

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

**Model přežívání smrku ztepilého v podmínkách  
gradace lýkožrouta smrkového**

**Diplomová práce**

**Bc. Nikola Ondřichová**

**Školitel: RNDr. Martin Hais, Ph.D.**

**Odborný konzultant: Mgr. Josef Brůna, Ph.D.**

**České Budějovice 2020**

Ondřichová, N., 2020: Model přežívání smrku ztepilého v podmínkách gradace lýkožrouta smrkového. [The model of survival of the Norway spruce in the conditions of bark beetle gradation (*Ips typographus*). Mgr. Thesis, in Czech.] – 42 p., Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

**Anotace:**

Výsledkem gradace lýkožrouta smrkového dochází k často rozsáhlému poškození smrkových porostů. Přestože během masivního přemnožení dochází k napadení nejen poškozených, ale i zdravých porostů, existují jedinci, kteří masivní přemnožení přežijí. Cílem této práce bylo zjistit, jaké vybrané environmentální proměnné ovlivňují přežití stromů v podmínkách gradace lýkožrouta smrkového. Zájmovým územím mé diplomové práce byla oblast Březníku, nacházející se na Šumavě. Moje výsledky ukazují, že proměnná obsahující edafické kategorie měla velký vliv na pravděpodobnost přežití porostu. Nejvyšší vliv byl prokázán pro edafickou kategorii 9. třídy. Tato třída představuje podmáčenou trvale zamokřenou oblast, která zvyšuje pravděpodobnost přežití porostu a do značné míry korespondují s vlhkostními podmínkami. Na zvyšující se pravděpodobnosti přežití se podílí i vzdálenost k přirozeným okrajům porostu. Tato práce může být svými výsledky a závěry užitečná v oblasti lesního managementu.

**Annotation:**

As a result of the gradation of the bark beetle, there is often extensive damage to spruce stands. Although not only damaged but also healthy stands are attacked during massive gradation, there are individuals who survive this gradation. The aim of this thesis was to determine which selected environmental variables affect the survival of trees in the conditions of gradation of the bark beetle. The area of interest of my thesis was the Březník area, located in Šumava. The evaluation showed that a strong effect increasing the probability of stands survival was manifested in the variable containing edaphic categories, especially in the edaphic category of the 9th class. This class represents a waterlogged permanently wet area, which increases the probability of vegetation survival and largely corresponds to humidity conditions. The distance to the natural edges of the stand also contributes to the increasing probability of survival. This thesis can be useful with its results and conclusions in the field of forest management.

**Prohlášení:**

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

Prohlašuji, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění souhlasím se zveřejněním své diplomové 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 22. 5. 2020

.....

Bc. Nikola Ondřichová

### **Poděkování:**

Děkuji svému školiteli RNDr. Martinu Haisovi, Ph.D. za vedení mé diplomové práce, odbornou pomoc, hlubokou trpělivost a obětovaný čas. Mgr. Josefu Brúnovi Ph.D. děkuji za cenné rady při publikování výsledků.

Dále bych chtěla poděkovat paní RNDr. Ivě Bufkové, Ph.D. a panu Ing. Karlu Matějkovi, CSc. za poskytnutí dat pro mou diplomovou práci, Mgr. Petru Blažkovi za pomoc při jejich zpracování.

V neposlední řadě děkuji svým rodičům za morální a finanční podporu. Velké poděkování patří i mému snoubenci Lukášovi, který mi byl oporou po celou dobu studia.

## Obsah

1.	Rešerše .....	1
1.1.	Vliv podmínek prostředí na formování lesního porostu .....	1
1.1.1.	Klimatické podmínky .....	1
1.1.2.	Teplotní podmínky .....	2
1.1.3.	Půdní podmínky .....	2
1.2.	Faktory ohrožující integritu lesa .....	3
1.2.1.	Disturbance .....	3
1.2.2.	Dlouhodobé stresory .....	7
1.3.	Odolnost a vitalita smrku .....	9
1.3.1.	Individuální obrana stromu vůči podkornímu hmyzu .....	9
1.3.2.	Mykorrhiza .....	10
2.	Studie .....	12
2.1.	Úvod .....	12
2.2.	Cíle a hypotézy .....	12
2.3.	Metodika .....	13
2.3.1.	Charakteristika zájmového území .....	13
2.3.2.	Popis environmentálních proměnných .....	14
2.3.3.	Popis metody .....	16
2.4.	Výsledky .....	18
2.4.1.	Dílčí studie: Hodnocení vzdálenosti živého a mrtvého lesa k různým typům okrajů porostu .....	18
2.4.2.	Logistická regrese vlivu vybraných environmentálních proměnných na pravděpodobnost přežívání smrku .....	20
2.4.3.	Vysvětlená variabilita environmentálních proměnných při postupném výběru .....	21
2.4.4.	Vysvětlená variabilita environmentálních proměnných na sobě nezávislých .....	22
2.4.5.	Hodnocení vlivu vybraných environmentálních proměnných .....	23
2.4.6.	Korelace numerických kontinuálních proměnných .....	24
2.5.	Diskuze .....	25
2.6.	Závěr .....	29
3.	Literatura .....	30

# 1. Rešerše

## 1.1. Vliv podmínek prostředí na formování lesního porostu

Na utváření lesního porostu má vliv mnoho faktorů. Mezi nejdůležitější přírodní faktory můžeme řadit klimatické podmínky, dostupnost vody, půdní podmínky, mezi které patří množství organické hmoty, obsah biogenních prvků v půdě (Bondarchuk, 2015). Formování lesního porostu silně ovlivňují i antropogenní faktory, mezi které lze zařadit těžba, lesnické zásahy (Bengtsson et al. 2000) a také acidifikace (Šantrůčková et al. 2007).

### 1.1.1. Klimatické podmínky

Hlavními klimatickými faktory ovlivňujícími zdravotní stav a růst stromů jsou srážky a teploty. Lesní vegetace je nedostatkem vláhy ovlivňována podobně jako ostatní rostliny, přičemž z pohledu lesních ekosystémů je množství a dostupnost vody, stejně jako její rozložení v průběhu roku, základním faktorem, který řídí spolu s teplotou vzduchu rozšíření porostů, jejich druhové složení a produkci na Zemi (Boisvenue and Running, 2006). Hlásný et al. (2011) uvádí, že se sucho velmi pravděpodobně stane klíčovým limitujícím faktorem pro lesní porosty v nižších polohách. Podle Dale et al. (2001), se období sucha nachází téměř ve všech lesních ekosystémech a mohou záviset na ročních a sezónních změnách klimatu (Hanson and Weltzin, 2000). Pokud se jedná o krátká, ne příliš intenzivní období sucha, a strom má zároveň dostatek vodní zásoby, nehrozí mu žádné fatální následky (Khaine and Woo, 2015).

#### 1.1.1.1. Srážky

S rostoucím množstvím srážek se zvětšuje produkce i počet druhů dřevin (Brázdil et al. 2015). Stejně tak druhové složení porostů závisí nejen na celkovém množství srážek, ale také na jejich rozložení v průběhu vegetační sezóny (Brázdil et al. 2015). Vliv klimatu je úzce spojen s růstem stromů, kdy zvýšené množství srážek zejména na jaře má na růst stromů pozitivní vliv (Brázdil et al. 2015). To potvrzují i Khaine and Woo (2015), kteří uvádějí, že rychlost růstu stromu je silně ovlivněna dostupností a zásobou vody. Dostatek srážek má tedy pozitivní vliv na celkovou vitalitu stromu a na

tvorbu zásobních látek, které jsou využívány k růstu (Brázdil et al. 2015). Příznivě také ovlivňují distribuci kořenů, tvorbu biomasu a vitalitu kořenů (Rennenberg et al. 2006). Zejména pak na konci sezóny ovlivňují srážky také množství disponibilní vody v půdě (Brázdil et al. 2015). Kombinace nerovnoměrného vyskytování srážek, jako například výskyt velmi deštivých, a naopak málo deštivých period, vede ke změnám evapotranspirace. To může mít za následky například rychlejší vyčerpání vodních zásob v půdě (Rennenberg et al. 2006).

### **1.1.2. Teplotní podmínky**

Absence klimatických extrémů má významný vliv na vitalitu a růst, a tím dochází také i k absenci stresových vlivů (Rötzer et al. 2005). Růst stromů, reprodukce i jejich přežití může zlepšit mírná oblačnost ve vyšších nadmořských výškách a zeměpisných šířkách (Khaine and Woo, 2015). Například u smrku ztepilého (*Picea albies*), je preferované vlhké a chladné klima (Kindlmann et al. 2013). Colwell et al. (2008) uvádějí, že pro expanzi lesních porostů je obzvláště důležité vyhovující teplotní optimum. Některé faktory, jako například stanovištní podmínky, mají vliv na podmínky klimatické, ale také mohou ovlivňovat i růst stromů (Beck, 2007). Okraje lesa hrají v klimatických podmínkách také roli (Jakuš et al. 2011). Podle Jakuše et al. (2011), stromy rostoucí na lesních okrajích se severním umístěním porostu nejsou obvykle vystaveny tak velkému klimatickému stresu. Nejsou totiž vystavovány velkým teplotám a na stromy nepůsobí silné sluneční záření (Lausch et al. 2011).

### **1.1.3. Půdní podmínky**

Voda a biogenní prvky v půdě jsou důležitým a také limitujícím faktorem při produkci a správném růstu stromu (Jia et al. 2005). Obsah biogenních prvků znamená pro porost zásobárnu, z níž čerpá strom živiny (Matějka, 2009). Významný vliv má také organická hmota či struktura půdy. Mezi důležité prvky v půdě se řadí zejména horčík, vápník a draslík (Wuddivira and Camps-Roach, 2006). Kvalita půdy funguje jako životně důležitý systém v rámci celého ekosystému (Karlen et al. 1997). To ale závisí na fyzikálních, chemických a biologických vlastnostech a procesech v půdě, a jejich interakcemi mezi sebou (Karlen et al. 2003). Jako hlavní indikátor kvality půdy může být v lesnictví označována biomasa, růst stromů i edafická kategorie, která je založena na půdních podmínkách a vegetace (Schoenholz et al. 2000). K určování kvality půdy

jsou také často používány fyzikální vlastnosti půdy, jako je struktura či hustota, a chemické vlastnosti, jako je celkový obsah organických látek, pH a obsah živin v půdě (Zornoza et al. 2015). Stromy, které rostou na produktivních půdách, se pak lépe dokážou ubránit rizikovým faktorům jako je například napadení lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*) (Skuhřavý, 2002). Kvalitu lesních půd velmi ovlivňuje přítomnost a aktivita půdních mikroorganismů, které jsou důležité hlavně během biochemických procesů, jelikož organická hmota při dekompozici mikroorganismů představuje důležitý zdroj živin pro růst rostlin (Kennedy and Stubbs, 2006). Proto jsou půdní mikroorganismy často řazeny mezi užitečné ukazatele kvality půdy (Kennedy and Stubbs, 2006). Půdní mikroorganismy, které se vyskytují v extrémně vysoké hustotě a rozmanitosti, rychle mění energetický výkon a míru aktivity podle měnících se podmínek prostředí (Schloter et al. 2003). Dokáží rychle reagovat na stresory a mají schopnost přizpůsobit se environmentálním změnám mírou aktivity, biomasou i strukturou komunity (Schloter et al. 2003). Mikrobiální aktivita týkající se mikrobiální biomasy se používá pro výpočet metabolického kvocientu, což je poměr mezi produkcí CO<sub>2</sub> za standardizovaných podmínek a obsahem mikrobiálního uhlíku (Anderson and Domsch, 1993). Použití biologických ukazatelů v hodnocení kvality půdy je relativně nové, částečně díky lepšímu porozumění funkční úloze půdních organismů (Stone et al. 2016). Kvalita a množství organické hmoty v půdě je důležitá pro biomasu a aktivitu půdních mikrobiálních společenstev (Zak et al. 2003). Zcela zásadní význam má také pro organismy rozpad dřevní hmoty (Harmon et al. 1986). Dřevní hmota jim nabízí stanoviště, ale také hraje významnou roli v energetickém toku a cyklu živin (Harmon et al. 1986). Rozpad dřevní hmoty také ovlivňuje půdní a sedimentový transport, ukládání i uchovávání (Harmon et al. 1986).

## **1.2. Faktory ohrožující integritu lesa**

### **1.2.1. Disturbance**

Disturbance mají silný význam, který ovlivňuje strukturu a funkce ekosystému (Walker and Willig 1999). Bengtsson et al. (2000) popisuje disturbance, jako náhlou událost či děj, která díky svému působení změní vnitřní vztahy v ekosystému. Obecně je disturbance rozuměna jako příčina a nikoliv následek (Rykiel et al. 1988). Nejdříve musí nastat působením nějaké síly narušení stávajícího stavu ekosystému, čímž vznikne volný prostor pro následnou přirozenou obnovu (Splechtna et al. 2005). Disturbance



výrazně působí na změnu krajinného rázu (Löw and Míchal, 2003). Frelich (2002) uvádí, že disturbance mají velký význam v ovlivňování dynamiky lesa a jsou přirozenou součástí horských lesních ekosystémů. Navíc jsou důležité nejen pro obnovu horských smrčín, ale také i pro udržení biodiverzity různých skupin organismů, které jsou vázány na horskou smrčinu (Jonášová, 2013). Podle Svobody et al. (2010) ovlivňují disturbance prostorovou strukturu lesa, neboť zvyšují její heterogenitu. Tato heterogenita je udržována v dynamické rovnováze častými lokálními disturbancemi (Svoboda et al. 2010). Jak budou vztahy v ekosystému změněny, záleží hlavně na velikosti a intenzitě disturbance. Ekosystém posouvá následkem disturbance své sukcesní stádium zpět v čase. Při dalším vývoji ekosystému hraje důležitou roli proces přirozené sukcese (Rammig et al. 2007).

#### **1.2.1.1. Typy disturbancecí**

Lesní ekosystémy jsou utvářeny různými typy disturbancecí v prostředí způsobenými převážně sněhem, bouřemi, silnými větry a masivním přemnožením hmyzu (Rammig, 2005). Často působí disturbance různých typů společně (Seidl et al. 2017). Disturbance můžeme kategorizovat na fyzikální, biologické a antropogenní (Tilman, 1985). Do fyzikálních disturbancecí jsou zahrnovány požáry, hurikány, povodně, sucha, lávové proudy či sněhové bouře (Pickett and White, 1985). Biologické disturbance zahrnují dopady býložravého hmyzu, savců a patogenů. Mezi antropogenní disturbance se řadí odlesňování, odvodňování mokřadů, čištění pro kultivaci, chemické znečištění a zavádění cizích druhů (Pickett and White, 1985). Tyto události pak ovlivňují produktivitu ekosystému a dostupnost zdrojů pro organismy, jako jsou živiny či světlo, ve velkém prostorovém a časovém měřítku (Tilman, 1985).

##### **1.2.1.1.1. Požáry**

Lesní požáry jsou jedním ze základních procesů, které ovlivňují kompozici a strukturu vegetace (Flannigan et al. 2000). Požáry pomáhají utvářet mozaiku, strukturu a složení krajiny i lesa (Wright and Bayley, 1982) a také ovlivňují biogeochemické cykly, jako je uhlíkový cyklus (Flannigan et al. 2000). Podle Shlisky et al. (2007), jsou lesní požáry nezbytné pro obnovu lesa, odstranění hromadícího se opadu a regulace hmyzu a chorob. Intenzita požáru je definována jako množství uvolněné energie

planoucí přední stranou ohně na jednotku obvodu kružnice (kW/m) (Flannigan et al. 2005). Frekvence požárů ovlivňuje ekosystém skrze narušování či ukončování životních cyklů organismů žijících v něm (Flannigan et al. 2000). Druhy rostlin se vyrovnávají s opakujícím se požárem různými způsoby a vykazují řadu adaptací související s odolností a regenerací po požárech (Groot et al., 2013).

Počasí a klima jsou nejdůležitějšími faktory ovlivňujícími riziko požárů a tyto faktory se mění v důsledku změny klimatu způsobené člověkem (Flannigan et al. 2005). Riziko požárů silně ovlivňují čtyři faktory – počasí / klima, paliva, zápalné látky a lidská činnost (Johnson 1992). Lesní požáry, podobně jako jiné ekosystémové procesy, jsou velmi citlivé na změnu klimatu, protože riziko požáru se zvyšuje s vlhkostí okolí, která je ovlivněna srážkami, relativní vlhkostí, teplotou vzduchu a rychlostí větru (Moriondo et al. 2006). Moriondo et al. (2006) předpokládá, že zvyšující se extrémní klimatické jevy budou mít velký dopad na riziko tvořené požáry. Vliv změny klimatu na intenzitu požáru může být i sekundárním účinkem, jelikož změny intenzity požáru mohou být ovlivněny sníženou vlhkostí paliva, zvýšenou rychlostí větru, změnou na vodivější typy paliv nebo jejich kombinací (Flannigan et al. 2005).

#### **1.2.1.1.2. Vichřice**

Vichřice jsou přírodní jevy mající významný vliv na lesní porosty (Ulanova, 2000). Větrné disturbance ovlivňují lesy prostorově i časově (Ulanova, 2000). Ovlivňují je od rozsáhlých katastrofických poškození působících na úrovni krajiny až po poškození malého rozsahu působícího na úrovni jednotlivých stromů (Ulanova, 2000). Vichřice ale mohou také změnit strukturu půdy nebo se podílet na zahájení sukcese přízemní vrstvy porostu (Peterson and Carson, 1996). To potvrzuje i Jonsson (1993), který uvádí, že větrné disturbance hrají důležitou roli při zvyšování biologické rozmanitosti v lesních ekosystémech, a to ze čtyř různých aspektů. Jednak disturbance větrem zvyšují environmentální nadzemní a podzemní heterogenitu porostu, tj. mikrorelief údolí a kopců, a také zvyšuje strukturální složení přízemního lesního patra (Jonsson, 1993). Dále pak se větrné disturbance podílí na zvyšující se rozmanitosti a počtu druhů, zejména u stínu odolných raně sukcesních stádií (Jonsson, 1993). Ale také mají vliv na zvyšování stupně druhové genetické variace rostlin a genofond rostlinné populace je omlazován, neboť rostliny se množí v narušených oblastech ze semen a spór, zatímco

množení v nenarušených oblastech je převážně vegetativní (Jonsson, 1993). Genetická variabilita populace je obecně považována za důležitou pro její životaschopnost (Ulanova, 2000).

Pozitivní vliv na lesní ekosystém mohou mít i padlé stromy způsobené vichřicemi, jelikož vytváří prostor pro světlo v korunách stromů, ale také mohou být zásobárnou živin pro přízemní patro lesa (Jonsson, 1993).

#### **1.2.1.1.3. Hmyzí disturbance**

Ve všech lesních biomech hraje hmyz klíčovou roli ve fungování ekosystému, jako například cyklus uhlíku, živin, rozklad biomasy či tok energie (Haack and Byler, 1993). Hmyzí disturbance jsou jedním z nejdůležitějších přírodních disturbancí v některých zemích jako je například Kanada (Zhang et al. 2014). Podle Candau and Fleming (2011), jsou disturbance způsobené hmyzem spojeny se sníženým růstem a zvýšenou úmrtností stromů, ale také jsou v přímé interakci s dalšími typy disturbancí jako například požáry či vichřice. Přemnožení hmyzu a jejich ničivé dopady na lesy, jsou spojené například i s defoliací (Wermelinger, 2004). Trvalá defoliace vede k úmrtí stromu (Zhang et al. 2014). Fleming et al. (2002) uvádí, že na přemnožení hmyzu mají vliv klimatické změny. To potvrzuje i Mattson and Haack (1987), který uvádí, že porost je mimo jiné ovlivňován i sezónními srážkami a teplotami a může být zranitelnější vůči napadení hmyzem, pokud se nevyskytují optimální klimatické podmínky. V Euroasii se řadí mezi nejvýznamnější hmyzí škůdce smrkových porostů lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) (Waring and Running, 2007). Příkladem masivních přemnoženích lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) v České republice je například Šumava, kterou gradace lýkožrouta zasáhla několikrát (Skuhřavý, 2002). K masivnímu přemnožení na Šumavě došlo například již mezi lety 1833 až 1839, také v letech 1868–1870 bylo zaznamenáno masivní přemnožení (Müllerová et al. 2017) i v roce 1984. Mezi poslední masivní přemnožení patří roky 2008, kdy bylo napadeno cca 240 tisíc m<sup>3</sup> smrkových porostů (Jonášová, 2013) a také rok 2010 znamenal další nárůst objemu kůrovcového dříví, a to v zásahovém i bezzásahovém území (Zahradník, 2011).

#### **1.2.1.1.4. Antropogenní vlivy**

Antropogenní vlivy na lesní ekosystém jsou stále více považovány za procesy s významnými dlouhodobými důsledky pro biogeochemické cykly a vegetační strukturu (Gimmi et al. 2008). Podle Foster et al. (2003) jsou lidské zásahy čím dál více řazeny mezi procesy, které mají dlouhodobý dopad na vegetaci a krajinu, jelikož prokazatelně ovlivňují například cyklus uhlíku či dusíku.

#### **1.2.1.1.5. Umělé zásahy**

Umělé pěstební zásahy spojené s výsadbou semenáčků, vysoce ovlivňují vývoj lesního ekosystému (Kubčák et al. 2005). Podle Kubčák et al. 2005 je velkým zásahem do lesního ekosystému těžba, jenž se provádí převážně tzv. holosečným způsobem. Holoseče mají za následek zvýšení denní teplotní amplitudy přes den v letním období (Hais and Kučera, 2008). Takovéto půdy dosahují vyšších teplotních maxim, v porovnání s plochami ponechanými samostatnému vývoji, protože je zde vyšší míra dopadajícího slunečního záření (Hais and Kučera, 2008). Také významně ovlivňují hydrologické podmínky půdy. Rozrušené půdy bez vegetace špatně vážou vodu a za současného působení vyšších teplot dochází k vyšším odtokům vody z půdy (Chen et al. 1993).

Velkým negativem těžby dřevní hmoty je ochuzování celého ekosystému o živiny, jejichž nedostatek je zásadní v dalším vývoji lesa (Svoboda, 2007). Asanací lesa těžkými dřevozpracujícími stroji dochází k rozrušení povrchové vrstvy půdy a poničení ostatní vegetace, především bylinného patra, čímž se půda stává náchylnější k erozi (Berli et al. 2004).

### **1.2.2. Dlouhodobé stresory**

#### **1.2.2.1. Acidifikace**

Mezi škodlivé účinky kyselé depozice na suchozemské ekosystémy patří acidifikace půd a povrchových vod (Palmer et al. 2004), ztráta bazických kationtů (Adams et al. 2000) a mobilizace kovů (Larssen et al. 1999). Reakce výměny kationtů půdy, zejména reakce zahrnující Ca a Mg, jsou zpočátku zapojeny do neutralizace účinků kyselého ukládání (Ohno et al. 2007). Přemístěné základní kationty jsou buď biologicky

imobilizovány nebo vyluhovány zeminami do podzemních a povrchových vod pomocí mobilních aniontů, jako je  $\text{NO}_3^-$  nebo  $\text{SO}_4^{2-}$ , které slouží k udržení elektrické neutrality (Bergkvist and Folkesson, 1992). Chronické ukládání kyseliny může vést k počátečním urychleným ztrátám kationtových bází a ke snížení absolutní ztráty bazických kationtů, následované snižováním pH půdy a mobilizací Al a Fe, jelikož se v půdě aktivují postupné neutralizační procesy kyselin (Norton et al. 2004). To potvrzuje i Sprent (1987), který tvrdí, že během acidifikace dochází ke snižování pH a snižování kapacity neutralizace půdních kyselin.

Lesy se zvýšenou citlivostí vůči kyselým depozicím mají obvykle krystalické podloží a nízké základní nasycení půdy (Šantrůčková et al. 2007). Vystavují se tak zrychlenému účinku okyselování půdy atmosférickými depozicemi (Šantrůčková et al. 2007). Kyselé depozice mají za následek rychlý pokles pH a zvýšení koncentrace volného kationtu hliníku v půdě, který působí na kořeny, a tím dochází ke snižování jejich schopnosti přijímat živiny kořenovým vlášením (Šantrůčková et al. 2007). Jehličnaté stromy jsou těmito škodlivinami nejvíce postiženy v oblasti jehlic, kterým imise rozkládají voskovou vrstvu a ovlivňují průduchy (Skuhrový, 2002). V tzv. černém trojúhelníku, který se nachází na hranicích mezi Německem, Českou republikou a Polskem, se nejvíce projevuje pokles smrkových lesů s typickými příznaky jako je ztráta jehlic a chloróza (Šantrůčková et al. 2007). Podle Lorz et al. (2003) byla acidifikace v oblasti „černého trojúhelníku“ způsobena ukládáním okyselujících sloučenin antropogenního původu.

#### **1.2.2.2. Klimatické změny – sucho**

Lesy jsou obzvláště citlivé na klimatické odchylky, neboť dlouhá životnost stromů neumožňuje rychlé přizpůsobení se změnám životního prostředí (Lindner et al. 2010). Změna klimatu je spojena s mnoha faktory ovlivňujícími lesní ekosystémy, které mohou působit samostatně nebo v kombinaci (Lindner et al. 2010). Mezi tyto faktory se mohou řadit faktory biotické (frekvence a důsledky šíření chorob a škůdců) a abiotické (frekvence a intenzita požárů či silných větrů a vichřic), které mají významné následky na lesní ekosystémy (Lindner et al. 2010).

Sucho je uváděno jako abiotický škodlivý činitel, který negativně ovlivňuje fyziologický stav dřevin a napomáhá kolonizaci biotických škůdců (Brázdil et al. 2015).

Nadezhdina et al. (2014) tvrdí, že nepříznivé podmínky spojené s nedostatkem vody mohou vést ke ztrátě obranyschopnosti stromu, a to usnadňuje napadení stromu hmyzími škůdci či plísněmi. Sucho přímo ovlivňuje řídicí faktory lesního porostu, také je příčinou změn v přirozené sukcesi lesa (Spiecker, 2000) a podílí se na úmrtnosti dřevin a poklesu růstu stromů (Brázdil et al. 2015). Studie Matějka et al. (2002) potvrdila, že u smrkové monokultury rostoucí na suché půdě je výrazně nižší transpirace než u porostu rostoucích na půdách s dostatkem vlhkosti. Nedostatek vlhkosti v horních vrstvách půdy se projevuje sníženou transpirací více u smrkových porostů, než u jiných porostů jako například olše či bříza, a to z důvodů fyziologických odlišností a rozdílné vertikální distribuce kořenů (Brázdil et al. 2015). Smrkové porosty se vyznačují mělkým kořenovým systémem, a proto jsou na sucho více citlivé, jelikož nedokážou dosáhnout na zdroje vody v hlubších vrstvách půdy (Nadezhdina et al. 2014).

Sucho způsobuje u porostu smrku sled negativních jevů jako je například potlačený výškový nárůst a průměr kmene, redukováná délka jehlic, defoliace porostu, žloutnutí jehlic či zhoršená celková vitalita (Palátová, 2004). Sucho se ve většině případů u smrku jeví výrazně větším problémem než zvýšený obsah dusíku v půdě (Palátová, 2004). Sucho vytváří vhodné podmínky pro šíření požárů (Kula a Jankovská, 2013). Brázdil et al. (2015) uvádí, že změny klimatu spojené s frekvencí a intenzitou suchých období vedou ke zvýšení rizika četnosti požárů. Změny klimatu mají také vliv i na fotosyntézu, druhovou skladbu lesů a vegetační stupňovitost (Brázdil et al. 2015).

### **1.3. Odolnost a vitalita smrku**

#### **1.3.1. Individuální obrana stromu vůči podkornímu hmyzu**

U jehličnanů se vyvíjí anatomická a chemická obrana, která je velmi důležitá a také mimo jiné pomáhá chránit proti škůdcům (Wermelinger, 2004). Zásadní je ochrana funkcí vodivých pletiv bohatých na živiny a energii, životně důležitou meristemickou oblast vaskulárního kambia a transpirační proud ve dřevě (Christiansen et al. 1999).

Základní obrannou strategií je konstitutivní obrana, do které se zahrnuje tloušťka borky a vlastnosti sklerenchymu (Krajnc, 2009).

Další ochranou je trvale indukovaná obrana, kam se řadí druhotné metabolity jako jsou terpeny či fenologické látky (Krajnc, 2009). Sekundární pryskyřice se v některých

případech označuje za více fungistickou (odolnější proti rozvoji hub) než předem vytvořená pryskyřice (Solheim, 1991) pravděpodobně proto, že obsahuje další fenoly a taniny produkované phloem-parenchymovými buňkami, případně epiteliálními buňkami (Franceschi et al. 1998). Konstitutivní a indukovaná obrana mohou společně odrazit invazi škůdců jako jsou brouci či houby (Christiansen et al. 1999). Pokud však dojde k úspěšnému napadení stromu škůdcem, dochází k třetí obranné strategii stromu, a to k systémové indukované obraně (Christiansen et al. 1999). Tato obrana obsahuje kyselinu salicylovou, kyselinu jasmínovou, ethylen, peroxid vodíku a také peroxidové radikály, které jsou schopné vyvolat projevy mnoha genů pro obranné účely (Hayat et al. 2007). Systémová indukovaná obrana postupně proniká do celého stromu a poskytuje tak změnu systému celého metabolismu stromu (Rohde et al. 1996). Široká škála obranných mechanismů, které přispívají ke vzniku systémové indukované obrany, zahrnuje také syntézu antioxidantů a aktivaci antioxidantních enzymů (Lamb and Dixon, 1997). Antioxidantní obranný systém je obecně spojen s působením reaktivních druhů kyslíku a je určen velikostí zásob antioxidantů (Foyer and Rennenberg, 2000).

Smrk ztepilý obsahuje systém pryskyřičných kanálků, které hrají důležitou roli ve vývoji a zachování zvýšené odolnosti (Christiansen et al. 1987). Pokud dojde k poškození či infekci lýka, vzniká hypersenzitivní odpověď (Raffa, 1991). Reakcí je cílená akumulace pryskyřice a dalších obranných chemických látek v buňkách, které obklopí místo napadení (Raffa, 1991). Tok pryskyřice zabrání pronikání škůdců do kůry a může dojít až k jejich usmrcení (Miller and Keen, 1960). To je způsobeno tak, že se uvolní velké množství pryskyřice z pryskyřičných kanálků a dojde k zalití chodeb vytvořených škůdci (Miller and Keen, 1960). Množství uvolněné pryskyřice je závislé především na zásobní kapacitě kanálkového systému, ale i na viskozitě pryskyřice (Hodges and Lorio, 1971). Také záleží na sezóně, kdy se pryskyřice tvoří na vnějších částech letokruhů (Reid and Watson, 1966). Kriticky důležitý je čas, kdy se formují pryskyřičné kanálky (Lorio, 1986). Bez ohledu na systém obrany, který je použit, je zapotřebí značné množství energetických výdajů pro účinnou obranu (Matson and Hain, 1985).

### **1.3.2. Mykorrhiza**

Mykorrhiza je vzájemná symbióza mezi houbou a kořenem rostliny, kdy jsou mezi houbou a rostlinou vyměňovány živiny za rostlinné asimiláty (Smith and Read, 2008). Tato síť je považována za ekologicky a evolučně velice významnou, díky pozitivním

vlivům na fitness rostlin a hub (Babikova et al. 2013). Rostliny mají tendenci tvořit symbiózu s různorodým spektrem druhů hub, a stejně tak i některé houby jsou schopné kolonizovat rostliny různých druhů (Lang et al. 2011). Mají tedy široký rozsah hostitelských druhů (Lang et al. 2011). Mezi houbami se však nachází specialisté vyskytující se výhradně na jednom hostiteli (Lang et al. 2011). Rostlinné druhy vykazují jakousi věrnost specifickým třídám mykorhizních hub a celé ekosystémy často ovládají jedna nebo druhá třída (Smith and Read, 2008). Zdánlivě všudypřítomnou třídou jsou arbuskulární mykorhizní houby, jež vytvářejí arbuskuly a někdy vezikuly v kořenových buňkách hostitelů (Smith and Read, 2008). Další významnou třídou jsou ektomykorhizní houby, které jsou také široce rozšířené a hojné (Peterson et al. 2004).

Vzájemný vztah mezi houbami a hostitelskými rostlinami je obvykle difúzní, což umožňuje tvorbu mykorhizní soustavy (Song et al. 2010). Houby dokážou vytvořit obrovský rozsah mycelií v půdě (Song et al. 2010). Mykorhizní houby mohou spouštět signály, které se šíří skrze rostlinu a způsobují biochemické změny, a ty mají vliv na růst, výživu, indukované obranné mechanismy a vitalitu hostitele (Whipps, 2004). Ukázalo se, že tato rezistence se pohybuje od kořenů až po výhonky stromů a zvyšuje odolnost jehlic například proti *B. cinerea* (Lehr et al. 2007).

Podle Simard et al. (2012) může díky mykorhizní síti rostlina bohatá na živiny sloužit jako dárce či zdroj pro sousední rostlinu chudou na živiny. Tento přenos živin či uhlíku na dlouhé vzdálenosti nejspíše probíhá prostřednictvím hromadného toku, který je poháněn gradientem zdroj-sink (Simard et al. 2012).



## 2. Studie

### 2.1. Úvod

Krajina a její dynamika je silně ovlivňována biotickými a abiotickými interakcemi, které vedou ke změnám ve struktuře a funkci ekologických systémů (Forman & Godron, 1986). Łaska (2001) popisuje disturbance jako běžně vyskytující se jevy v přírodě, které významně ovlivňují dynamiku vegetace a rostlinných populací. Mezi jednu z hlavních biotických disturbancí ohrožující porosty smrku ztepilého je řazen lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) (Pasztor et al. 2014). Také podle Christiansen and Bakke (1988) je lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.) jedna z nejhorších biotických hrozeb pro smrkové porosty v Evropě. Lýkožrout smrkový (*Ips typographus* L.), stejně jako většina ostatního podkorního hmyzu, primárně vyhledává slábnoucí nebo jinak narušené porosty, jelikož poskytuje ideální podmínky pro jeho rozmnožování a vývin (Waring and Running, 2007). Jakuš (1998) popisuje lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.) jako faktor, který si vybírá méně životaschopné, nějakým způsobem znevýhodněné a v přirozených podmínkách méně přizpůsobivé jedince. Během masivního přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.) dochází k napadení i zdravých smrkových porostů na relativně velkých plochách (Jakuš et al. 2011). Přesto ale existují v porostu jedinci, kteří dokážou v postižených oblastech přežít gradaci lýkožrouta smrkového (Jakuš et al. 2011). Přežití stromů po narušení lýkožroutem je ovlivněno řadou faktorů a environmentálních proměnných. Tato studie se zabývá tím, jaké vybrané faktory včetně jejich kombinací a jak ovlivňují přežití stromů v podmínkách gradace lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.).

### 2.2. Cíle a hypotézy

**Cíl práce:** Hodnocení vlivu environmentálních faktorů na zvýšení pravděpodobnosti přežití smrku ztepilého v prostředí gradace lýkožrouta smrkového.

**Hypotéza 1.:** Existují proměnné zvyšující pravděpodobnost přežití smrkového porostu v podmínkách kůrovcové gradace.

**Hypotéza 2.:** Fragmenty přežívajících smrčín vznikají náhodně a jsou chráněny okolním odumřelým lesem.

## 2.3. Metodika

### 2.3.1. Charakteristika zájmového území

Zájmové území této studie se nachází v centrální části Šumavy v oblasti Březníku v nadmořské výšce 1100–1200 m.n.m., která spadá do katastrálního území Filipova Hut' obce Modrava. Toto území je tvořeno na severu hranicí linie Medvědí-Studená hora, na východě Velkou a Malou Mokrůvkou, na jihu je území odděleno státní hranicí a západní část území je oddělena horou Roklan. Na území se nachází soutok Luzenského a Březnického potoka, který dává vzniknou Modravskému potoku, který společně s Roklanským, Filipovským a Javořího potokem vytváří řeku Vydru. Území se nachází v 7. a 8. lesním vegetačním stupni, které odpovídá pásnu přirozených horských smrčín (*Picea Abies*), které v této oblasti převažují (Hladilin, 1996). V lesním porostu nalezneme i zástupce buku lesního (*Fagus Sylvaticae*), břízy pýřité (*Betula pubescens*), jedle bělokoré (*Abies albe*), ale také jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*). V bylinném patře převládají traviny (např. *Avenella flexuosa*) a mechy (*Sphagnum sp.*) s příměsí brusnice borůvky (*Vaccinium sp.*) Na tomto území najdeme primární i sekundární bezlesí a nachází se zde i celá řada rašelinišť jako například Rokytská slat', Roklanská slat' či Rybářenská slat', jelikož se jedná o velmi chladné a vlhké údolí.

Podloží zájmového území odpovídá půdním typům podzolu a kambiozolu a je typické rulami a granodiority (Chábera, 1987).

Klíma zájmové oblasti v rámci Šumavy je charakteristické nejvyššími úhrny srážek, zejména Březník má roční srážkový úhrn až 1552 mm a průměrnou teplotu 4 °C (Strnad, 2003). Zima na tomto území je dlouhá a chladná. Letní období je typicky krátké, chladné a vlhké (Quit, 1971).

Oblast zájmového území byla v minulosti postižena gradací lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.), která dosáhla vrcholu na přelomu 20. a 21. století. Vlivem přemnožení lýkožrouta smrkového (*Ips typographus* L.), došlo k silnému rozpadu horských smrčín v oblasti zájmového území. Na zasaženém území byly aplikovány dva typy managementu – zásahový a bezzásahový. Za bezzásahové oblasti byla určena jádrová území, která jsou významná. Bezzásahové oblasti v mém zájmovém území zásadně převažovaly. Ostatní zasažené oblasti území Šumavy byly označeny za zásahovou zónu a byly na nich prováděny lesnická asanace, spojené s těžbou, která má negativní vliv na lesní půdu, jelikož dochází k jejímu narušování a utužování (Gartzia-Bengoetxea et al. 2009).

### 2.3.2. Popis environmentálních proměnných

V mé diplomové práci jsem pracovala s celkem 13 environmentálními proměnnými. Jednalo se o data stupňů přirozenosti lesa podle Matějka, K. (2014): Hodnocení Přirozenosti Lesů NP Šumava, která byla stanovena podle toho, jak místní dřevinná skladba odpovídá potenciálnímu zastoupení druhů dřevin. Poté data edafických kategorií (11 kategorií), které byly získány z FMI database ([www.uhul.cz](http://www.uhul.cz)). Dalšími environmentálními proměnnými byly data množství solární radiace za vegetační období vypočtena z digitálního modelu reliéfu čtvrté generace (DMT 4G) ( $\text{Wh/m}^2$ ) ([www.cuzk.cz](http://www.cuzk.cz)). Z tohoto modelu byla odvozena další použitá proměnná, a to data nadmořské výšky. Mezi další proměnné patří data půdní vlhkosti získána na základě vegetačního mapování (Iva Bufková - 2006), vlhkost dle geologické mapy (vzdálenost k říčním sedimentům), data typů geologického podloží dle geologické mapy. Dále pak byla použita data směrnice získané ze série družicových snímků LANDSAT před napadením získané z družicových dat Landsat před napadením porostu lýkožroutem – digitální model terénu čtvrté generace získaný od ČÚZK. Jako další environmentální proměnné byla použita data vzdálenosti k nejbližší otevřené porostní stěně vzdálenost k staré pasece (r. 1991 – vegetační kryt, data zpracována z leteckého snímku) a vzdálenost k mladé pasece (r. 1991 – bez vegetačního krytu), data vzdálenosti k přirozeným okrajům, která zahrnovala přirozené bezlesí a rašeliniště, data vzdálenosti k nejbližším cestám a vzdálenosti k ostatním okrajům lesa, jako jsou například kamenité bloky. Data zahrnující mladou paseku, starou paseku a přirozené okraje byla získána z leteckých snímků a klasifikována v programu ArcGIS do výše zmíněných kategorií. Staré paseky byly definovány jako pozůstatky či fragmenty již částečně zarostlé a vytvořené před rokem 1991. Mladé paseky byly definovány jako paseky vzniklé během kůrovcové kalamity po roce 1991. Za pomoci leteckých snímků byly rozpoznány a klasifikovány přirozené okraje lesa zahrnující přirozené bezlesí a rašeliniště.

Data živého a mrtvého lesa byla získána zpracováním v programu ArcGIS a použita v analýzách jako vysvětlovaná proměnná.

Tab.1: Seznam použitých environmentálních proměnných.

Název a popis proměnné	Zkratka	Jednotky	Zdroj dat
<i>Struktura lesa</i>			
data živého a uschlého lesa	ZL_UL	2 třídy	Iva Bufková (2006) – vegetační mapování
stupně přirozenosti	stupne_M	6 tříd	Matějka, K. (2014): Hodnocení Přirozenosti Lesů NP Šumava
vzdálenost k nejbližší otevřené porostní stěně: stará paseka	dist_stara_paseka	(m)	GIS – letecký snímek
vzdálenost k nejbližší otevřené porostní stěně: mladá paseka	dist_mlada_paseka	(m)	GIS – letecký snímek
vzdálenost k přirozeným okrajům (přirozené bezlesí a rašeliniště)	dist_priroz_okraje	(m)	GIS – letecký snímek
vzdálenost k ostatním okrajům lesa (např. kamenité bloky)	dist_ostatni	(m)	GIS – letecký snímek
vzdálenost k nejbližším cestám	dist_cesta	(m)	GIS – letecký snímek
<i>Topografie a klima</i>			
solární radiace za vegetační období	ASRveg_4G	Wh/m2	DMR 4G (ČÚZK)
nadmořská výška	DEM_4G_UTM	(M)	DMR 4G (ČÚZK)
<i>Pedologie a geologie</i>			
půdní vlhkost	vlhkost_Bufkova	2 třídy	Iva Bufková (2006) – vegetační mapování
typy geologického podloží	geol_mapa	(m)	Geologická mapa
vlhkost dle geologické mapa	geolog_mapa_7_8_vzdalenosti	(m)	Geologická mapa (říční sedimenty)
edafické kategorie	edaficke_k	11 tříd	FMI databáze
<i>Lesní podmínky před disturbancí</i>			
směrnice regresních přímek indexu Wetness	wet_sklony	bez jednotky	Hais et al. 2014 - spektrální trajektorie snímků Landsat

Tab. 2.: Třídy edafických kategorií.

Edafická kategorie	Hrubá charakteristika prostředí	Ekologická řada
1.	kyselé podloží, acidofilní a acidotolerantní klimaxové dřeviny	Kyselá – klimaxová, oligotrofní druhy bylinného patra
2.	prameniště, deluvia, tekoucí podzemní voda	Vodou obohacena (jasanová) - trvale syčená okysličenou vodou
3.	pseudogleje chudé	Oglejená – střídavě zamokřované půdy
4.	pseudogleje kyselé	Oglejená – střídavě zamokřované půdy
5.	rašelinová ekologická třída	Přechodná a zvýšená rašeliniště
6.	chudší kamenité svahy, hřebeny (nevyvinuté hnědozemě)	Kyselá – klimaxová, oligotrofní druhy bylinného patra
7.	chudé balvanité sutě	Extrémní – vzrůstově zakrslé lesy půdoochranné
8.	středně bohaté gleje	Podmáčená – trvale zamokřené půdy
9.	chudý rašelinný glej, omezený vzrůst dřevin	Podmáčená – trvale zamokřené půdy

### 2.3.3. Popis metody

V dílčím hodnocení týkající se zjišťování prostorové analýzy vzdálenosti živého a mrtvého lesa k různým typům okrajů porostu, jsem pracovala s daty živého a mrtvého lesa a dále s daty vzdálenosti k mladé pasece, vzdálenosti ke staré pasece a vzdálenosti k přirozenému bezlesí včetně rašelinišť. V programu Statistica jsem pomocí metody analýzy variance (ANOVA) vytvořila 3 analýzy, které jsou vizualizovány v grafech obr 1., 2., 3.

Pro analýzu vlivu vybraných environmentálních proměnných na pravděpodobnost přežívání smrku ztepilého pomocí logistické regrese jsem veškerá data environmentálních proměnných vybrala a zpracovala v programu ArcGIS pro naše zájmové území oblasti Březníku. Z programu ArcGIS jsem získala tabulku s daty environmentálních proměnných, kterou jsem dále používala. Tuto tabulku jsem dále analyzovala v programu R (R Core Team, 2019), kde jsem zkatégorizovala data stupňů přirozenosti, půdní vlhkosti, edafických kategorií a typy geologického podloží. Poté jsem pak zlogaritmovala data nadmořské výšky a solární radiace. S takto upravenými daty environmentálních proměnných jsem dále pracovala v programu R, kde jsem vytvořila náhodný výběr pro 3 000 dat z celkových 9 323 dat, abych se vyhnula případné korelaci. Definovala jsem výchozí (nulový) GLM model. Následně jsem

pomocí AIC kritéria získala pořadí environmentálních proměnných. Vytvořila jsem celkem 9 GLM modelů, do kterých jsem postupně přidávala jednotlivé proměnné podle pořadí AIC kritéria. Začala jsem s modelem pouze s jednou vysvětlující proměnnou – tou, která dosáhla nejlepších výsledků na základě AIC kritéria. Těchto 9 GLM modelů jsem nakonec porovnála funkcí ANOVA. Získala jsem tabulku, která zobrazovala celkový rozdíl mezi modely včetně kombinací proměnných, které nejvíce ovlivňují pravděpodobnost přežití smrkového porostu včetně jejich průkaznosti.

Další analýzou mé diplomové práce bylo spočítání vysvětlené variability environmentálních proměnných během postupného výběru. Použila jsem data náhodného výběru pro 3 000 dat z předchozí analýzy. V programu R jsem znovu definovala výchozí (nulový) model. Následně jsem provedla funkci *Forward selection*, která začala počítat se všemi vysvětlujícími proměnnými a postupně odebírala nejméně významné proměnné. Tato funkce vysvětlila vzájemnou korelaci environmentálních proměnných a vyšla průkazně. Poté jsem provedla funkce ANOVA, do které byl přidán parametr *test="Chisq"*. Získala jsem tabulku deviancí. Z této tabulky jsem spočítala část variability, kterou vysvětlují jednotlivé environmentální proměnné v závislosti na ostatních. Část variability jsem spočítala pomocí klasického koeficientu determinace  $R^2$ .  $R^2$  udává podíl variability závislé proměnné vysvětlenou nezávislou proměnnou. Tento podíl spočítal tu část variability, kterou vysvětlují jednotlivé proměnné v závislosti na ostatních. Nakonec jsem výsledné čísla převedla na procenta.

Další analýzou mé diplomové práce bylo opět spočítání vysvětlené variability environmentálních proměnných tentokrát ovšem na sobě nezávislých. V programu R jsem znovu provedla postupný výběr environmentálních proměnných. Opět jsem definovala výchozí (nulový) model a následně provedla výběr pomocí funkce *add1*. Ta porovnává alternativní modely pomocí kritéria úspornosti modelu (*model parsimony*), tzv. AIC (*Akaike information criterion*). Z výsledné tabulky funkce *add1* jsem dopočítala koeficient determinace  $R^2$  – množství vysvětlené variability pro jednotlivé proměnné. Tím jsem získala celkovou variability, kterou vysvětlí jednotlivá proměnná sama o sobě bez ohledu na ostatní proměnné.

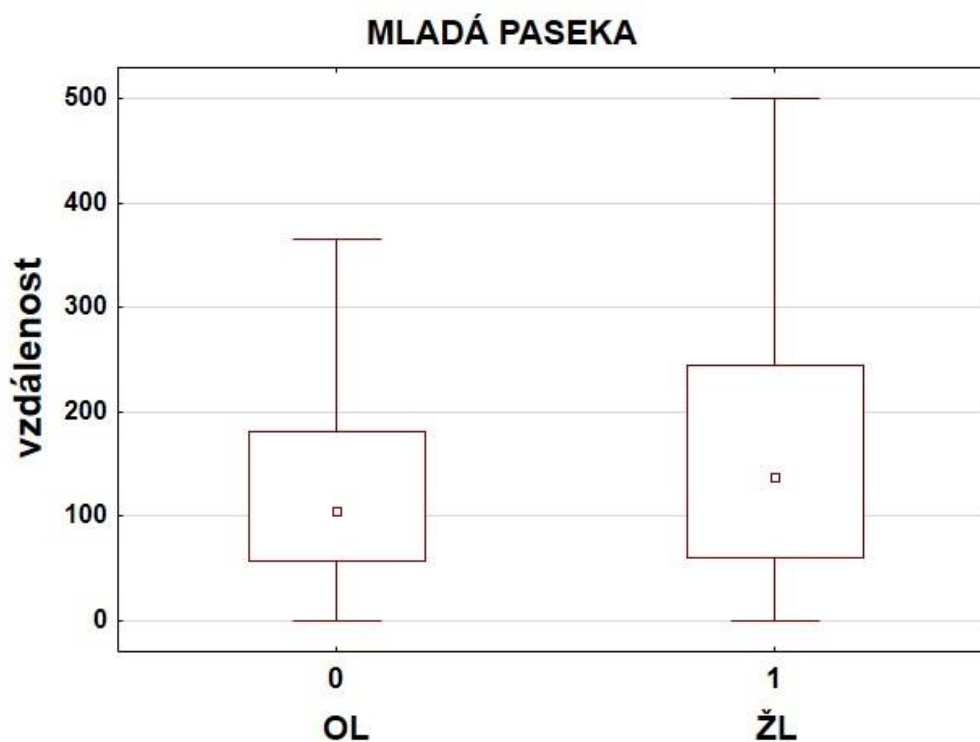
Nakonec jsem v programu R provedla funkce *summary(glm.aic)*, ze které byla získána tabulka zobrazující směrnice regresních přímk pro vybrané environmentálních

proměnné. Tím jsem získala přehled o vlivu jednotlivých environmentálních proměnných.

## 2.4. Výsledky

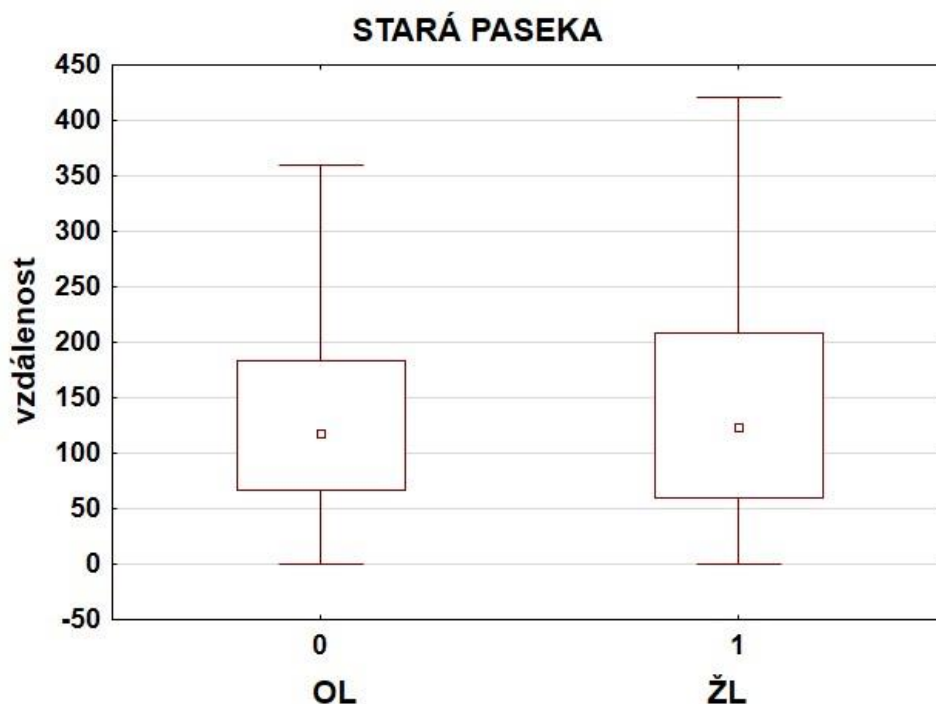
### 2.4.1. Dílčí studie: Hodnocení vzdálenosti živého a mrtvého lesa k různým typům okrajů porostu

Při výběru proměnných do celkového modelu logistické regrese jsem prováděla dílčí analýzy, zda mohou mít proměnné potenciálně vliv na pravděpodobnost přežití porostu, a zda není potřeba je modifikovat. Rozhodla jsem se hodnotit vliv vzdálenosti živého a mrtvého lesa k různým typům okrajů porostu. Z grafu (Obr. 1) vyplývá, že odumřelé lesy se vyskytovaly v menší vzdálenosti k mladým pasekám než porosty, které byly v roce 2000 ještě živé. To koresponduje s předpokladem, že mladé paseky obsahují otevřené porostní stěny, které mohou usnadňovat napadení porostů lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*). Oproti tomu živý les nijak zvláště nereagoval, jelikož jeho vzdálenosti k mladým pasekám byly různé. Les k nim tedy neměl žádnou preferenci. Z testování metodou analýzy variance  $F = 103,25$ ,  $p = 0,0000$  vyšlo hodnocení statisticky průkazné. Lze tedy říci, že otevřené porostní stěny snižují pravděpodobnost přežívání smrku ztepilého (*Picea abies*).



Obr. 1: Vzdálenost mladé paseky k odumřelému a živému lesu.

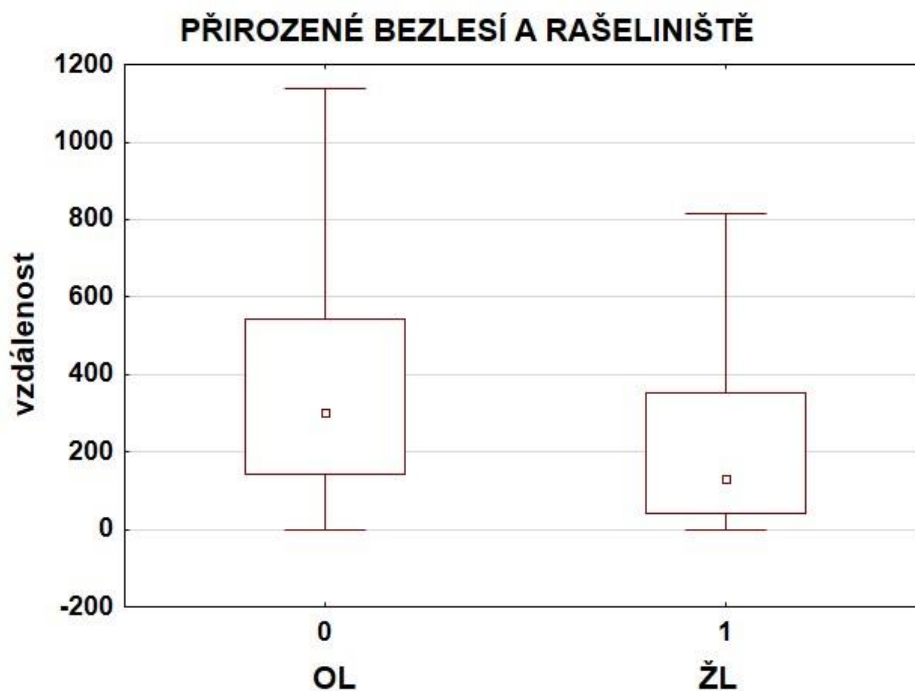
Oproti tomu z grafu (Obr. 2) je zřejmé, že hodnocení vzdálenosti staré paseky k živému a odumřelému lesu vyšlo neprůkazně:  $F = 2,6982$ ,  $p = 0,1$ . Výsledek není signifikantní, jelikož u staré paseky pravděpodobně došlo již k postupnému zapojení porostních stěn.



Obr. 2: Vzdálenost staré paseky k odumřelému a živému lesu.

Graf (Obr. 3) znázorňuje vzdálenost přirozených okrajů, tedy přirozeného bezlesí a rašeliniště, k odumřelému a živému lesu. Z výsledků  $F = 208,59$ ,  $p = 0,0000$  lze vyčíst, že hodnocení vyšlo průkazně. Živý les se vyskytoval v kratších vzdálenostech k přirozenému bezlesí či rašeliništi představující zamokřené oblasti. To se silně podílí na pravděpodobnost přežití lesa. Z výsledků hodnocení tak lze říct, že přirozené okraje zvyšují pravděpodobnost přežívání porostu.





Obr. 3: Vzdálenost přirozených okrajů k odumřelému a živému lesu.

#### 2.4.2. Logistická regrese vlivu vybraných environmentálních proměnných na pravděpodobnost přežívání smrku

Tabulka č. 3 zobrazující celkem 6 GLM modelů prezentuje výsledky logistické regrese vlivu vybraných environmentálních proměnných na pravděpodobnost přežívání smrku. Každý z prezentovaných modelů se skládá z určitého počtu faktorů uvedených v pořadí, jak jsem je postupně přidávala do modelu. Postupné přidávání bylo založeno na AIC kritériu. Z tabulky č. 3 lze vyčíst, že jako nejdůležitější environmentální proměnné ovlivňující přežívání smrkových porostů vyšly proměnné obsažené v GLM modelu č. 6. Jedná se kombinaci proměnných edafické kategorie – stupně přirozenosti lesa – solární radiace za vegetační období – vzdálenost k mladé pasece – nadmořská výška – vzdálenost k cestám. U GLM modelů č. 7 a č. 9, které obsahovaly navíc proměnné vzdálenosti k ostatním okrajům lesa, vzdálenosti k přirozeným okrajům lesa a vlhkost dle geologické mapy, vyšla slabší průkaznost. GLM model č. 8 průkazně nevyšel.

Tab. 3: Tabulka GLM modelů.

Číslo modelu	Environmentální proměny									p
1.	edaficke _k									***
2.	edaficke _k	stupne _M								***
3.	edaficke _k	stupne _M	ASRveg _4G							***
4.	edaficke _k	stupne _M	ASRveg _4G	dist_ mlada _pase ka						***
5.	edaficke _k	stupne _M	ASRveg _4G	dist_ mlada _pase ka	DEM_ 4G_U TM					***
6.	edaficke _k	stupne _M	ASRveg _4G	dist_ mlada _pase ka	DEM_ 4G_U TM	dist_ cest a				***
7.	edaficke _k	stupne _M	ASRveg _4G	dist_ mlada _pase ka	DEM_ 4G_U TM	dist_ cest a	dist_ ostat ni			*
8.	edaficke _k	stupne _M	ASRveg_ 4G	dist_ mlada _pase ka	DEM_ 4G_U TM	dist_ cest a	dist_ ostat ni	dist_ priro z_ok raje		
9.	edaficke _k	stupne _M	ASRveg_ 4G	dist_ mlada _pase ka	DEM_ 4G_U TM	dist_ cest a	dist_ ostat ni	dist_ priro z_ok raje	geolog_ mapa_7 _8_vzda lenosti	*

### 2.4.3. Vysvětlená variabilita environmentálních proměnných při postupném výběru

Tabulka č. 4 zobrazuje procenta vysvětlené variability, která byla spočítána u environmentálních proměnných během postupného výběru *Forward selection*. Z tabulky lze vyčíst, že největší variabilitu z vybraných proměnných vysvětluje proměnná edafické kategorie. V převodu  $R^2$  na procenta je zřejmé, že edafické kategorie

vysvětlují 11 % variability. Tyto procenta představují celkovou hodnotu vysvětlené variability pro všechny třídy edafických kategorií. Dalšími proměnnými, které následovaly, byly solární radiace za vegetační období a stupně přirozenosti, které vysvětlily 4% variability. Nejméně variability vysvětlily v závislosti na ostatních stupně přirozenosti a směrnice regresních přímk indexu Wetness.

Tab. 4: Vysvětlená variabilita environmentálních proměnných při postupném výběru.

Vybraná proměnná	Název vybrané proměnné	Procento vysvětlené variability (R <sup>2</sup> )	Pr (> Chi)
edafické_k	edafické kategorie	11 %	p <0,005 ***
ASRveg_4G	solární radiace za vegetační období	4 %	p <0,005 ***
stupne_M	stupně přirozenosti	4 %	p <0,005 ***
dist_cesta	vzdálenost k nejbližším cestám	3 %	p <0,005 ***
geolog_mapa_7_8_vzdalenosti	vlhkost dle geologické mapa	2 %	p <0,005 ***
dist_mlada_paseka	vzdálenost k nejbližší mladé pasece	2 %	p <0,005 ***
dist_ostatni	vzdálenost k ostatním okrajům lesa	0,5 %	p <0,005 *
DEM_4G_UTM	nadmořská výška	0,3 %	p <0,05
dist_stara_paseka	vzdálenost k nejbližší staré pasece	0,4 %	p <0,005 *
wet_sklony	směrnice regresních přímk indexu Wetness	0,2 %	p <0,5

#### 2.4.4. Vysvětlená variabilita environmentálních proměnných na sobě nezávislých

V tabulce č. 5 jsou zobrazena vypočítaná procenta celkové variability, kterou vysvětlují jednotlivé environmentální proměnné samy o sobě, nezávisle na ostatních proměnných. Z výsledků vyplývá, že environmentálních proměnná, která se nejvíce podílí na přežití smrkových porostů, je proměnná edafických kategorií, která vysvětluje 11,7 % celkové variability. Výsledky tohoto hodnocení však také ukazují, že nejsilnějším faktorem, který hraje důležitou roli v přežití porostu je vlhkost, jelikož první tři proměnné vysvětlující nejvíce variability představují vlhkostní data. Z tabulky

lze vidět, že se liší výsledné proměnné oproti proměnným v předchozím hodnocení vysvětlujícím variabilitu environmentálních proměnných na sobě závislých. Je to nejspíše z toho důvodu, že jsou proměnné korelovány.

Tab. 5: Vysvětlená variabilita environmentálních proměnných na sobě nezávislých.

<b>Environmentální proměnná</b>	<b>Název vybraných proměnných</b>	<b>Procento vysvětlené variability (R<sup>2</sup>)</b>
edafické_k	edafické kategorie	11,7 %
geolog_mapa_7_8_vzdalenosti	vlhkost dle geologické mapa	6,4 %
vlhkost_Bufkova	půdní vlhkost	5,7 %
stupne_p	stupně přirozenosti	4,3 %
dist_priroz_okraje	vzdálenost k přirozeným okrajům	4,2 %
geol_mapa	typy geologického podloží	4,2 %
dist_cesta	vzdálenost k nejbližším cestám	4,1 %
ASRveg_4G	solární radiace za vegetační období	3,8 %
DEM_4G_UTM	nadmořská výška	3,3 %
dist_mlada_paseka	vzdálenost k nejbližší mladé pasece	2,2 %
dist_ostatni	vzdálenost k ostatním okrajům lesa	1,4 %
dist_stara_paseka	vzdálenost k nejbližší staré pasece	0,4 %
wet_sklony	směrnice regresních přímek indexu Wetness	0 %

#### 2.4.5. Hodnocení vlivu vybraných environmentálních proměnných

Z tabulky č. 6 zobrazující hodnoty směrnic regresních přímek pro jednotlivé environmentální proměnné lze vyčíst, že u proměnných se vyskytuje pozitivní i negativní vliv na přežívání. Výsledná hodnota proměnné edafické kategorie č. 9 zobrazující podmáčené trvale zamokřené půdy představuje přímou úměrnost. Tedy se strom nachází v místě klasifikovaném touto třídou, tím větší je jeho šance na přežití. Přímou úměrnost vykazuje například i proměnná vzdálenosti od mladých pasek. Oproti tomu proměnná zobrazující vlhkost dle geologické mapy vykazuje nepřímou úměrnost, tedy se zvětšující se vzdáleností od říčních sedimentů, se snižuje šance na přežití

porostu. Nepřímá úměrnost se objevuje i u proměnné vzdálenosti k cestě, které mohou představovat jakýsi koridor pro škůdce.

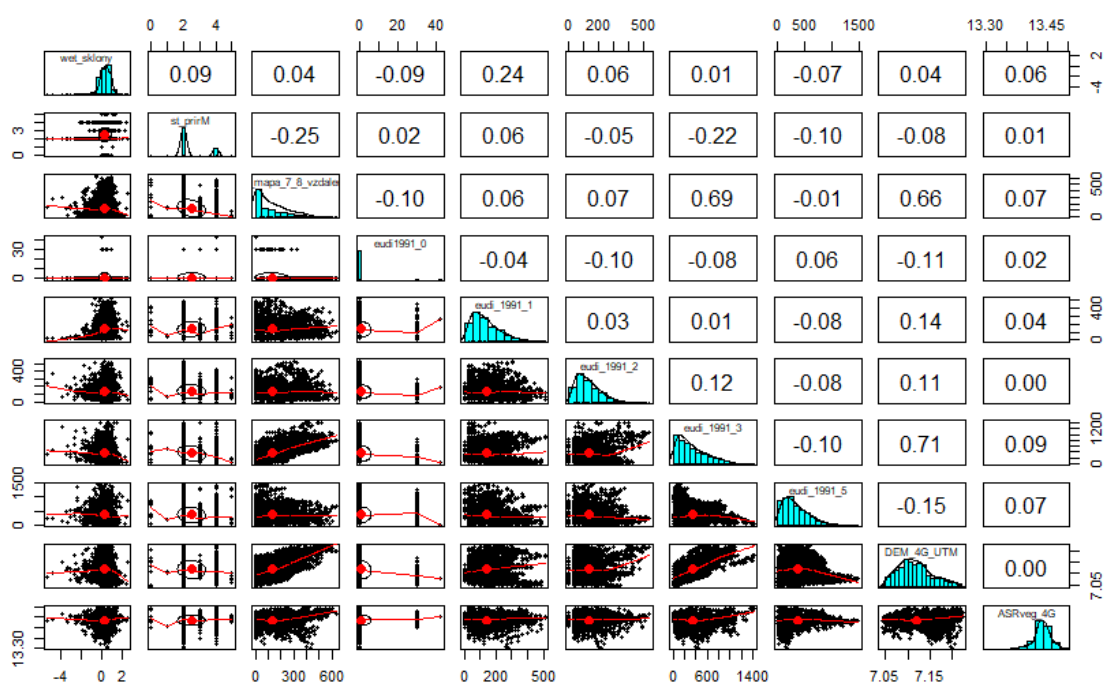
Tab. 6: Směrnice regresních přímek pro vybrané proměnné.

<b>Environmentální proměnná</b>	<b>Směrnice regresních přímek</b>	<b>Pr (&gt;  z )</b>
edaficke_k1	15,99	p < 0.5
edaficke_k2	16,82	p < 0.5
edaficke_k3	15,54	p < 0.5
edaficke_k4	14,71	p < 0.5
edaficke_k5	16,89	p < 0.5
edaficke_k6	16,11	p < 0.5
edaficke_k7	2,49	p < 0.5
edaficke_k8	17,75	p < 0.5
edaficke_k9	0,875	p < 0.5
ASRveg_4G_	42,43	p <0,005 ***
stupne_M1	21,23	p < 0.5
stupne_M2	- 2.91	p <0,005 ***
stupne_M3	- 0,50	p < 0.5
stupne_M4	- 2.98	p <0,005 ***
stupne_M5	NA	NA
dist_cesta	- 0,002	p <0,005 ***
geol_mapa_7_8_vzdalenosti	- 0,006	p <0,005 ***
dist_mlada_paseka	0,005	p <0,005 ***
dist_ostatni	0,03	p <0,005 *
DEM_4G_UTM	- 10,15	p <0,005 *
dist_priroz_okraje	0,001	p <0,005 *
wet_sklony	- 0,28	p < 0.5

#### 2.4.6. Korelace numerických kontinuálních proměnných

Obrázek č. 4 ukazuje korelaci numerických kontinuálních proměnných. Zde je patrná zejména korelace mezi vzdáleností k říčním sedimentům (geol\_mapa\_7\_8\_vzdalenost) a vzdáleností k rašeliništím a přirozeným okrajům (eudi\_1991\_3) a také k nadmořské výšce (DEM\_4G\_UTM).

Popis grafu č. 4: Graf korelací environmentálních prediktorů (nejsou zde kategoriální proměnné). Levý dolní roh matice obsahuje bodové diagramy (scatterplots) dvojic proměnných, zde jsou červenou linií naznačeny spojnice trendu, diagonála obsahuje názvy proměnných a histogram četnosti, pravá část nad diagonálou jsou Pearsonovy korelační koeficienty.



Obr. 4: Korelace numerických kontinuálních proměnných.

## 2.5. Diskuze

V kontextu klimatických změn se může projevit zvýšené riziko přemnožení lesních škůdců (Dale et al. 2001). Určitý podíl stromů v porostu však dokáže masivní přemnožení přežít (Jakuš et al. 2011). Předpokladem méj práce bylo, že důležitou roli na zvýšení pravděpodobnosti přežití porostu v managementu lesa hrají environmentální faktory.

Podle Dale et al. (2001), hraje nedostatek vody důležitou roli při napadení stromu lýkožroutem smrkovým, jelikož nedostatek vody se u stromů může projevit stresem ze sucha, a to může vést k celkovému oslabení porostu. Proto dokonce několik environmentálních prediktorů reflektovalo míru podmáčení nebo vlhkostní podmínky,

kteří při dostatečné míře mohou zvyšovat vitalitu a tím i odolnost porostu vůči napadení. Mé výsledky potvrdily zásadní vliv těchto vlhkostních parametrů na pravděpodobnost přežití porostu. Rovněž se ukázalo, že se snižující se vzdáleností k přirozeným okrajům lesa se zvyšuje pravděpodobnost přežití porostu. Zvyšující se pravděpodobnost přežití se však neprokázala u vzdálenosti k mladým pasekám. Zde se projevil negativní vliv mladých pasek, které představují otevřenou porostní stěnu a tím se stávají náchylnější pro napadení škůdci. U stromů nacházejících se v otevřených porostních stěnách, zejména orientovaných na jih, může dojít k přehřívání kmenů, ale i celého prostředí okraje lesa. Tím se stromy vystavují zvyšujícímu se stresu a zároveň se stávají více atraktivními pro lýkožrouty. To potvrzují i Netherer and Nopp-Mayer (2005) svým tvrzením, že lýkožrout si vybírá stromy exponované na jižních a jihovýchodních stranách s nejvyšším radiačním úhrnem. Také Skuhravý (2002) či Jakuš et al. (2011) uvádí, že mnohem více odolné proti napadení lýkožroutem smrkovým jsou stromy vyskytující se na severních stranách, jelikož jsou vystaveny menšímu stresu přehříváním a vysycháním. Podobné výsledky uvedla i Laush et al. (2011), která potvrdila, že na severních okrajích lesa nejsou zaznamenány tak vysoké teploty a sluneční záření. Zvyšující pravděpodobnost přežití stromů rostoucích v zapojeném porostu, který představují staré paseky, zajišťuje fungující mechanická bariéra vůči pronikání lýkožroutů do porostu. To potvrzuje i Matějka (2010), který uvádí, že větve stromů v rozvolněném lese mohou dosahovat téměř k zemi a tím zvyšují jejich odolnost, jelikož strom chrání například proti slunečnímu záření. Také Jakuš et al. (2011) zmiňuje, že u stromů, které rostou v rozvolněném či více zapojeném porostu, se vyskytuje delší koruna a tím dochází k lepší ochraně kmene než u stromů rostoucích blízko sebe vyznačující se krátkými korunami a obnaženými kmeny. V hustých porostech ovlivňuje šířku korun prostor pro růst i množství světla dopadajícího na koruny stromů (Navarro-Cerrillo et al. 2016). Významný vliv struktury koruny v obraně proti škůdcům uvádí i Moravec et al. (2005). V zapojeném porostu pravděpodobnost na přežití ovlivňuje i prostorová struktura. Pokud jsou mezi stromy větší vzdálenosti, snižuje se i konkurence o živiny, vodu i světlo (Jakuš et al. 2011). Stromy tak nejsou vystavovány stresům ze sucha a zvyšuje se prostorová heterogenita porostu (Clinton, 2013). Červenka et al. (2016) uvádí, že právě přístupnost světla má pozitivní vliv také i na přirozenou obnovu stromů. Domnívám se, že existují ale také fragmenty přežívajících smrčín, které vznikají náhodně a jsou chráněny okolním odumřelým lesem. Několik let odumřelý les může vytvářet jakousi bariéru pro lýkožrouta smrkového, neboť neposkytuje již zdroje potravy

pro lýkožrouta a také již není zdrojem dalších rodících se jedinců. S odumřelým lesem souvisí i přirozená obnova lesa. Červenka et al (2016) popisuje odumřelé stromy a ležící kmeny jako příhodná stanoviště pro přirozenou obnovu lesa. Také Svoboda et al. (2010) prezentuje rozpadající se odumřelé stromy jako jedno z hlavních míst poskytující ideální prostor pro vývoj semenáčků. Navíc odumírající dřevo ovlivňuje přítomnost živin a vláh, které mají také pozitivní vliv na přežití stromu a na vývoj semenáčků. To potvrzuje ve své studii i Harmon et al. (1986). Prospěšnost mrtvého dřeva pro uchycení a růst stromů uvádí i Lonsdale et al. 2008).

Ve většině studií se autoři zaměřují na prediktory pro riziko napadení. Tyto prediktory hrají důležitou roli na počátku gradace. Já jsem se v testování zabývala faktory zvyšující šanci porostu na přežití po proběhlé gradaci lýkožrouta smrkového. Z hodnocení logistické regrese vlivu vybraných environmentálních proměnných na pravděpodobnost přežívání smrku vyplynulo, že významnými proměnnými jsou edafické kategorie, stupně přirozenosti lesa, solární radiace za vegetační období, vzdálenost k mladé pasece, nadmořská výška a vzdálenost k cestám. Edafické kategorie se ukázaly jako jedna z nejsilnějších environmentálních proměnných i v dalších analýzách mé práce. Ze začátku mě překvapilo, že vlhkostní data se neprojevila jako jedna z nejdůležitějších, přestože vlhkost byla obsažena ve třech proměnných. To však vysvětlila korelace proměnných obsahující vlhkostní data s proměnnou edafických kategorií, která zahrnuje třídy vlhkostní včetně tříd podmáčených a zamokřených oblastí. To také prezentuje tabulka č. 4 v mých výsledcích, která vysvětluje variability proměnných při postupném výběru. Zamokřené a vlhké oblasti mají důležitou roli v přežití porostu, což potvrzuje i Matějka (2009), který uvádí, že smrk se hojně vyskytuje ve vlhkých a zamokřených oblastech vzhledem k vysokým nárokům na vodu. Edafické kategorie mohou souviset i s trofickou úrovní. Mohou tedy ovlivňovat i dostupnost živin pro porost, a to souvisí také s pravděpodobností přežití porostu. Dutilleul and Nef (2000) potvrdili, že nedostatek živin snižuje pravděpodobnost přežití stromu, jelikož se stává méně odolný a tím i náchylnější na napadení. Další významnou proměnnou při přežití smrkových porostů se ukázaly stupně přirozenosti lesa stanovené podle toho, jak místní dřevinná skladba odpovídá potenciálnímu zastoupení druhů dřevin. Tento výsledek je v souladu s výsledky Faccoli and Bernadinelli (2014), kteří navíc uvádějí, že u kategorie s nejvyšším stupněm přirozenosti se snižuje pravděpodobnost napadení kůrovcem. Podobné výsledky potvrzuje i Fisher et al. (2002).



Smrk je řazen mezi přizpůsobivou dřevinu, ovšem jeho přirozené stanoviště, ve kterém se mu daří nejlépe, odpovídá 7 a 8 lesnímu vegetačnímu stupni (Zlatník, 1976). Se stupni přirozenosti souvisí i nadmořská výška, která se projevila také jako jedna z důležitých proměnných pro přežití porostu. To potvrzuje i Laush et al (2011), která uvádí, že umístění stromu v nadmořských výškách a orientace stromů na svahu je jedním ze zvyšujících faktorů odolnosti stromu. S tím souhlasí například i Wulder et al. (2006), který uvádí, že preference lýkožrouta smrkového jsou negativně korelovány s nadmořskou výškou. Nadmořské výšce odpovídají i určité klimatické podmínky. Jak již bylo zmíněno, smrk ztepilý se přirozeně vyskytuje v 7. a 8. lesním vegetačním stupni, pro které je typické chladné klima, průměrné roční teploty okolo 2 °C a srážky okolo 1 500 – 2 000 mm. To potvrzuje i Kindlmann et al. (2013).

Dále jsem zjišťovala, jaké množství variability vysvětlí vybrané environmentální proměnné, které jsou na sobě závislé při postupném výběru. Postupný výběr vysvětlil důležitost environmentálních proměnných. Jejich vzájemnou korelaci ukázal korelační graf (Obr. 4). Ve výsledcích se ukázaly jako nejsilnější proměnné obsahující vlhkostní data, tedy edafické kategorie, vzdálenost k říčním sedimentům a data půdní vlhkosti. Ty vysvětlily samy o sobě nejvíce variability. U těchto proměnných docházelo ke korelaci. Korelace různých parametrů vlhkostních podmínek dobře dokumentuje jejich vzájemné vztahy. O tom svědčí korelace mezi vzdáleností k říčním sedimentům a vzdáleností k rašeliništím (graf č. 4). Na druhou stranu vzdálenosti k říčním sedimentům negativně korelují s nadmořskou výškou což je logický důsledek toho, že k akumulaci vody dochází v údolích a konkávních tvarech terénu.

Negativní vliv vzdálenosti k říčním sedimentům, se projevila i u hodnocení vlivu vybraných environmentálních proměnných. Zde se zvyšující se vzdáleností od říčních sedimentů, klesá pravděpodobnost přežití porostu. Říční sedimenty představují dostatek vlhkosti, čímž se podílejí na přežití stromu. To potvrzuje i Khaine and Woo, (2015), který zmiňuje, že dostatek vodní zásoby zvyšuje odolnost stromu v krátkých, a ne příliš intenzivních obdobích sucha. Nachází-li se strom v jiných nadmořských výškách, než jsou pro něj přirozené, snižuje se tím i jeho odolnost. To souvisí i se stupni přirozenosti lesa podle Matějka (2014). Negativní vliv se projevila i u vzdáleností k cestám, které mohou sloužit jako koridor pro lýkožrouta či jiné škůdce.

## 2.6. Závěr

Hlavním cílem této práce bylo zhodnocení vlivu environmentálních faktorů na zvýšení pravděpodobnosti přežití smrku ztepilého v prostředí gradace lýkožrouta smrkového. Výsledky prokázaly, že existují environmentální proměnné, které zvyšují pravděpodobnost přežití smrkového porostu v podmínkách gradace lýkožrouta smrkového.

Jako klíčový faktor zvyšující pravděpodobnost přežití smrku ztepilého se projevila proměnná vlhkosti, která byla zastoupena v několika třídách edafických kategoriích, v datech půdní vlhkosti a také ve vzdálenosti k říčním sedimentům. Dalším silným prediktorem v pravděpodobnosti přežití se ukázaly stupně přirozenosti lesa, stanovené dle místní dřevinné skladby odpovídající potenciálnímu zastoupení druhů dřevin. Výsledky hodnocení přirozených okrajů lesa, které zahrnovaly přirozené bezlesí a rašeliniště, také ukázaly zvýšení pravděpodobnosti přežívání smrkových porostů.

Výsledky mé diplomové práce mohou být užitečné a najít uplatnění v oblasti lesního managementu.

### 3. Literatura

**Adams, M. B., Burger, J. A., Jenkins, A. B., Zelazny, L. (2000):** Impact of harvesting and atmospheric pollution on nutrient depletion of eastern US hardwood forests. *For. Ecol. Manag.* 138, 301–319.

**Anderson, T. H., Domsch, K.H. (1993):** The metabolic quotient for CO<sub>2</sub> (qCO<sub>2</sub>) a specific activity parameter to assess the effects of environmental conditions, such as pH, on the microbial biomass of forest soils. *Soil Biol. Biochem.* 25, 393–395.

Aussenac, G. (2000): Interactions between forest stands and microclimate: ecophysiological aspects and consequences for silviculture. *Ann For Sci*, 57, 287–301.

**Babikova, Z., Gilbert, L., Bruce, T.J.A., Birkett, M., Caulfield, J. C., Woodcock, C., Pickett, J.A., Johnson, D. (2013):** Underground signals carried through common mycelial networks warn neighbouring plants of aphid attack. *Ecology Letters*. 16, 835-843.

**Bengtsson J., Nilsson S. G., Franc A., Menozzi P. (2000):** Biodiversity, disturbances, ecosystem function and management of European forests. *Forest Ecology and Management*, 132(1), 39–50.

**Bergkvist, B., Folkesson, L. (1992):** Soil acidification and element fluxes of a *Fagus sylvatica* forest as influenced by simulated nitrogen deposition. *Water Air Soil Pollut.* 65, 111–133.

**Berli, M., Kulli, B., Attinger, W., Keller, M., Leuenbergera, J., Flühler, H., Springman, S. M., Schulin, R. (2004):** Compaction of agricultural and forest subsoils by tracked heavy construction machinery. *Soil and Tillage Research*, 75 (1), 37-52.

**Boisvenue, C., Running, S. W. (2006):** Impacts of climate change on natural forest productivity — evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12, 862–882.

**Brázdil, R., Trnka, M. a kol. (2015):** Sucho v českých zemích: minulost, současnost, budoucnost. *Historie počasí a podnebí v českých zemích, Svazek XI. Centrum Výzkumu Globální Změny, Akademie Věd České republiky, V.V.I. Brno.*

- Büntgen, U., Frank, D. C., Kaczka, R. J., Verstege, A., Zwijacz-Kozica, T., Esper, J. (2007):** Growth responses to climate in a multi-species tree-ring network in the Western Carpathian Tatra Mountains, Poland and Slovakia. *Tree Physiol.* 27, 689–702.
- Candau, J., Fleming, R. A. (2011):** Forecasting the response of spruce budworm defoliation to climate change in Ontario. *Can. J. For. Res.* 41, 1948–1960.
- Clinton, B. D. (2013):** Light, temperature, soil moisture responses to elevation, evergreen understory, and small canopy gaps in the southern Appalachians. *Forest Ecology and Management*, 186, 243–255.
- Colwell, R. K., Brehm, G., Cardelús, C. L., Gilman, A. C., Longino, J. T. (2008):** Global warming, elevation range shifts, and lowland biotic attrition in the wet tropics. *Science*, 322, 258–261.
- Červenka, J., Bače, R., Zenáhlíková, J., Svoboda, M. (2016):** Změna porostní struktury, množství a kvality mrtvého dřeva v horské smrččině po velkoplošné disturbanci. *Zprávy lesnického výzkumu*, 61, 254–261.
- Dale, V. H., Joyce, L. A., McNulty, S., Neilson, R. P., Ayres, M. P., Flannigan, M. D., Hanson, P. J., Irland, L. C., Lugo, A. E., Peterson, Ch. J., Simberloff, D., Swanson, F., Stocks, B. J., Wotton, B. M. (2001):** Climate Change and Forest Disturbances. *BioScience*, 51 (9), 723–734.
- Dutilleul, P., Nef, L (2000):** Assessment of site characteristics as predictors of the vulnerability of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) stands to attack by *Ips typographus* L. (Col., Scolytidae). *Journal of Applied Entomology*, 124, 1–5.
- Faccolli, M., Bernardinelli, I. (2014):** Composition and elevation of spruce forests affect susceptibility to bark beetle attacks: implications for forest management. *Forests*, 5(1), 88–102.
- Feurdean, A., Florescu, G., Vannièrè, B., Tantaşu, I., O’Hara, R. B., Pfeiffer, M., Hutchinson, S. M., Galka, M., Hoyo, M. M., Hickler, T. (2017):** Fire has been an important driver of forest dynamics in the Carpathian Mountains during the Holocene. *Forest Ecology and Management* 389, 15–26.
- Fischer, A., Lindner, M., Abs, C., Lasch, P. (2002):** Vegetation dynamics in central European forest ecosystems (near-natural as well as managed) after storm events. *Folia Geobotanica*, 37 (1), 17–32.

**Flannigan, M. D., Amiro, B. D., Logan, K. A., Stocks, B. J., Wotton, B. M. (2005):** Forest fires and climate change in the 21<sup>st</sup> century. *Mitigation and Adaptation Strategies for Global Change*, 11, 847-859.

**Flannigan, M. D., Stocks, B. J., Wotton, B. M. (2000):** Climate change and forest fires. *The Science of the Total Environment* 262 (2000), 221-229.

**Forman, R. T. T., Godron, M. (1986):** *Landscape Ecology*. John Wiley & Sons, New York, New York.

**Foyer, C. H., Rennenberg, H. (2000):** Regulation of glutathione synthesis and its role in abiotic and biotic stress defence. In *Sulfur Nutrition and Sulfur Assimilation in Higher Plants*. (Eds.) Brunold, C., Rennenberg, H., De Kok, L. J., Stulen, L., Davidian, J. C.. Paul Haupt, Bern, pp 127–153.

**Franceschi, V. R., Krekling, T., Berryman, A. A., Christiansen, E. (1998):** Specialized phloem parenchyma cells in Norway spruce are a primary site of defense reactions. *Am. J. Bot.* 85, 601-615.

**Frelich L. E. (2002):** *Forest dynamics and disturbance regimes. Studies from temperate evergreen – deciduous forests*. Cambridge University Press, Cambridge, 234.

**Foster, D. R., Swanson, F., Aber, J., Burke, I., Browaw, N., Tilman, D., Knapp, A. (2003):** The importance of land-use legacies to ecology and conservation. *Bioscience*, 53, 77–88.

**Gaiger R. (1965):** *The Climate Near The Ground*. Harvard University Press, Cambridge, 611pp.

**Gartzia-Bengoetxea N., González-Arias A., Merino A., Martínez de Arano I. (2009):** Soil organic matter in soil physical fractions in adjacent semi-natural and cultivated stands in temperate Atlantic forests. *Soil Biology and Biochemistry*, 41(8), 1674–1683.

**Gimmi, U., Bürgi, M., Stuber, M. (2008):** Reconstructing Anthropogenic Disturbance Regimes in Forest Ecosystems: A Case Study from the Swiss Rhone Valley. *Ecosystems*, 11, 113-124.

**Groot, W. J., Cantin, A. S., Flannigan, M. D., Soja, A. J., Gowman, L. M., Newbery, A. (2013):** A comparison of Canadian and Russian boreal forest fire regimes. *Forest Ecology Management* 294, 23-34.

**Haack, R. A., Byler, I. W. (1993):** Insects and pathogens: Regulators of forest ecosystems, *Journal of Forestry*, 91, 32-37.

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

**Hais M., Pokorný J. (2004):** Změny teplotně-vlhkostních parametrů krajinného krytu jako důsledek rozpadu horských smrčín. *Aktuality šumavského výzkumu II*, Srní, 49–55.

**Hais, M., Wild, J., Berc, L., Brůna, J., Kennedy, R., Braaten, J., & Brož, Z. (2016):** Landsat Imagery Spectral Trajectories — Important Variables for Spatially Predicting the Risks of Bark Beetle Disturbance. *Remote Sensing*, 8(8), 1–22.

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

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

**Hanson, P., J., Weltzin, J., F. (2000):** Drought disturbance from climate change response of United States forests. *Science of the Total Environment* 262, 205–220.

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

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

**Hlásný, T., Mátyás, C., Seidl, R., Kulla, L., Merganičová, K., Trombik, J., Dobor, L., Barcza, Z., Konôpka, B. (2014):** Climate change increases the drought risk in Central European forests: What are the options for adaptation? *Lesnický časopis — Forestry Journal*, 60, 5–18.

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

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

**Chábera, S. (1987):** *Příroda na Šumavě*. Jihočeské nakladatelství, České Budějovice. 181pp.

**Chen, J., Franklin, J. F., Spies, T. A. (1993):** Contrasting microclimates among clear cut, edge, and interior of old-growth Douglas-fir forest. *Agricultural and Forest Meteorology*, 63 (3), 219-237.

**Christiansen, E., Bakke, A. (1988):** The spruce bark beetle of Eurasia. In: Berryman, A.A. (Ed.), *Dynamics of Forest Insect Populations*. Plenum Publishing Corporation, New York, pp. 479–503.

**Christiansen, E., Krokene, P., Berryman, A. A., Franceschi, V. R., Krekling, T., Lieutier, F., Lonneborg, A., Solheim, H. (1999):** Mechanical injury and fungal infection induce acquired resistance in Norway spruce. *Tree Physiology* 19, 399–403.

**Jakuš, R., Edwards-Jonášová, M., Cudlín, P., Blaženec, M., Ježík, M., Havlíček, F., Moravec, I. (2011):** Characteristics of Norway spruce trees (*Picea abies*) surviving a spruce bark beetle (*Ips typographus* L.) outbreak. *Trees* (2011) 25, 965-973.

**Jia, G. M., Cao, J., Wang, C.Y. (2005):** Microbial biomass and nutrients in soil at the different stages of secondary forest succession in Ziwulin, northwest China. *For. Ecol. Manage.* 217. 117-125.

**Johnson, E. A. (1992):** *Fire and Vegetation Dynamics: Studies from the North American Boreal Forest*. Cambridge University Press, Cambridge, 125pp.

**Jonsson, B. G. (1993):** Treefall disturbance, succession, and diversity in boreal forest floor vegetation. Doctoral Dis., University of Umea, Sweden, 27 pp.

- Jonášová, M. E. (2013):** Přírodní disturbance – klíčový faktor obnovy horských smrčín. *Živa*, 216-219.
- Karlen, D. L., Ditzler, C. A., Andrews, S. S. (2003):** Soil quality: why and how? *Geoderma* 114, 145–156.
- Karlen, D. L., Mausbach, M. J., Doran, J. W., Cline, R. G., Harris, R. F., Schuman, G. E. (1997):** Soil quality: a concept, definition, and framework for evaluation. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 61, 4–10.
- Kennedy, A., Stubbs, T. (2006):** Soil microbial communities as indicators of soil health. *Ann. Arid Zone* 45, 287–308.
- Kindlmann, P., Matějka, K., Doležal, P. (2013):** Co je za přemnožováním (gradací) lýkožrouta smrkového na Šumavě. *Živa*, 231-233.
- Khaine, I., Woo, S. Y. (2015):** An overview of interrelationship between climate change and forests. *Forest Science and Technology*, 11, 11-18.
- Kolejka, J., Klimánek, M., Mikita, T., Svoboda, J. (2010):** Polomy na Šumavě způsobené orkámem Kyrill a spoluúčast reliéfu na poškození lesa. *Geomorphologica Slovaca Bohemica*, 2, 16-28.
- Krajnc, A.U. (2009):** A temporal analysis of antioxidative defense responses in the phloem of *Picea abies* after attack by *Ips typographus*. *Tree Physiology* 29, 1059-1068.
- Kräuchi, N. (1993):** Climate change and forest ecosystems – an overview. In: Schläpfer, R. Long-term Implications of Climate Change and Air Pollution on Forest Ecosystems. IUFRO World Series, 4, 53-76.
- Krečmer V. (1980):** Bioklimatologický slovník terminologický a explikativní. Academia, Praha, 242pp.
- Kubčák, V., Černý, L., Hanibal, J., Jánský, J., Jensa, V., Kubišta, J., Kaňok, V., Michalčík, M., Polák, P., Polster, P., Sebera, J., Tutka, J. (2005):** Ekonomické aspekty ochrany lesa. Sborník referátů ze semináře EK OLH ČAZV, Jeseníky, 45-48.
- Kula, E., Jankovská, Z. (2013):** Forest fires and their causes in the Czech Republic (1992–2004). *Journal of Forest Science*, 59, 41–53.



- Lamb, C., Dixon, R. A. (1997):** The oxidative burst in plant disease resistance. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 48, 251–275.
- Lang, C., Seven, J., Polle, A. (2011):** Host preferences and differential contributions of deciduous tree species shape mycorrhizal species richness in a mixed Central European forest. *Mycorrhiza*, 21, 297-308.
- Larssen, T., Vogt, R. D., Seip, H. M., Furuberg, G., Liao, B., Xiao, J., Xiong, J., (1999):** Mechanisms for aluminum release in Chinese acid forest soils. *Geoderma* 91, 65–86.
- Łaska, G. (2001):** The disturbance and vegetation dynamics: a review and an alternative framework. *Plant Ecology*, 157, 77–99.
- Lausch, A., Fahse, L., Heurich, M. (2011):** Factors affecting the spatio-temporal dispersion of *Ips typographus* (L.) in Bavarian Forest National Park: A long-term quantitative landscape-level analysis. *Forest Ecology and Management*, 261, 233-245.
- Lehr, N., Schrey, S., Bauer, R., Hampp, R., Tarkka, M. (2007):** Suppression of plant defence response by a mycorrhiza helper bacterium. *New Phytol.* 174, 892-903.
- Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolströma, M., Lexer, M. J., Marchetti, M. (2010):** Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259, 698-709.
- Lonsdale D., Pautasso, M., Holdenrieder, O. (2008):** Wood-decaying fungi in the forest: conservation needs and management options. *European Journal of Forest Research*, 127, 1–22.
- Lorio (1986):** Growth – differentiation balance: a basis for understanding southern pine beetle – tree interactions. *Forest Ecology and Management*, 14, 259-273.
- Lorz, C., Hruška, J., Krám, P. (2003):** Modeling and monitoring of long-term acidification in an pland catchment of the Western Ore Mountains, SE Germany. *The Science of the Total Environment*, 310, 153-161.
- Löw, J., Míchal, I. (2003):** Krajinný ráz. Lesnická práce. Kostelec nad Černými lesy.

**Matějka, F., Rožnovský, J., Hortalová, T., Janouš, D. (2002):** Effect of soil drought on evapotranspiration of a young spruce forest. *Journal of Forest Science*, 4, 166–172.

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

**Matějka, K. (2014):** Lesní vegetační stupně s převahou smrku v ČR. ([www.infodatasys.cz](http://www.infodatasys.cz)).

**Mattson, W. J., Haack, R. A. (1987):** Role of drought in outbreaks of plant-eating insects. *Bioscience* 37, 110–118.

**Matson, P. A., Hain, F. P. (1985):** Host conifer defense strategies: a hypothesis. In: L. Safranyik (Editor), *The Role of the Host in the Population Dynamics of Forest Insects*. Proc. IUFRO Conf., Banff, Alta., 4-7 September 1983. Pacific Forest Research Centre, Victoria, B.C., pp. 33-42.

**Moriondo, M., Good, P., Durao, R., Bindi, M., Giannakopoulos, C., Corte-Real, J. (2006):** Potential impact of climate change on fire risk in the Mediterranean area. *Climate research*, 31, 85-95.

**Müllerová, J., Bartaloš, T., Brůna, J., Dvořák, P., & Vítková, M. (2017):** Unmanned aircraft in nature conservation: an example from plant invasions. *International Journal of Remote Sensing*, 38 (8–10), 2177–2198.

**Nadezhdina, N., Urban, J., Čermák, J., Nadezhdin, V., Kantor, P. (2014):** Comparative study of long-term water uptake of Norway spruce and Douglas-fir in Moravian upland. *Journal of Hydrology and Hydromechanics*, 62, 1-6.

**Navarro-Cerrillo, R. M., Sánchez-Salguero, R., Herrera, R., Ceacero Ruiz, C. J., Moreno-Rojas, J. M., Manzanedo, R.D., López-Quintanilla, J. (2016):** Contrasting growth and water use efficiency after thinning in mixed *Abies pinsapo*–*Pinus pinaster* *Pinus sylvestris* forests. *Journal of forest science*, 62, 2016 (2): 53–64.

**Negron, J., F. (1998):** Probability of infestation and extent of mortality associated with the Douglas-fir beetle in the Colorado Front Range. *Forest Ecology and Management* 107, 71–85.

**Norton, S. A., Fernandez, I. J., Kahl, J. S., Reinhardt, R. L. (2004):** Acidification trends and the evolution of neutralization mechanisms through time at the Bear Brook Watershed in Maine (BBWM), U.S.A. *Water Air Soil Pollut. Focus* 4, 289–310.

**Ohno, T., Fernandez, I. J., Hiradate, S., Sherman, J. F. (2007):** Effects of soil acidification and forest type on water soluble soil organic matter properties. *Geoderma* 140, 176–187

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

**Palátová, E. (2004):** Effect of increased nitrogen depositions and drought stress on the development of young Norway spruce *Picea abies* (L.) Karst. stands. *Dendrobiology*, 51, 41–45.

**Palmer, S. M., Driscoll, C. T., Johnson, C. E. (2004):** Long-term trends in soil solution and stream water chemistry at the Hubbard Brook Experimental Forest: relationship with landscape position. *Biogeochemistry* 68, 51–70.

**Pasztor, F., Matulla, Ch., Rammer, W., Lexer, M. J. (2014):** Drivers of the bark beetle disturbance regime in Alpine forests in Austria. *Forest Ecology and Management*, 318, 349–358.

**Peterson, C. J., Carson, W. P. (1996):** Generalizing forest regeneration models: the dependence of propagule availability on disturbance history and stand size. *Can. J. For. Res.* 26 (1), 45–52.

**Peterson, R., Massicotte, H., Melville, L. (2004):** Mycorrhizas: anatomy and cell biology. Ottawa: CABI Publishing.

**Pickett, S. T. A., White, P. S. (1985):** The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics. Academic Press, Orlando etc., 204 pp.

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

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

- Rammig A., Fahse L., Bebi P., Bugmann H. (2007):** Wind disturbance in mountain forests: Simulating the impact of management strategies, seed supply, and ungulate browsing on forest succession. *Forest Ecology and Management*, 242(2), 142–154.
- Rammig A., Fahse L., Bebi P., Bugmann H. (2005):** Forest regeneration after disturbance: A modelling study for the Swiss Alps. *Forest Ecology and Management*, 222(1), 123–136.
- R Core Team (2019):** A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ([www.R-project.org](http://www.R-project.org)).
- Reid, R. W., Watson, J. A. (1966):** Sizes, distributions, and numbers of vertical resin ducts in lodgepole pine. *Canadian Journal of Botany*, 44, 519-525.
- Rennenberg, H., Loreto, F., Polle, A., Brilli, F., Fares, S., Beniwal, R. S., Gessler, A. (2006):** Physiological Responses of Forest Trees to Heat and Drought. *Plant Biology*, 8, 556-571.
- Rohde, M., Waldmann, R., Lunderstadt, J. (1996):** Induced defence reaction in the phloem of spruce (*Picea abies*) and larch (*Larix deciduas*) after attack by *Ips typographus* and *Ips cembrae*. *For. Ecol. Manag.* 86, 51–59.
- Rötzer, T., Grote, R., Pretzsch, H. (2005):** Effects of environmental changes on the vitality of forest stands. *European Journal of Forest Research*, 124, 349-362.
- Rykiel, E. J., Coulson, R. N., Sharpe, P. J.H., Allen, T. F.H., Flamm, R. O. (1988):** Disturbance propagation by bark beetles as an episodic landscape phenomenon. *Landscape Ecology*, 1 (3), 129-129.
- Seidl, R., Thom, D., Kautz, M., Martin-Benito, D., Peltoniemi, M., Vacchiano, G., Wild, J., Ascoli, D., Petr, M., Honkaniemi, J., Lexer, M.J., Trotsiuk, V., Mairota, P., Svoboda, M., Fabrika, M., Nagel, T.A. & Reyer, C.P.O. (2017).** Forest disturbances under climate change. *Nature Climate Change* 7, 395–402.
- Shlisky, A., Waugh, J., Gonzalez, P., Gonzalez, M., Manta, M., Santoso, H., Ellipsis Schmidt, D. (2007):** Fire, Ecosystems and People: Threats and Strategies for Global Biodiversity Conservation. The Nature Conservancy, Arlington.
- Schloter, M., Dilly, O., Munch, J. C. (2003):** Indicators for evaluating soil quality. *Agriculture, Ecosystems and Environment*. 98, 255–262.

**Schoenholtz, S., Miegroet, H.V., Burger, J. (2000):** A review of chemical and physical properties as indicators of forest soil quality: challenges and opportunities. *For. Ecol. Manage.* 138, 335–356.**Skuhřavý, V. (2002):** Lýkožřout smrkový (*Ips typographus* L.) a jeho kalamity. Der Buchdrucker und seine Kalamitäten. Agrospoj, Praha.

**Smith, S., Read, D. (2008):** **Mycorrhizal** symbiosis. London: Academic Press.

**Solheim, H. (1991):** Oxygen deficiency and spruce resin inhibition of growth of fungi associated with *Ips typographus*. *Mycol. Res.* 95, 1387-1392.

**Song, Y.Y., Zeng, R.S., Xu, J.F., Li, J., Shen, X., Yihdego, W.G. (2010):** Interplant communication of tomato plants through underground common mycorrhizal networks. *PLoS ONE*, 5, e13324.

**Spiecker, H. (2000):** Growth of Norway Spruce (*Picea abies*, L., Karst.) under changing environmental conditions in Europe. In: Klimo, E., Hager, H., Kulhavý, J., eds.: Spruce monocultures in central Europe — problems and prospects. *EFI Proceedings No. 33*, 11-26.

**Splechna, B. E., Gratzer, G. B., Bryan, A. (2005):** Disturbance history of a European old-growth mixed-species forest – A spatial dendro-ecological analysis. *Journal of Vegetation Science*, 16 (5), 511-522.

**Sprent, J. I. (1987):** The ecology of nitrogen cycle. Cambridge studies in ecology, Cambridge University Press, Cambridge, Great Britain, 151 p.

**Stone, D., Ritz, K., Grif, B.G., Orgiazzi, A., Creamer, R.E. (2016):** Selection of biological indicators appropriate for European soil monitoring. *Appl. Soil Ecol.* 97, 12–22.

**Strnad, E. (2003):** Podnebí Šumavy. Šumava, příroda, historie, život. Nakladatelství Miloš Uhlíř – Baset. 35-44.

**Svoboda M. (2007):** Tlející dřevo – jeho význam a funkce v horském smrkovém lese. *Aktuality šumavského výzkumu*, 3, Srní, 115–118.

**Svoboda M. (2008):** Efekt disturbancí na dynamiku horského lesa s převahou smrku ve střední Evropě: jakou roli hraje vítr a kůrovec? *Ochrana přírody*, 63(1), 31–33.

**Svoboda, M., Fraverb, S., Janda, P., Bače, R., Zenáhlíková, J. (2010):** Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260, 707-714.

**Svoboda, M., Primicia, I., Camerero, J. J., Janda, P., Čada, V., Morrissey C. R., Trotsiuk V., Bače, R., Teodosiu, M. (2015):** Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. *Forest Ecology and Management*, 354, 77-86.

**Šantrůčková, H., Šantrůček, J., Šetlík J., Svoboda, M., Kopáček, J. (2007):** Carbon Isotopes in Tree Rings of Norway Spruce Exposed to Atmospheric Pollution. *Environmental Science and Technology*, 41, 5778-5782.

**Šantrůčková H., Vrba J., Křenová Z., Svoboda M., Benčoková A., Edwards M., Fuchs R., Hais M., Hruška J., Kopáček J., Matějka K., Rusek J. (2010):** Co vyprávějí šumavské smrčiny. Správa NP a CHKO Šumava, Vimperk. 153pp.

**Tilman, D. (1985):** The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, 125,827–52.

**Ulanova, N. G. (2000):** The effects of windthrow on forests at different spatial scales: a review. *Forest Ecology and Management*, 135, 155–167.

**Walker, L., R., Willig, M., R. (1999):** *Ecology of Disturbed Ground*.

Amsterdam, Elsevier.

**Waring, R. H., Running, S.W. (2007):** *Forest ecosystems: Analysis at multiplescales*, third edition. Academic Press.

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

**Whipps, J.M. (2004):** Prospects and limitations for mycorrhizas in biocontrol of root pathogens. *Can. J. Bot.* 82, 1198-1227.

**Wright, H. A., Bailey, A. W. (2000):** *Fire ecology: United States and southern Canada*. New York, NY: John Wiley and Sons, 1982, 501.

**Wuddivira, M., Camps-Roach, G. (2006):** Effects of organic matter and calcium on soil structural stability. *European Journal of Soil Science* 58(3),722-72.

**Zahradník, P. (2011):** Co se děje na Šumavě? Lesnická práce č. 12/11. Archív časopisu Lesnická práce (90) ([www.lesprace.cz](http://www.lesprace.cz)).

**Zak, D.R., Holmes, W.E., White, D.C., Peacock, A.D., Tilman, D. (2003):** Plant diversity, soil microbial communities, and ecosystem function: are there any links? Ecology 84, 2042–2050.

**Zhang, X., Lei, Y., Ma, Z., Kneeshaw, D., Peng, Ch. (2014):** Insect-induced tree mortality of boreal forests in eastern Canada under a changing climate.

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

**Zornoza, R., Acosta, J.A., Bastida, F., Domínguez, S.G., Toledo, D.M., Faz, A. (2015):** Identification of sensitive indicators to assess the interrelationship between soil quality, management practices and human health. Soil 1, 173–185.