji, nejrychleji probíhá u disturbance hmyzem.

6 Diskuze

Ukázalo se, že ve většině případů došlo poměrně rychle ke vzniku dostatečné lesní obnovy. Pouze v 7 případech z 41 byla obnova nedostatečná. Ovšem u některých studií (Amman et Baker, 1972. Fraver et al, 2008. Kayes et Tinker, 2012) se ve skutečnosti nemuselo jednat o tak neúspěšnou obnovu. Ta mohla být způsobena pouze nevhodně zvolenými parametry pro stromy, které byly při výzkumu brány v úvahu, v těchto případech totiž byly měřeny pouze stromy většího věku (od 1 m výšky či s průměrnou výčetní tloušťkou kmene 10 cm). Zajímavým faktem také je, že v 6 případech ze 7 neúspěšných obnov se daná disturbovaná oblast nacházela na Americkém kontinentu a pouze v jednom případě na kontinentu Eurasie, přičemž poměr mezi použitými studiemi, které probíhaly v Americe a Eurasii je značně vyrovnanější. To by mohlo být způsobeno tím, že studie, které proběhly v Americe, mají výrazně nižší průměrné roční srážky (721 mm/rok) oproti studiím z Eurasie (1157 mm/rok), jelikož srážky mají na hustotu obnovy prokazatelný vliv.

Nebylo odhaleno příliš vlivů na rychlost či kvalitu obnovy. To mohlo být způsobeno nedostatečným počtem studií. Ovšem lze předpokládat, že v případě většího počtu studií by došlo k odhalení více ovlivňujících faktorů, jelikož například Diaci (2002), Holeksa et al (2007), Kupferschmid et Bugmann (2005) či Paluch (2005) dokazují vliv faktorů (např. nadmořská výška či typ lesa) na lesní obnovu,

u kterých v této práci vliv dokázán nebyl. Je ovšem stále málo studií pozorujících obnovu lesa po velkoplošných disturbancích. Ze stejného důvodu zřejmě nebyl průkazný rozdíl mezi kvalitou obnovy u temperátních a boreálních lesů. Ale přidání více studií do této práce nebylo vhodné, jelikož další články se týkaly stále stejných oblastí (příloha 1) a bylo nutné zamezit falešnému opakování. Vhodné studie z temperátních lesů z některých částí světa, např. z Asie, naprosto chybí.

Co se týče vlivu srážek na hustotu obnovy, který byl prokázán, tak mohla být podpořena dvěma výzkumy, a to Abrams et Steiner (2013) a Nagel et al (2016), u kterých byly zaznamenány vysoké hustoty stromů a zároveň velké srážky, což naklonilo výsledek testu k závislosti hustoty stromů na srážkách. Vliv srážek na hustotu obnovy byl potvrzen i při bližším prozkoumání přírodních podmínek

výzkumů, u kterých nedošlo k dostatečné obnově, u většiny z nich byly srážky podstatně nižší než srážky průměrné. Z obrázku 3 vyplývá, že pokud by se srážky zvýšily o 500 mm za rok, tak by se hustota stromů zvýšila o 1500 ks/ha.

Rychlost obnovy byla prokazatelně ovlivněna teplotou a ohněm, jakožto faktorem disturbance. Z obrázku 6 je patrné, že dojde-li ke zvýšení teploty na regenerovaném území o 5 °C, tak se doba obnovy sníží o 2 roky. Z toho vyplývá, že v jižnějších oblastech a nižších polohách, kde se průměrná teplota zvyšuje, by měla obnova lesa probíhat rychleji. Ovšem toto platí směrem na jih pouze v temperátní oblasti, jelikož v mediteránu, který dále navazuje, jsou zase jiné faktory omezující obnovu, např. nedostatek srážek. Z faktorů disturbance způsobuje oheň nejdéle trvající regeneraci. Ukázalo se, že pokud došlo k disturbanci ohněm, tak doba trvání obnovy byla průměrně o 2,6 roku delší než u ostatních faktorů. To je pravděpodobně způsobeno nepříliš adaptovanými dřevinami na oheň, jelikož ten není v temperátních lesích příliš častý. Boreální lesy jsou na oheň adaptovány lépe (Rogers et al, 2015). Svůj vliv by mohlo mít i to, že oheň jako disturbační typ má na rozdíl od hmyzích či větrných disturbancí vyšší severitu, čímž dojde ke zničení vyčkávající obnovy, která u ostatních disturbancí obvykle přežívá.

7 Závěr a přínos práce

Poznání, zda či za jak dlouhou dobu je les schopen samostatné obnovy po velkoplošné disturbanci, se stává stále důležitějším, jelikož se předpokládá, že intenzita disturbancí se bude stále zvyšovat v důsledku globálních klimatických změn. Pro pochopení obnovy lesa je také nutné znát faktory, které obnovu ovlivňují. V našich podmínkách se nachází lesy temperátní, ve kterých je hlavním disturbačním faktorem hmyz a vichřice.

Tato práce ukázala jako nejvíce ovlivňující faktory přirozené obnovy lesa srážky, teplotu oblasti, v níž se les nachází a typ velkoplošné intenzivní disturbance (oheň, hmyz, vítr). Při vyšších průměrných ročních srážkách vzniká při obnově hustší porost. S rostoucí průměrnou teplotou oblasti klesá časové zpoždění lesní obnovy. Pokud je disturbance způsobena ohněm tak doba obnovy trvá delší dobu. Naopak po hmyzí disturbanci se les obnovuje rychleji. U temperátních lesů je průměrné časové zpoždění obnovy 12,1 let, přičemž za tuto dobu vznikne dostatečně hustý les s průměrným počtem 4269 stromů na hektar.

Z výsledků je patrné, že ve většině případů se po disturbanci může přirozenou obnovou za relativně krátký čas, vytvořit dostatečně hustý les (ve srovnání se zákonem č. 289/1995 Sb., který říká, že na vzniklých holinách musí být nejpozději do 7 let porost, který již nepotřebuje intenzivní ochranu). Což znamená, že není nutné využívat umělé obnovy, obzvláště pokud se jedná o oblasti lidskou činností dosud nedotčené či jen málo ovlivněné.

8 Literatura

Abrams, M. D. et Steiner, K. C., 2013: Long-term seedling height growth and compositional changes following logging and wildfire in a central Pennsylvania oak forest. *Castanea* 78.4, s. 256-265.

Amman, G. D. et Baker, B. H., 1972: mountainpine beetle influence on lodgepole pine stand structure. *Journal of Forestry* 70. 4, s. 204-209.

Arévalo, J. R., DeCoster, J. K., McAliste, S. D. et Palmer, W. M., 2000: Changes in two Minnesota forests during 14 years following catastrophic windthrow. *Journal of Vegetation Science* 11.6, s. 833-840.

Attiwill, P. M., 1994: The disturbance offorestecosystems: theekologicalbasisforconservative management. *ForestEcology and Management* 63. 2-3, s. 247-300.

Bače, R., Svoboda, M., Janda, P., Morrissey, R. C., Wild, J., Clear, J. E., Čada, V. et Donato, C. D., 2015: Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *PLoS one* 10. 9, e0139214.

Baláš, M. et Kuneš, I., 2014: Biologické základy pěstování lesů. 1. vydání. Česká zemědělská univerzita, Praha. 120 s. ISBN 978-80-213-2499-2.

Bale, J., Masters, G., Hodkinson, I., Awmack, C., Bezemer, T. M., Brown, V., Butterfield, J., Buse, A., Coulson, J. C., Farrar, J., Good, J. G., Harrington, R., Hartley, S., Jones, A. H., Lindroth, R., Press, M., Symrnioudis, I., Watt, A. et Whittaker, J. B., 2002: Herbivory in global climate change research: direct effects of rising temperature on insect herbivores. *Global Change Biology* 8. 1, s. 1-16.

Beghin, R., Lingua, E., Garbario, M., Lonati, M., Bovio, G., Motta, R. et Marzano, R., 2010: Pinus sylvestris forest regeneration under different post-fire restoration practices in the northwestern Italia Alps. *Ecological Engineering* 36.10, s. 1365-1372.

Bergeron, Y., 2000: Species and stands Dynamics in the mixed woods of Quebec's southern boreal forest. *Ecology* 81.6, s. 1500-1516.

Boggs, K., Sturdy, M., Rinella, D. J. et Rinella, M. J., 2008: White spruce regeneration following a major spruce beetle outbreak in forests on the Kenai Peninsula, Alaska. *Forest Ecology and Management* 255. 10, s. 3571-3579.

Bottero, A., Garbario, M., Long, J. N. et Motta, R., 2013: The interacting ecological effect of large-scale disturbances and salvage logging on montane spruce forest regeneration in the western European Alps. *Forest Ecology and Management* 292, s. 19-28.

Čaboun, V., 2000: prostorová štruktúra lesa a jej vplyv na ekologickú stabilitu. *Forestry Journal* 46.1, s. 15-36.

Collins, B. J., Rhoades, C.C., Hubbard, R. M. et Battaglia, M. A., 2011: Tree regeneration and future stand development after bark beetle infestation and harvesting in Colorado lodgepole pine stands. *Forest Ecology and Management* 261. 11, s. 2168-2175.

conVERTER, ©2002: Beaufortova stupnice síly větru (online) [cit.2018.02.06], dostupné z <<http://www.converter.cz/tabulky/beaufortova-stupnice.htm>>.

Coop, J. D., Massatti, R. D. et Schoettle, A. W., 2010: Subalpine vegetation pattern three decades after stand-replacing fire: effects of landscape context and topography on plant community composition, tree regeneration, and diversity. *Journal of Vegetation Science* 21. 3, s. 472-487.

Copenheaver, C. A., Matthews, J. M., Showalter, J. M. et Auch, W. E., 2006: Forest Stand Development Patterns in the Southern Appalachians. *Notheastern Naturalist* 13. 4, s. 477-494.

Cudmore, T. J., Björklund, N., Carroll, A. L. et Lindgren, B. S., 2010: Climate change and range expansion of an aggressive bark beetle: evidence of higher beetle reproduction in naïve host tree populations, *Journal of Applied Ecology* 47. 5, s. 1036-1043.

Diaci, J., 2002: Regeneration dynamics in a Norway spruce plantation on a silver fir-beech forest site in the Slovenian Alps. *Forest Ecology and Management* 161, s. 27-38.

Donato, C. D., Harvey, B. J., Romme, W. H., Simar, M. et Turner, M. G., 2013: Bark beetle effects on fuel profiles across a range of stand structures in Douglas-fir forests of Greater Yellowstone. *Ecological Applications* 23. 1, s. 3-20.

Elliott, K. J., Vose, J. M., 2005: Effects of understory prescribed burning on shortleaf pine (*Pinus echinata* Mill.)/mixed-hardwood forests. *The Journal of the Torrey Botanical Society* 132. 2, s. 236-251.

Fajardo, A., et Alaback, P., 2005: Effects of natural and human disturbances on the dynamics and spatial structure of *Nothofagus glauca* in south-central Chile. *Journal of Biogeography* 32. 10, s. 1811-1825.

Fischer, A. et Fischer, H. S., 2012: Individual-based analysis of tree establishment and forest stand development within 25 years after wind throw. *European Journal of Forest Research* 131. 2, s. 493-501.

Forman, R. T. T. et Godron, M., 1993: *Krajinná ekologie*. 1. vydání. Academia, Praha, 583 s. ISBN 80-200-0464-5.

Fraver, S., Jonsson, B. G., Jönsson, M. et Esseen, P. A., 2008: Demographics and disturbance history of a boreal old-growth *Picea abies* forest. *Journal of Vegetation Science* 19. 6, s. 789-798.

- Führer, E., 2000: Forest functions, ecosystem stability and management. *Forest Ecology and Management* 132. 1, s. 29-38.
- Hanssen, K. H., 2003: Natural regeneration of *Picea abies* on small clear-cuts in SE Norway. *Forest Ecology and Management* 180. 1-3, s. 199-213.
- Harvey, B. J., Donato, C. D. et Turner M. G., 2014: Recent mountain pine beetle outbreaks, wildfire severity, and postfire tree regeneration in the US Northern Rockies. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 111. 42, s. 15120-15125.
- Heurich, M., 2009: Progress of forest regeneration after a large-scale *Ips typographus* outbreak in the subalpine *Picea abies* forests of the Bavarian Forest National Park. *Silva Gabreta* 15. 1, s. 49-66.
- Holeksa, J., Saniga, M., Szwagrzyk, J., Dziedzic, T., Ferenc, S. et Wodka, M., 2007: Altitudinal variability of stand structure and regeneration in the subalpine spruce forests of the Pol'ana biosphere reserve, Central Slovakia. *European Journal of Forest Research* 126.2, s. 303-313.
- Holubec, V., 2016: Stres a adaptace rostlin v přírodních podmínkách. In: Hnilička, F. et Středa, T. (eds.): Rostliny v podmínkách stresu – Abiotické stresory. Česká zemědělská univerzita, Praha, s. 39-58. ISBN 978-80-213-2680-4.
- Christensen Jr, N., L., 2014: An historical perspective on forest succession and its relevance to ecosystem restoration and conservation practice in North America. *Forest Ecology and Management* 330, s. 312-322.
- Christiansen, E., Warning, R. H. et Berryman, A. A., 1987: Resistance of Conifers to Bark Beetle Attack: Searching for General Relationships. *Forest Ecology and Management* 22. 1-2, s. 89-106.
- Chu, T., Guo, X. et Takeda, K., 2017: Effects of Burn Severity and Environmental Conditions on Post-Fire Regeneration in Siberian Larch Forest. *Forests* 8. 3, s. 76.
- ISSG, 2017: Global invasive species database: *Lymantria dispar*. [cit. 2017. 11. 14], dostupné z <<http://www.iucngisd.org/gisd/search.php>>.
- Jeník, J. et Pavliš, J., 2011: Terestrické biomy: Lesy a bezlesí Země. 1. vydání. Mendelova univerzita, Brno, 238 s. ISBN 978-80-7375-481-5.
- Jonášová, M. et 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, s. 15-27.
- Jonášová, M., Vávrová, E. et Cudlín, P., 2010: Western Carpatian mountain spruce forest after a windthrow: natural regeneration in cleared and uncreated areas. *Forest Ecology and Management* 259. 6, s. 1127-1134.
- Jönsson, A. M., Appleberg, G., Harding, S. et Barring, L., 2009: Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Global Change Biology* 15. 2, s. 486-499.

- Kayes, L. J. et Tinker, D. B., 2012: Forest structure and regeneration following a mountain pine beetle epidemic in southeastern Wyoming. *Forest Ecology and Management* 263, s. 57-66.
- Kindlmann, P., Matějka, K. et Doležal, P., 2012: Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody. 1. vydání. Karolinum, Praha.
- Konôpka, B. et Konôpka, J., 2009: Vietor a sneh-najzávažnejšie abiotické škodlivé činitele. *LES & Letokruhy*, Zvolen, s. 11.
- Köster, K., Köster, E., Orumaa, A., Parro, K., Jöngiste, K., Berninger, F., Pumpanen, J. et Metslaid, M., 2016: How Time since Forest Fire Affects Stand Structure, Soil Physical-Chemical Properties and Soil CO₂ Efflux in Hemiboreal Scots Pine Forest Fire Chronosequence? *Forests* 7. 9, s. 201.
- Kramer, K., Brang, P., Bachogen, H., Bugmann, H. et Wohlgemuth, T., 2014. Site factors and more important than salvage logging for tree regeneration after wind disturbance in Central European forests. *Forest Ecology and Management* 331, s. 116-128.
- Křístek, J. et Urban, J., 2004: Lesnická entomologie. 1. vydání. Academia, Praha, 445 s. ISBN 80-200-1052-1.
- Kupferschmid, A. D. et Bugmann, H., 2005: Effect of microsites, logs and ungulate browsing on *Picea abies* regeneration in a mountain forest. *Forest Ecology and Management* 205. 1-3, s. 251-165.
- Kupka, I., 2005: Zásady pěstování lesa. 1. vydání. Česká zemědělská univerzita, Praha, 175 s. ISBN 80-213-1308-0.
- Kupka, I., Ulbrichová, I. et Remeš, J., 2007: Rešerše k problematice obnovy horských lesů (online) [cit. 2018.02.26], dostupné z <<https://www.infodatasys.cz/biodivkrsu/reserseObnova.pdf>>.
- Kuuluvainen, T., 2002: Introduction: Disturbance Dynamics in Boreal Forests: Defining the Ecological Basis of Restoration and Management of Biodiversity. *Silvia Fennica* 36. 1, s. 5-12.
- Kuuluvainen, T., 2002, 2: Natural variability of forests as a reference for restoring and managing biological diversity in boreal Fennoscandia. *Silvia Fennica* 36.1, s. 97-125.
- Larson, A. J. et Franklin, J. F. 2005: Patterns of conifer tree regeneration following an autumn wildfire event in the western Oregon Cascade Range, USA. *Forest Ecology and Management* 218. 1-3, s. 25-36.
- Laštůvka, Z. et Krejčová, P., 2000: Ekologie. 1. vydání. Konvoj, Brno, 185 s. ISBN 80-85615-93-2.
- Lovett, G. M. et al, 2016: Nonnative forest insects and pathogens in the United States: Impacts and policy options. *Ecological Applications* 26.5, s. 1437-1455.

- Lubojacký, J., 2013: Škody působené větrem. První vydání. Lesní ochranná služba. Lesnická práce.
- Lukášová, K. et Vávra, J., 2014: Parazitoidi *Lymantriadispara* jejich vliv na populační dynamiku ve střední Evropě: review. *Zprávy lesnického výzkumu*, 59.4, s. 225-233.
- Malone, S. L., Fornwalt, P. J., Battaglia, M. A., Chambers, M. E., Inigues, J. M. et Sieg, C. H., 2017: Mixed-Severity Fire Fosters Heterogeneous Spatial Patterns of Conifer Regeneration in a Dry Conifer Forest. *Forests* 9. 1, s. 45.
- Maratová, K., 2010: Lýkožrout smrkový (*Ipstypographus*) na území národního parku Šumava – biologie, výskyt a metody ochrany lesních ekosystémů: bakalářská práce. Univerzita Karlova, pedagogická fakulta, Praha, 74 s., vedoucí práce Jan Mourek.
- Meeker, D. O. et Merkel, D. L., 1984: Climax theories and a recommendation for vegetation classification - a viewpoint. *Journal of Range Management*, 37.5, s. 427-430.
- Michalová, Z., Morrissey, R. C., Wohlgemuth, T., Bače, R., Fleischer, P. et Svoboda, M., 2017: Salvage-Logging after Windstorm Leads to Structural and Functional Homogenization of Understory Layer and Delayed Spruce Tree Recovery in Tatra Mts., Slovakia. *Forests* 8. 3, s. 88.
- Moore, B. A., 2009: Global review of forest pests and diseases. FAO, Rome, 236 s. ISBN 978-92-5-106208-1.
- Moravec, J. et al, 1994: Fytocenologie: Nauka o vegetaci. 1. vydání. Academia, Praha, 403 s. ISBN 80-200-0457-2.
- Nagel, T. A., Svoboda, M. et Diaci, J., 2006: Regeneration patterns after intermediate wind disturbance in an Old-growth *Fagus-Abies* forest in southeastern Slovenia. *Forest Ecology and management* 226, s. 268-278.
- Paluch, J. G., 2005: The influence of the spatial pattern of trees on forest floor vegetation and silver fir (*Abies alba* Mill.) regeneration in uneven-aged forests. *Forest Ecology and Management* 205, 1-3, s. 283-298.
- Pavlas, J., 2014: Vliv disturbance lesa na teplotu a vlhkost půdy. Diplomová práce. Jihočeská univerzita, přírodovědecká fakulta, České Budějovice, 60 s., vedoucí práce Hais Martin.
- Pauder, S. K., Nitschke, C. R., Simard, S. W. et Innes, J. L., 2015: Regeneration Dynamics of White Spruce, Trembling Aspen, and Balsam Poplar in Response to Disturbance, Climatic, and Edaphic Factors in the Cold, Dry Boreal Forests of the Southwest Yukon, Canada. *Journal of Forestry* 113. 5, s. 463-474.
- Pelz, K. A. et Smith, F. W., 2012: Thirty year change in lodgepole and lodgepole/mixed conifer forest structure following 1980s mountain pine beetle outbreak in western Colorado, USA. *Forest Ecology and Management* 280, s. 93-102.

- Perovich, C. et Sibold, J. S., 2016: Forest composition change after a mountain pine beetle outbreak, RockyMountain National Park, CO, USA. *Forest Ecology and Management* 366, s. 184-192.
- Peterson, C. J. et Pickett, S. T., 1995: Forest reorganization: a case study in an old-growth forest catastrophic blowdown. *Ecology* 76. 3, s. 763-774.
- Pickett, S. T. A., Jianguo, W. et Cadenasso, M. L., 1999: Patch dynamics and theecologyofdisturbedground: a framework forsynthesis. *Ecosystemsofthe World*. Elsevier, Amsterdam, s. 707-722.
- Pickett, S. T. A. et Cadenasso, M. L., 2005: Vegetationdynamics. In: van der Maarel, E.: *Vegetation ecology*. Blackwell publishing, Malden, 172-198 s. ISBN 0-632-05761-0.
- Podrázský, V., 2014: *Základy ekologie lesa*. 1. vydání. Česká zemědělská univerzita v Praze. 144 s. ISBN 978-80-213-2515-9.
- Raffa, K. F., Berryman, A. A., 1987: interacting selective pressures in conifer-bark beetle systems: a basis for reciprocal adaptations?*The American Naturalist* 129. 2, s. 234-262.
- Rajchard, J., Balounová, Z. et Vysloužil, D., 2002: *Ekologie I: Pojem a obsah ekologie, globální prostředí planety a jeho členění, ekologické faktory, působení fyzikálních faktorů na organismy*. 1. vydání, Kopp, České Budějovice. ISBN 80-7232-189-7.
- Randuška, D., Vorel, J. et Plíva, K., 1986:*Fytocenológia a lesnická typológia*. Príroda, Bratislava, 337 s.
- Redmond, M. D. et Barger, N. N., 2013: Tree regeneration following drought-andinsect-induced mortality in piñon–juniper woodlands. *New Phytologist* 200. 2, s. 402-412.
- Rhoades, R. W., 2002: Post-Disturbance Changes in the Understory of an Oak Forest in Southwestern Virginia. *Castanea* 67. 1, s. 96-103.
- Rogers, B. M., Soja, A. J., Goulden, M. L. et Randerson, J. T., 2015: Influence of tree species on continental differences in boreal fires and climate feedbacks. *Nature Geoscience* 8. 3, s. 228-234.
- Ruckstuhl, K. E., Johnson, E. A. et Miyanishi, K., 2008: Introduction. The boreal forest and global change. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 363, s. 2245-2249.
- Rykiel, E. J., 1985:Towards a definitiv ofecological disturbance. *Austral ecology* 10. 3, s. 361-365.
- Shatford, J. P. A., Hibbs, D. E. et Puettmann, K. J., 2007: Conifer regeneration after forest fire in the Klamath-Siskiyou: how much, how soon?*Journal of Forestry* 105. 3, s. 139-146.

- Shönenberger, W., 2002: Post windthrow stand regeneration in Swiss mountain forests: the first ten years after the 1990 storm Vivian. *For. Snow Landsc. Res.* 77. 1/2, s. 61-80.
- Skuhřavý, V., 2002: Lýkožřout smrkový a jeho kalamity. 1. vydání. Agrospoj, Praha, 196 s. ISBN 80-7084-238-5.
- Steven, D., Kline, J. et Matthiae, P. E., 1991: Long-term changes in a Wisconsin *Fagus-Acer* forest in relation to glaze storm disturbance. *Journal of Vegetation Science* 2. 2, s. 201-208.
- Strnadová, M., 2011: Rizika rozpadu a regenerační potenciál smrkových porostů pod vlivem abiotických a biotických stresorů v revíru Štěkeň. Jihočeská univerzita, Fakulta zemědělská, České Budějovice. 103 s. (Diplomová práce). „Nepublikováno“. Dep. Zemědělská fakulta v Českých Budějovicích.
- Suchomel, J. et al, 2014: Ekologie lesních ekosystémů. Mendelova univerzita, Brno. 166 s.
- Svoboda, M., Janda, P., Nagel, T. A., Fraver, S., Rejzek, J. et Bače, R., 2012: Disturbance history of an old-growth sub-alpine *Picea abies* stand in the Bohemia forest, Czech Republic. *Journal of Vegetation Science* 23, s. 86-97.
- Steele, C. L., Lewinsohn, E. et Croteau, R., 1995: Induced oleoresin biosynthesis in grand fir as a defense against bark beetles. *Proceeding of the National Academy of Sciences* 92. 10, s. 4164-4168.
- Štícha, V., 2010: Vliv mikrostanoviště na přirozenou obnovu a svrchní humusové horizonty v NP Šumava. Česká zemědělská univerzita, Fakulta lesnická a dřevařská, Praha. 91 s. (Disertační práce). „Nepublikováno“. Dep. SIC ČZU v Praze.
- Štícha, V., Matějka, K., Bílek, L., Malík, K. et Vacek, S., 2013: Norway Spruce forest recovery following bark-beetle outbreak, the Šumava National Park, Czech Republic. *Zprávy lesnického výzkumu* 58, s. 131-137.
- Štykar, J., 2008: Lesnická fytoecologie a typologie. 1. vydání. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita, Brno, 252 s. ISBN 978-80-7375-144-9.
- Teste, F. P., Lieffers, V. J. et Landhäuser, S. M., 2011: Seed release in serotinous lodgepole pine forests after mountain pine beetle outbreak. *Ecological Applications* 21. 1, s. 150-162.
- Turner, M. G., Baker, W. L., Peterson, C. J. et Peet, R. K., 1998: Factors Influencing Succession: Lessons from Large, Infrequent Natural Disturbances. *Ecosystems* 1.6, s. 511-523.
- Turner, M. G., Tinker, D. B., Romme, W. H., Kashian, D. M. et Litton, C. M., 2004: Landscape Patterns of Sapling Density, Leaf Area, and Aboveground Net Primary Production in Postfire Lodgepole Pine Forests, Yellowstone National Park (USA). *Ecosystems* 7. 7, s. 751-775.

Vacek, S et al 2016: Dynamika a management přírodních a přírodě blízkých lesů. 1. vydání. Česká zemědělská univerzita, Praha, 357 s. ISBN 978-80-213-3654-5.

Vyhláška č. 139/2004 Sb., kterou se stanoví podrobnosti o přenosu semen a sazenic lesních dřevin, o evidenci o původu reprodukčního materiálu a podrobnosti o obnově lesních porostů a o zalesňování pozemků prohlášených za pozemky určené k plnění funkcí lesa, v platném znění.

Winter, M. B., Baier, R. et Ammer, C., 2015: Regeneration dynamics and resilience of unmanaged mountain forests in the Northern Limestone Alps following bark beetle-induced spruce dieback. *European Journal of Forest Research* 134. 6, s. 949-968.

Zahradník, P. et Knížek, M., 2007: Lýkožrout smrkový *Ips typographus* (L.). 2. vydání. Lesní ochranná služba. Lesnická práce.

Zákon č. 289/1995 Sb., zákon o lesích a o změně některých zákonů, v platném znění.

Zeidler, M. et Banaš, M., 2013: Vybrané kapitoly z ekologie horských ekosystémů. 1. vydání, Univerzita Palackého, Olomouc, 88 s. ISBN 978-80-244-3457-5.

Zenáhlíková, J., 2012: Přirozený vývoj horských lesů po rozsáhlých disturbancích. Česká zemědělská univerzita, Fakulta lesnická a dřevařská, Praha. 120 s. Disertační práce. „Nepublikováno“. Dep. SIC ČZU v Praze.

Zeppenfeld, T., Svoboda, M., DeRose, R. J., Heurich, M., Müller, J., Čížková, P., Starý, M., Bače, R. et Donato, D. C., 2015: Response of mountain *Picea abies* forests to stand-replacing bark beetle outbreaks: neighbourhood effects lead to self-replacement. *Journal of Applied Ecology* 52, s. 1402-1411.

Zlatník, A., 1978: Lesnická fytoecologie. 1. vydání. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 495s.

9 Přílohy



Příloha 1: Zobrazení míst, na kterých probíhal výzkum z použitých studií na mapě světa. Mapa přejata z www.nalepshop.cz