

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra myslivosti a lesnické zoologie



Náchylnosti smrku ztepilého na čerstvé porostní stěně k útoku lýkožrouta smrkového

Bakalářská práce

Autor: Ondřej Kalina

Vedoucí práce: Ing. Anna Jirošová, Ph.D.

2022

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Ondřej Kalina

Lesnictví

Provoz a řízení myslivosti

Název práce

Náchylnosti smrku ztepilého na čerstvé porostní stěně k útoku lýkožrouta smrkového

Název anglicky

Susceptibility of Norway spruce on freshly created forest edge to European spruce bark beetle attack

Cíle práce

Následky klimatické změny, jako je zvýšená teplota a sucho vystavují stromy v evropských lesích různým formám fyziologického stresu, který vede k oslabení jejich obranyschopnosti proti biotickým a abiotickým činitelům. V současné době je nejvýraznějším problémem odumírání smrkových monokultur, které jsou napadeny agresivním druhem kůrovce, lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*). Vztah míry stresu stromů a jejich náchylnosti k útoku lýkožrouta je předmětem výzkumu mnoha vědeckých skupin. Experimenty jsou založeny například na vystavení stromu řízenému stresu suchem, nebo jako v našem případě náhlým osluněním na čerstvé porostové stěně.

Cílem této bakalářské práce je kompilace literárních poznatků o vztazích mezi mírou stresu smrku ztepilého způsobeným suchem, či jinými abiotickými změnami a jeho odolnosti proti útoku herbivorů. Součástí práce bude experiment, kdy stromy na čerstvé porostové stěně a v referenčním zapojeném lese budou vystaveny kontrolovanému množství brouků v boxech a bude se porovnávat jejich náchylnost k zažrání brouků.

Metodika

Experimentální část bude provedena na dvou jižně orientovaných čerstvých porostních stěnách ve smrkovém lese, kdy bude vymýčena odpovídající holina a v zapojeném lese jako kontrole. Na stromy na stěně, vystavené oslunění a vyšší teplotě, a na stromy kontrolní v zapojeném nerušeném smrkovém lese, budou ve výšce 5 metrů přidělány boxy s transparentní stěnou. 20 lýkožroutů smrkových bude umístěno v postranním nádobě, aby jim byla umožněna volba se přiblížit ke kůře, či nádobu neopustit. Možnost útoku bude mimikovat nádoba umístěná u dna boxu. Po 24 hodinách, kdy bude měřena teplota a základní fyziologické parametry bude zhodnoceno chování brouků, a po statistické analýze bude určeno, zda byly pozorovány rozdíly v aktivitě na porostní stěně, či mezi jednotlivými stromy. Harmonogram: Jaro 2020-příprava na polní pokusy, polní pokus/ podzim 2020-jaro 2021-literární rešerše, kompilace výsledků

Doporučený rozsah práce

40-50

Klíčová slova

Ips typographus, smrk ztepilý, lýkožrout smrkový, česrtvá porostová stěna, fyziologický stres

Doporučené zdroje informací

- Huang, J., M. Kautz, A. M. Trowbridge, A. Hammerbacher, K. F. Raffa, H. D. Adams, D. W. Goodsman, C. Xu, A. J. H. Meddens, D. Kandasamy, J. Gershenson, R. Seidl and H. Hartmann (2019). "Tree defence and bark beetles in a drying world: carbon partitioning, functioning and modelling." *New Phytologist* 225(1) DOI: 10.1111/nph.16173
- Kautz M., Schopf R., Ohser J., The "sun-effect": microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations, *Eur J Forest Res* (2013) 132:453–465, DOI 10.1007/s10342-013-0685-2
- Netherer, S., Matthews, B., Katzensteiner, K., Blackwell, E., Henschke, P., Hietz, P., Schopf, A. (2015). Do water-limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack?. *New Phytologist*, 205(3), 1128-1141.
- Peltonen, M., & Heliövaara, K.; (1999). : Peltonen, M., & Heliövaara, K. (1999). Attack density and breeding success of bark beetles (Coleoptera, Scolytidae) at different distances from forest-clearcut edge. *Agricultural and Forest Entomology*, 1(4), 237-242.
- Stadelmann, G., H. Bugmann, B. Wermelinger and C. Bigler (2014). "Spatial interactions between storm damage and subsequent infestations by the European spruce bark beetle." *Forest Ecology and Management* 318: 167-174
-

Předběžný termín obhajoby

2020/21 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Anna Jirošová, Ph.D.

Garantující pracoviště

Excelentní tým pro mitigaci

Konzultant

Ing. Barbora Stříbrská

Elektronicky schváleno dne 8. 7. 2020

prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.

Vedoucí ústavu

Elektronicky schváleno dne 21. 10. 2020

prof. Ing. Róbert Marušák, PhD.

Děkan

V Praze dne 06. 02. 2022

PROHLÁŠENÍ O AUTORSTVÍ

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Náchylnosti smrku ztepilého na čerstvé porostní stěně k útoku lýkožrouta smrkového“ vypracoval samostatně pod vedením Ing. Anny Jirošové, Ph.D. a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědom, že zveřejněním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne 05. 04. 2022

.....

Ondřej Kalina

PODĚKOVÁNÍ

Především bych chtěl poděkovat České zemědělské univerzitě, fakultě lesnické a dřevařské za poskytnutí studia na kvalitní a odborné úrovni, taktéž své vedoucí bakalářské práce Ing. Anně Jirošové, Ph.D., která mi byla oporou a vždy mi obětavě a ochotně vycházela vstříc. Za poskytnutí všech potřebných informací a zdrojů k mé bakalářské práci a možnost spolupráce na vědeckém projektu mezinárodního rozměru. Dále velký dík patří konzultantce Ing. Barboře Stříbrské, která byla vždy ochotna vstřícné konzultaci, radám a pomoci při tvorbě mé bakalářské práce. Také patřičné poděkování je pro moji rodinu a přítelkyni za podporu a umožnění studia. Děkuji.

ABSTRAKT

Tato bakalářská práce se zabývá následky klimatických změn, jako je zvýšená teplota a sucho, které vystavují stromy v evropských lesích různým formám fyziologického stresu a ten vede k oslabení jejich obranyschopnosti proti biotickým a abiotickým činitelům. V současné době je nejvýraznějším problémem odumírání smrkových monokultur, které jsou napadeny agresivním druhem kůrovce, lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*). Práce obsahuje kompilaci literárních poznatků o vztazích mezi mírou stresu smrku ztepilého způsobeného osluněním, či jinými abiotickými změnami a jeho odolnosti proti útoku herbivorů. Součástí práce byl experiment, kdy stromy na čerstvé porostní stěně a v referenčním zapojeném souvislém lese byly vystaveny kontrolovanému množství brouků v útočných boxech a byla porovnávána náchylnost brouků k zažrání. Předpokládaná hypotéza, že smrk na čerstvé porostní stěně je náchylnější k napadení lýkožroutem smrkovým než v souvislém porostu, se nepotvrdila. Výzkum ale přinesl překvapivé zjištění, že na porostních stěnách vzniká optimální mikroklima pro lýkožrouta smrkového, a to především kvůli náhlému oslunění a vyšším teplotám. Tento vliv zapříčinil trend výrazněji zvýšeného toku pryskyřice u stromů na porostních stěnách oproti stromům v souvislém porostu. Osluněním jsou stromy na porostní stěně stresovány a mohou snadněji podlehnout útoku lýkožroutů nebo být pro brouky snadněji lokalizovatelnější a vytvářet pro ně optimální mikroklima.

Klíčová slova

Lýkožrout smrkový, smrk ztepilý, porostní stěna, fyziologický stres, stres z oslunění

ABSTRACT

This bachelor thesis deals with the consequences of climate changes, such as increased temperature and drought, which expose trees in European forests to various forms of physiological stress, leading to a weakening of their defenses against biotic and abiotic factors. Nowadays, the most significant problem is the death of spruce monocultures, infested by an aggressive species of bark beetle, the spruce lichen-eater (*Ips typographus*). This thesis contains a compilation of literature between the level of stress on the Norway spruce and its resistance to herbivore attack. It also discusses the impact of sun exposure and other abiotic changes. Part of the work included an experiment in which the trees on a fresh forest edge and a continuous forest were exposed to a controlled number of beetles in attack boxes. The susceptibility to beetle ingestion was compared. The presumed hypothesis that spruce on a forest edge is more susceptible to attack by *Ips typographus* than in a continuous stand was unable to be confirmed. Spruce was not necessarily more susceptible, but interestingly, an optimal microclimate was created on the forest edges for the bark beetle. This was due to sudden sun exposure and higher temperatures. This effect caused the trend of a more significant increase in the flow of resin in the trees on the stand walls to the trees in the continuous stand. Sun exposure causes stress on the trees on the forest edges and so they succumb more easily to the attack of bark beetles. Trees also can be more easily localized for beetles by volatile substances and attract them with an optimal microclimate.

Key words

Ips typographus, norway spruce, forest edge, physiological stress, stress by sun exposure

Obsah

1. Úvod	13
2. Cíl práce	14
3. Teoretická část	15
3.1. SMRK ZTEPILÝ	15
3.1.1. Základní charakteristika smrku ztepilého	15
3.1.2. Následky klimatické změny	17
3.1.3. Tvorba porostních stěn	19
3.1.4. Výskyt lýkožrouta smrkového	19
3.1.5. Obranyschopnost smrku	20
3.2. STRESY	20
3.2.1. Metabolismus stromů při stresu	22
3.2.2. Abiotické stresy	23
3.2.2.1 Stres suchem	24
3.2.2.2. Akutní stres na porostní stěně	24
3.2.3. Biotické stresy	25
3.3. LÝKOŽROUT SMRKOVÝ	26
3.3.1. Pohyb lýkožrouta smrkového v lesních porostech	26
3.3.2. Vztah míry stresu porostní stěny a náchylnosti k útoku lýkožrouta	27
4. Metodika	31
4.1. CHARAKTERISTIKA ÚZEMÍ	31
4.1.1. Klimatická charakteristika	31
4.2. SITUACE EXPERIMENTU	33
4.3. EXPERIMENTÁLNÍ PLOCHA	34
4.4. BIOLOGICKÉ POKUSY S MOŽNOSTÍ VÝBĚRU	36
4.4.1. Popis experimentálních budek a rámečků	37

4.5.	POPIS EXPERIMENTÁLNÍHO CYKLU	38
4.6.	TOK MÍZY	40
4.7.	TEPLOTY KŮRY STROMŮ	41
4.8.	TOK PRYSKYŘICE	41
4.9.	STATISTICKÁ ANALÝZA.....	42
5.	Výsledky	43
5.1.	METEOROLOGICKÁ DATA.....	43
5.2.	BIOLOGICKÉ POKUSY ÚTOČNÝCH BOXŮ	44
5.3.	TOK MÍZY	46
5.4.	POVRCHOVÁ TEPLOTA KŮRY	47
5.5.	TOK PRYSKYŘICE	48
5.6.	KORELACE.....	49
6.	Diskuze	50
7.	Závěr	53
8.	Seznam použité literatury.....	55

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1 Fázový model stresových událostí a reakcí u smrku	21
Obrázek 2 Lýkožorut smrkový (<i>Ips typographus</i>)	26
Obrázek 3 Umístění plochy experimentu	31
Obrázek 4 Rozložení a umístění experimentálních ploch a pod-ploch	33
Obrázek 5 Útočný experimentální box	36
Obrázek 6 Instalace experimentálních útočných boxů a dřevěných rámečků	38
Obrázek 7 Kontrola útočného boxu.....	39
Obrázek 8 Umístění senzorů monitorujících tok mízy	40
Obrázek 9 Detail infračerveného teploměru	41
Obrázek 10 Měření roku pryskyřice	41
Obrázek 11 Grafy znázorňující relativní počet brouků v jednotlivých datech opakování	45
Obrázek 12 Graf znázorňující denní průměr toku mízy v jednotlivých datech opakování	46
Obrázek 13 Grafy znázorňující teploty kůry z jihu (a) a ze severu (b), v jednotlivých datech opakování	47
Obrázek 14 Graf znázorňující tok pryskyřice v mm, v jednotlivých datech opakování	48

SEZNAM TABULEK

Tabulka 1 Sezónní nárůsty průměrné teploty (°C).....	18
Tabulka 2 Charakteristika klimatického regionu číslo pět	32
Tabulka 3 Množství úhnu srážek v mm.....	32
Tabulka 4 GPS souřadnice jednotlivých experimentálních pod-ploch	34
Tabulka 5 Data jednotlivých opakování experimentu	35
Tabulka 6 Záznam meteorologických dat v průběhu provádění experimentů.....	43
Tabulka 7 Spearmanovy koeficienty korelace chování brouků v biologických testech a meteorologických měření	49

SEZNAM ZKRATEK

str.	strana
č.	číslo
ČR	Česká republika
ČHMÚ	Český hydrometeorologický ústav
m.n.m.	metrů nad mořem
mm	milimetrů
m	metrů
kg	kilogramů
např.	například
SP	souvislý porost
PS	porostní stěna
ČSÚ	Český statistický úřad

1. ÚVOD

Stromy jsou v evropských lesích vystaveny různým formám fyziologického stresu, který může vést k oslabení jejich obranyschopnosti proti biotickým a abiotickým činitelům. Odolnost a funkčnost smrkových lesů je stále více ohrožována hromadným výskytem kůrovce, jehož působení je podporováno vysokými teplotami, větrnými náporů a suchem. Extrémní klimatické jevy, jako jsou vlny vysokých teplot a dlouhotrvající sucha, budou pravděpodobně během několika příštích desetiletí intenzivnější a častější (Stocker TF et al., 2013), což potenciálně zesílí rizika napadení hmyzem a mortalitu stromů v lesních ekosystémech přizpůsobených podmínkám v mírném klimatu (Hart et al., 2014).

Tato bakalářská práce se zabývá problematikou stresu stromů a jejich náchylnosti k útoku herbivorů. Práce se zabývá především mírou náchylnosti smrku ztepilého (*Picea abies*) na čerstvé porostní stěně k útoku lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*). Práce je soustředěna na porostní stěny z důvodu primárního cíle útoku kůrovce.

V teoretické části je shrnuta míra vlivu stresu na úspěšnost napadení stresovaného stromu lýkožroutem smrkovým. Praktická část zahrnuje terénní experiment prováděný na školních lesních pozemcích v Kostelci nad Černými lesy. Na experimentálních plochách, za pomoci útočných boxů byla zkoumána a posuzována náchylnost stromů k ataku lýkožrouta smrkového na porostních stěnách, kde dochází ke stresům z náhlého oslunění, sucha a vysokých teplot. Předěšlé výzkumy ukazují, že náhlé oslunění a změna mikroklimatu na čerstvé porostní stěně nepříznivě ovlivňují náchylnost smrků k ataku lýkožroutem smrkovým (Kautz et al., 2013).

Aktuálnost a rozsah problematiky této bakalářské práce považuji za zajímavé. Výsledky této práce mohou napomoci k vyvození správných postupů hospodaření, jako jsou vhodná pěstební opatření. Ta mohou snížit predispozici lesních porostů k napadení lýkožroutem (Brang, 2001; Dobbertin, 2002; Frehner et al., 2007).

2. CÍL PRÁCE

Cílem této bakalářské práce je kompilace literárních poznatků o vztazích mezi mírou stresu smrku ztepilého způsobeným osluněním, či jinými abiotickými změnami a jeho odolnosti proti útoku herbivorům. Posouzení vztahů stresu stromů a jejich náchylnosti k útoku lýkožrouta smrkového. Součástí cílů práce je také experiment, kdy stromy na čerstvé porostní stěně a v referenčním zapojeném souvislém lese byly vystaveny kontrolovanému množství brouků v útočných boxech a byla porovnávána náchylnost k zažrání brouků. Bylo cílem stanovit, zda smrk na čerstvé porostní stěně je náchylnější k ataku lýkožrouta smrkového oproti stromům umístěným v zapojeném souvislém porostu.

Stanovená hypotéza: Smrk ztepilý na čerstvé porostní stěně je náchylnější k ataku lýkožroutem smrkovým oproti stromům umístěným v nedalekém souvislém porostu. Očekávaným přínosem této práce je hlubší pochopení vztahů mezi mírou stresu smrku ztepilého a jeho náchylnosti k napadení herbivorem.

3. TEORETICKÁ ČÁST

Teoretická část obsahuje kompilaci literárních poznatků o vztazích mezi mírou stresu smrku ztepilého způsobeným osluněním, či jinými abiotickými změnami a jeho odolnosti proti útoku herbivorů, zastupující biotický stres.

3.1. SMRK ZTEPILÝ

Smrkové porosty jsou důležitým zdrojem dřevní hmoty pro dřevozpracující průmysl, dle veřejně dostupných dat národní inventarizace lesů nejvyšší lesnatost v České republice má kraj Karlovarský a Liberecký. Rozdíly v zastoupení smrku ztepilého v jednotlivých krajích dosahují až 46 %, nejvyšší zastoupení je v kraji Vysočina (65,8 %). Data Českého statistického úřadu (ČSÚ) ukazují, že plocha obnovených lesních porostů za rok 2020 činí 40286 ha. Oproti předchozímu roku (2019) došlo k navýšení celkové obnovené plochy o 6392 ha. Je to očekávaný následek zalesňování holin po rozsáhlých nahodilých těžbách. Kladně lze hodnotit nárůst plochy přirozené obnovy o 1391 ha, a to i přes to, že podmínky pro přirozenou obnovu jsou na kalamitních plochách značně zhoršené. Údaje ČSÚ udávají, že celková těžba dřeva za rok 2020 činí 35,75 mil m³. Dle dat Ústavu pro hospodářskou úpravu lesů v druhovém složení lesů dominuje podíl smrku se 48,8 %. Jehličnaté porosty mají široké zastoupení a to ze 70,4 % (Ministerstvo zemědělství ČR, 2021).

3.1.1. Základní charakteristika smrku ztepilého

Smrk ztepilý (*Picea abies*), tento stálezelený jehličnatý strom, který byl původně rozšířen ve střední a jihovýchodní Evropě, je nejzastoupenější hospodářskou dřevinou po celé Evropě. Morfologie smrku ztepilého souvisí s jeho taxonomií, genetikou a ekologií. Tento druh je vysoce variabilní a mnohotvárný, z velké části díky svému rozsáhlému přirozenému areálu, který sahá od severních částí Skandinávie a Sibíře až po jižní Evropu. Přirozená fenotypová variace se projevuje v různorodé formě koruny, větví, šišek a kůry, závisí na environmentálních a genetických faktorech, především na podnebních podmínkách území výskytu. Smrk ztepilý vykazuje exkurentní korunní formu s výraznou vrcholovou dominancí. Postranní

větve obvykle klesají. Maximální výška může dosahovat až 62 m a maximální průměr ve výšce prsou může dosáhnout 2 m (Schmidt-Vogt & Keller, 1989).

Samotným prostřednictvím přirozené obnovy může smrk ztepilý udržet životaschopné populace v průběhu následujících generací. Rozšíření areálu tohoto druhu je podpořeno větrným rozptylem semen a tolerancí odstínění semenáčků. V přirozených porostech smrk začíná produkovat semenné plodiny ve věku padesáti až šedesáti let. Semena vyžadují pro správný vývoj průměrnou teplotu nad 10 °C. Semena zpravidla dozrávají v polovině září a pouze asi polovina vyprodukovaných semen opouští šištice a pouze 30–50 % padajících semen je životaschopných (Schmidt-Vogt & Keller, 1989).

Vodivá pletiva organismu smrku zabezpečují transport vodných roztoků organických a anorganických látek po celém organismu. Vodivá pletiva lišící se stavbou a funkcí lze rozdělit na dvě základní části, dřevní a lýkovou. Dřevní část nazývanou xylém, která slouží především k rozvádění vody a v ní rozpuštěných anorganických látek po celém organismu rostliny. Tento transpirační tok má výraznou polaritu, směřuje z hlavního místa příjmu vody a minerálních živin, z kořenů, do hlavních míst výdeje, nadzemní části rostliny, zejména jehličí. Oproti tomu lýkové části, zvané floém, rozvádí zejména energeticky bohaté látky, sacharidy syntetizované v procesu fotosyntézy po celém rostlinném organismu, floémový tok je všesměrný. Tekutina nesená rostlinnými buňkami xylému a buňkami floému je označována jako míza. Pokud tento tok mízy klesá, klesá i pohyb a výměna potřebných látek a tím daný jedinec slábne, protože se mu nemusí dostat potřebných živin na základní funkce a mechanismy (Schmidt-Vogt & Keller, 1989). Hladina rozpustných cukrů glukózy, fruktózy a sacharózy je výrazně vyšší v xylému i floému u nemocných stromů, zatímco množství škrobu přítomného během zimního klidu je v poklesu a je nižší než 30 % z průměrné hladiny u zdravých stromů (Rademacher et al., 1986).

Důležitým prvkem metabolismu stromů je pryskyřice, viskózní kapalina, která zahrnuje organické pevné látky a těkavé terpenové chemikálie. Konstitutivní obranný systém je postaven z pryskyřičných kanálek, pryskyřičných puchýřů a pryskyřičných buněk (Franceschi et al., 2005). Úloha pryskyřice je velmi důležitá při obranných mechanismech smrku ztepilého, během napadení herbivorem, je daný jedinec schopen odolat ataku a škůdce zalít pomocí pryskyřice. Proudění pryskyřice v kmenu stromů probíhá za pomoci kanálek, ty se vyskytují axiálně (vodorovně či horizontálně) a

radiálně (paprsčitě). Dále pak existují kanálky kortikální, které se vyskytují v kůře a mají obranou funkci. Smrk ztepilý jako obranu proti herbivorům produkuje látky, které zpomalují postup herbivorů nebo ovlivňují chutnost jehličí a dalších orgánů. Tyto sloučeniny zahrnují antibiotika, fenoly, terpeny, pryskyřice, taniny a alkaloidy (Spurr & Barnes, 1980; Waring, 1991).

3.1.2. Následky klimatické změny

Změna klimatu ovlivňuje schopnost lesů poskytovat pro člověka nezbytné ekosystémové služby jako je produkce biomasy, regulace kvality ovzduší a vodního režimu povodí, včetně zmírňování záplavového a povodňového rizika. Les je v roli klimatické změny významný především tím, že ovlivňuje celý klimatický systém Země pohlcováním a uvolňováním uhlíku, ovlivňováním cirkulačního režimu vody a dalšími regulačními mechanismy. Kombinace vysokých teplot a sucha způsobuje na většině území narušení rovnováhy a úhyny v lesních porostech. Odumírání lesních porostů ovlivňuje druhovou skladbu, strukturu, věkové složení, sukcesní procesy v zasažených porostech. V některých případech vede ke snížení druhové pestrosti, a to následně ke zvýšenému riziku podlehnutí biotickými nebo abiotickými činiteli. Druhová skladba také ovlivňuje odumírání lesních porostů, z důvodu snížené druhové rozmanitosti. Tyto porosty jsou především náchylnější k větrným disturbancím. Nepřímé abiotické vlivy změny klimatu můžeme pozorovat na celém území Evropy, v posledních letech se bohužel vyskytují frekventovaněji než dříve. Nejčastěji se můžeme setkat s vichřicemi, orkány, suchy, povodněmi, lesními požáry a v neposlední řadě i s ojediněle vyskytujícími se tornády. Tyto extrémní klimatické jevy, jako jsou vlny veder a dlouhotrvající sucha, budou pravděpodobně během několika příštích desetiletí intenzivnější a častější (Stocker TF et al., 2013), což pravděpodobně zesílí rizika napadení hmyzem a mortalitu stromů v lesních ekosystémech přizpůsobených podmínkám v mírném klimatu (Hart et al., 2014).

Mezi významnými evropskými lesními dřevinami je smrk ztepilý pravděpodobně jeden z nejnáchylnějších k biotickým a abiotickým faktorům. V důsledku klimatické krize a stále se zvyšujících průměrných teplot v kombinaci s masovým zastoupením smrků v lesích, dochází k velkým disturbancím zapříčiněným, jak abiotickými, tak biotickými činiteli. Odolnost a funkčnost

evropských smrkových lesů je stále více narušována hromadným výskytem kůrovce, především druhem *Ips typographus*, který je podporován vysokými teplotami, náporu větru a suchem (Netherer et al., 2021). Výskyt lesních porostů na místech, která jsou vystavená převládajícím větrům, na svazích orientovaných na jih, západ a také porosty se zvyšujícím se podílem smrku ztepilého, zvyšují pravděpodobnost poškození vichřicí a napadení kůrovcem. Rostoucí nadmořská výška a snižující se teploty snižují hustotu napadení kůrovcem (Stadelmann et al., 2014). V případě, kdy lesní porost v daném regionu zahrnuje alespoň 10 % smrku ztepilého, vyskytuje se vysoký předpoklad, že daný porost bude napaden kůrovcem (Netherer & Nopp-Mayr, 2005).

Období od roku 2012 do roku 2020 se dle měření Českého hydrometeorologického úřadu (ČHMÚ) řadí mezi deset nejteplejších let v historii jejich měření. Zvyšování průměrné teploty v našich zeměpisných šířkách a nedostatečná nebo nerovnoměrná distribuce srážek v průběhu celého roku negativně ovlivňuje celkový vodní stav v naší krajině. Se suchem souvisejí také změny povrchové teploty oceánů, změny cirkulací v atmosféře, a i pokles rozsahu a tloušťky sněhové vrstvy. Na domovském webu ČHMÚ (2022), v záložce změna klimatu je uvedeno že, v souvislosti se změnou režimu teplot dochází také k postupnému zvyšování průměrného počtu dní s vysokými teplotami a ke snižování průměrného počtu dní s nízkými teplotami. Průměrný počet letních dnů během roku, na celém území České republiky, se oproti standardnímu období zvýšil o třináct dní, tropických dní o šest a na druhou stranu došlo k poklesu průměrného počtu mrazových a ledových dnů. Výhledový vývoj teplot, modelově zpracovávaný ČHMÚ (2021), do období roku 2030 ukazuje, že průměrné teploty do konce třicátých let tohoto století by se v porovnání s obdobím 1961–1990 zvýšily o hodnoty uvedené v Tabulce 1 (web ČHMÚ, 2021).

Tabulka 1 Sezónní nárůsty průměrné teploty (°C) pro simulované období roku 2030 na území ČR od průměrných teplot v letech 1961–1990, dle simulace RCM ALADIN-CLIMATE/CZ pro scénář A1B (ČHMÚ, 2021).

	jaro	léto	podzim	zima	rok
minimum	0,8	0,7	0,9	0,8	0,8
10% kvantil	0,9	0,9	1,0	1,0	0,9
25% kvantil	1,0	1,0	1,1	1,1	1,0
medián	1,2	1,1	1,2	1,1	1,1
75% kvantil	1,3	1,2	1,3	1,2	1,2
90% kvantil	1,4	1,3	1,4	1,3	1,3
maximum	1,7	1,6	1,5	1,5	1,6

3.1.3. Tvorba porostních stěn

V důsledku klimatické krize a stále se zvyšujících průměrných teplot v kombinaci s masovým zastoupením smrků v lesích, v monokulturách, dochází k velkým disturbancím zapříčiněným jak abiotickými, tak biotickými činiteli. Fragmentace střeoevropských lesních porostů a tvorba nových okrajů porostů je velmi podporována holosečnou těžební činností a rozsáhlými přírodními disturbancemi (Pöpperl & Seidl, 2021).

Přírodní disturbance jsou tak, jedny z příčin vzniku porostních stěn. Tyto přírodní příčiny mohou být způsobeny silnými větry, požáry, povodněmi anebo například napadením porostu herbivory. Druhou příčinou vzniku je holosečné hospodaření, dochází při něm k umělé neúmyslné tvorbě porostních stěn. Příčinou přírodní nebo umělou, tak vnikají nové porostní okraje, porostní stěny. Porostní stěna je nově vytvořený okraj lesního porostu, který není adaptovaný na růst na kraji porostu. Je tvořena stromy v první linii rostoucí na hraně lesního porostu, v blízkosti bez lesnatého prostoru. Náhlé oslunění pak na porostních stěnách vytváří optimální mikroklima pro výskyt herbivorů (Stříbrská et al., 2022). Stromy na čerstvých porostních stěnách mají koruny vysoko, celý kmen je přehřátý a stromy tak snadněji podléhají akutnímu stresu (Kautz et al., 2013).

3.1.4. Výskyt lýkožrouta smrkového

Aktuální nejvýznamnější biotický lesní škůdce lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) je úzce spojen se stále se zvyšujícími teplotami. Napadení smrkových lesů lýkožroutem, hlavním biotickým činitelem narušujícím lesy v Evropě, významně koreluje s deficitem letních srážek a zvýšenou teplotou (Baier et al., 2007; Faccoli, 2009; Marini et al., 2012, 2013). Tyto zvýšené teploty, lýkožroutům vyhovují. Jsou tak schopni vytvářet větší počet generací v rámci jednorocní sezony. V podhorských a horských oblastech, kde byla nejčastěji vyvedena jen jedna generace lýkožroutů, se zvýšením teploty a prodloužením optimálních podmínek pro vývoj, může realizovat i dvougenerační cyklus. Ve středních a nižších polohách je zvýšená pravděpodobnost i cyklu třígeneračního. Vhodná pěstební opatření mohou optimalizovat tyto teplotní podmínky a snížit predispozici lesních porostů k poškození vichřicí a napadení

kůrovcem (Brang, 2001; Dobbertin, 2002; Frehner et al., 2007). Pěstební opatření by tak měla být uplatňována především na topograficky exponované lení porosty, jako jsou rozsáhlé monokultury, porosty na návětrných svazích a místa s vyššími teplotami (Stadelmann et al., 2014).

3.1.5. Obranyschopnost smrku

Obrana jehličnanů se vyvíjela pod mnohostranným abiotickým a biotickým tlakem po miliony let. Projev a spouštění obranných mechanismů se u jednotlivých dřevin podstatně liší a je základem genotypových, fenotypových i ontogenetických variací. Obrana a obranyschopnost stromů je silně formována podmínkami prostředí, jako je světlo a teplota (Berini et al., 2018; Ferrenberg et al., 2017). Vnější vlivy na organismus stromů, tak hrají zásadní roli ve vitalitě a následné obranyschopnosti proti biotickým a abiotickým vlivům. Ovlivňují fyziologii a biochemii stromů se silnými účinky na transpiraci a tok mízy, stejně jako konstitutivní a indukované obranné vlastnosti (Franceschi et al., 2005; Huang et al., 2020; Netherer et al., 2021). Z výzkumů prováděných Baierem (1996), vyplývá, že tloušťka floému, kůry a také hustota pryskyřičných kanálků jsou důležitými anatomickými znaky ovlivňujícími odolnost smrku ztepilého proti napadení lýkožroutem smrkovým.

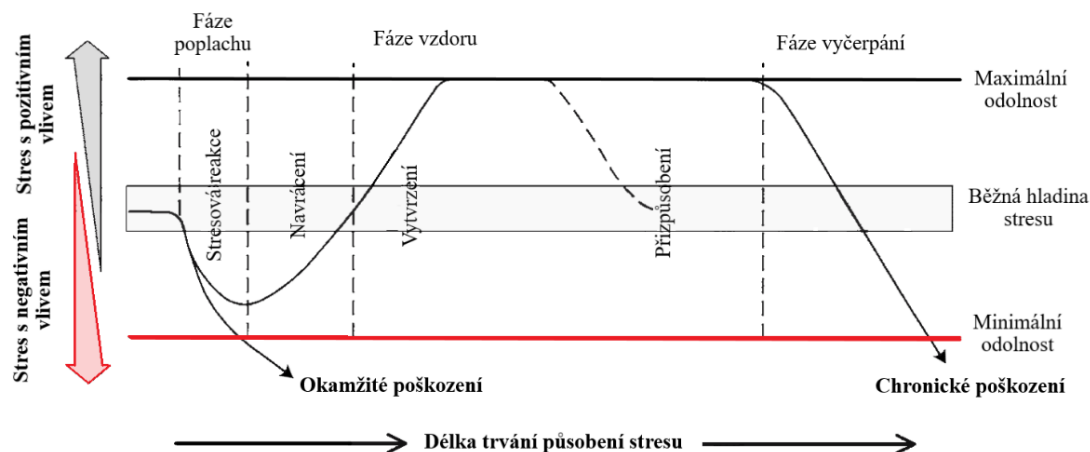
Z terénních výzkumů Netherer et al. (2015) vyplývá že, snížené zdroje vody anebo uhlíku mají přímý dopad na produkci pryskyřice, především u stromů namáhaných suchem, což také ukázalo výrazné snížení přírůstu větvíček a jehličí. V určitých případech je dokonce zjištěno, že u jedinců v jehličnatých lesích se tok pryskyřice dokonce zastavil, v případech velmi vážného nedostatku vody, ale měl tendenci se zvyšovat s mírným až středním suchem (Baier et al., 2002; Gaylord et al., 2013; Netherer et al., 2015).

3.2. STRESY

Organismus smrku ztepilého trpí stresem z nedostatku vláhy přibližně pod 600 mm ročního srážkového úhrnu. Protože jeho kořenový systém pronikající jen několik desítek centimetrů do půdy totiž není schopen využívat stále klesající hladinu vody. Z těchto důvodů se snižuje jeho obranyschopnost proti biotickým a abiotickým

vlivům. Míra stresu organismu stromů je ovlivněna stavem vody přímo v daném organismu, která je však ovlivněna zásobou vody v půdě, ta přímo souvisí s přírodními podmínkami počasí v regionu, což koreluje s tokem pryskyřice (Netherer et al., 2015).

Obecně je stres definován jako environmentální faktor, který vyvolává v organismu potenciálně škodlivé chemické nebo fyzikální změny. Při náhlém poklesu vody, minerálů a přísunu živin z půdy začíná být strom stresován nedostatkem potřebných složek pro fungování organismu. Také teploty, doba a míra slunečního svitu, převládající náporů větrů mohou na organismus působit jako abiotický stresový faktor, a tak dochází k počáteční fázi stresu (Obrázek 1). V případě napadení stromu dochází k biotickému stresu, který může být zapříčiněn herbivorem nebo škodlivým houbovým patogenem. Na následujícím Obrázku 1, je znázorněn průběh stresu organismu smrku ztepilého.



Obrázek 1 Fázový model stresových událostí a reakcí u smrku. Graf znázorňuje míru stresu v délce trvání a reakce organismu smrku. Vliv stresových faktorů destabilizuje životně důležité struktury a funkce, včetně „fáze poplachu“, ve které dochází k funkčnímu poklesu, reakci na stres, ty jsou doplňovány protiakcemi, které mohou vést k nadměrnému odolávání (fáze vzdoru, vytvrzení). Hladina stresu se může pohybovat od hranice minimální odolnosti až do maximální odolnosti. Při dlouhodobém vystavení konstantní stresové zátěži vzniká vyšší stupeň odolnosti, což může vést k re-stabilizaci (přizpůsobení). Ale pokud je organismus přetížen okamžitým akutním nebo chronickým stresem, dochází k nevratnému poškození (Larcher, 1995).

V aktuální situaci je nejčtenější stresový faktor oslunění a zvyšující se průměrné teploty v průběhu roku, takže v lesních porostech dochází nejčastěji k akutnímu stresu vysokými teplotami. Míra a průběh stresu lesních porostů je pak hlavním faktorem při náchylnosti k napadení kůrovcem. Tento environmentální stres významně ovlivňuje kolonizaci lesních porostů a může tak vyvolat přechody

z endemického na epidemický vývoj kůrovce. S návazností na tento výrok můžeme momentální kůrovcovou kalamitu v rámci celé Evropy označit, že probíhá epidemickým vývojem (Berryman et al., 1989; Kausrud et al., 2012; Raffa et al., 2008).

Stav a vitalita stromu ovlivňuje vznik stresových situací. Odolnější a vitální stromy, které mají optimum živin jsou schopny odolat, nebo odolávat po delší dobu, vystavení stresovému faktoru bez toho, aby danému stresu podlehly. To však nemusí platit u jedinců, kteří ještě před vystavením stresovým faktorům jsou méně vitální, bojují s napadením určitým patogenem nebo rostou na méně vhodném stanovišti (Baier, 1996). Krátkodobé až střednědobé reakce na abiotický a biotický stres zahrnují vytváření traumatických pryskyřičných kanálků, které potenciálně poskytují dodatečnou udržitelnou ochranu stromům proti biotickým škůdcům (Baier et al., 2002; Netherer et al., 2021).

3.2.1. Metabolismus stromů při stresu

Organismy reagují na abiotický a biotický stres strategickým přerozdělováním zdrojů uhlíku, dusíku a vody k biosyntéze metabolických sloučenin. To jsou sloučeniny, které se přímo podílejí na růstu, vývoji a reprodukci, se nazývají primární metabolity, zatímco sekundární metabolity plní ostatní, ale velmi důležité funkce, jako je obrana proti herbivorům (Mithöfer & Boland, 2012).

V závislosti na působení vnějších vlivů prostředí dochází ke spouštění nebo zastavování určitých mechanismů organismu stromu. Teplota a sucho neustále snižují napětí vody v organismu, především v xylému. Dřeviny s převážně izohydrickým chováním, jako je čeleď borovicovitá (*Pinaceae*), netolerují pokles vodního potenciálu pod určitou hodnotu a reagují uzavřením svých průduchů, aby se zabránilo ztrátě vody (Moran et al., 2017; Sevanto et al., 2014). Uzavření průduchů vede ke snížení dostupnosti uhlíku pro primární a sekundární metabolismus. Zejména stres ze sucha ovlivňuje investice uhlíku do růstu rostlin a základních životních mechanismů, jako je dýchání a obrana stromu (Adams et al., 2013; McDowell et al., 2008).

Důležitý prvek je uhlík, ten je asimilován rostlinami fotosyntetickou absorpcí atmosférického CO₂, kde sluneční energie fixuje chemické vazby sloučenin bohatých

na uhlík, zejména cukrů a škrobu, označovaných jako nestrukturální sacharidy. Ty jsou pak rozdělovány mezi několik spotřebních míst v rostlině, včetně dýchání, strukturálního růstu, reprodukce, skladování a obrany. Uhlík je rozdělován mezi primárním (růst, dýchání a osmoregulace prostřednictvím nestrukturálních sacharidů) a sekundárním metabolismem (ochrana a obrana prostřednictvím sekundárních metabolitů) v reakci na vnější a vnitřní podněty. Stromy mohou přednostně přidělovat uhlík do sekundárních metabolitů spíše než do růstu, protože jejich dlouhá životnost zvyšuje riziko vystavení obdobím abiotického a biotického stresu (Huang et al., 2020). Průběh stresu je znázorněn na Obrázku 1.

Jehličnany mohou optimalizovat svou obrannou kapacitu jak prostřednictvím konstitutivních (vždy přítomných) sekundárních metabolitů, které snižují pravděpodobnost úspěšného útoku herbivorů. Tak prostřednictvím indukovaných sekundárních metabolitů, které jsou nově produkovány po útoku nebo zranění a jsou obvykle účinnější proti konkrétnímu škůdci (Franceschi et al., 2005; Kessler, 2015). K investicím do indukovaných sekundárních metabolitů dochází pouze v případě potřeby, a proto se rostliny mohou vyhnout zbytečným výdajům v nepřítomnosti škůdců. Aktivace, syntéza a akumulace kombinovaných konstitutivních a indukovaných sekundárních metabolitů však může být příliš pomalá na to, aby dosáhla potřebné účinnosti proti masově útočícím škůdcům a zabránila smrtelnému poškození (Boone et al., 2011).

Z biochemického hlediska je reakce stromů na stres velmi komplexní a složitý mechanismus. Zahrnuje univerzální znaky přítomné ve všech rostlinách, ale zahrnuje také specifické chování, které se nachází pouze u určitých druhů. Smrková kůra obsahuje četné terpenické a fenolické látky, které jsou důležité pro agregaci kůrovce a úspěšnost napadení. Když stromy pociťují nedostatek vody v půdě, exprese genů souvisejících s určitými proteiny a rostlinnými hormony, jako je kyselina abscisová (ABA), ale také kyselina jasmonová, kyselina salicylová a ethylen, jsou regulovaně navyšovány (Eldhuset et al., 2013; Jackson et al., 1995; Tan & Blake, 1993).

3.2.2. Abiotické stresy

Abiotické stresy, jsou stresy, které nejsou způsobeny živými organismy. Jsou to stresy vzniklé působením abiotických stresorů na organismus.

Řadíme sem stres z nedostatku světla, vody a kyslíku. Také stres z nadbytku světla, stres vyvolaný vysokou nebo nízkou teplotou, mechanický stres, námrazy, vítr a sucho. Nedostatečné srážky během roku a snížená schopnost krajiny zadržovat vodu, stresují lesní porosty suchem. Porosty mohou být stresovány silnými a nárazovými větry, které jsou také příčinou rozsáhlých větrných disturbancí.

Jeden z nejčastějších abiotických stresů v lesních porostech je stres z tepla a nadbytku světla způsobený náhlým osluněním na čerstvě vzniklých porostních stěnách. Příliš silné a dlouho trvající oslunění stresuje porosty a může ovlivnit stav vody v daném prostředí (Netherer et al., 2015).

3.2.2.1 Stres suchem

Experimentální pozorování Netherer et al. (2015) prokazuje, že mortalita z důvodu sucha je přímo propojena se sníženým tokem pryskyřic nebo i se sníženou hustotou a plochou pryskyřičných kanálků, které se podílí na obraně stromu proti biotickým škůdcům (Gaylord et al., 2013).

Stres ze sucha může mít negativní, neutrální nebo dokonce pozitivní účinky na konstitutivní (neustálou) a indukovanou (po napadení herbivorem) obranu stromů v závislosti na intenzitě a frekvenci spouštěcí události a době zotavení (Ayres & Lombardero, 2000; Eyles et al., 2010; Koricheva et al., 1998; Niinemets, 2010).

Vztah mezi nestrukturálními sacharidy a sekundárními metabolity se během sucha může měnit s přítomností hmyzu. Když však velké sucho způsobuje omezení zdroje, nestrukturální sacharidy jsou vyžadovány pro život udržující funkce, a proto jsou méně dostupné pro konstitutivní sekundární metabolity. Empirické důkazy o tom, jak velké sucho ovlivňuje indukovatelnost sekundárních metabolitů, jsou stále vzácné, protože experimenty se suchem a biotickým stresem jsou v této oblasti náročně proveditelné (Huang et al., 2020).

3.2.2.2. Akutní stres na porostní stěně

Odstranění stromů v porostu a vznik porostních stěn, má za následek náhlé oslunění, které stresuje stromy a vytváří optimální mikroklima pro napadání stromů lýkožroutem smrkovým (Kautz et al., 2013). Stromy na nově vytvořených okrajích lesa nejsou přizpůsobeny na vysoké teploty a zvýšenou sluneční radiaci. Akutní náhlý stres z oslunění bez jakékoli předchozí adaptace a změna mikroklimatu, zejména

na jižně orientovaných porostních stěnách, může mít za následek zvýšenou míru transpirace nebo i poškození floému teplem (Kautz et al., 2013). Různé stresové faktory, jako je depozice kyselin, hnojení, těžké kovy a ozon mohou snížit biomasu, délku a stupeň větvení jemných kořenů stromů a snížit ektomykorhizní kolonizaci jemných kořenů stromů, která je nápomocným symbiontem v oblasti příjmu živin. Na trvalém okraji porostu mají stromy dobře vyvinuté koruny, které sahají až k zemi a chrání kmen před slunečním zářením. Velké koruny dále zajišťují vysoce účinnou fotosyntézu a přebytek vytvořených látek lze přiřazovat do obranného metabolismu stromů (Häberle et al., 2009).

3.2.3. Biotické stresy

Biotické stresy jsou stresy, které přímo souvisí se živými organismy, jsou to následky působení biotických stresorů na organismus v daném prostředí. Řadíme sem stres z napadení škůdcem, okusem zvěří, škod způsobených člověkem a stres vyvolaný napadením patogenem. Při napadení stromu houbovým patogenem dochází k biotickému stresu. Smrk ztepilý často bývá napadený houbou václavkou, ta degraduje dřevní vlákna a může způsobit celkový rozpad kmene stromu. Václavka (*Armillaria*) zvyšuje stres a náchylnost k napadení smrku ztepilého kůrovcem (Grodzki, 2007; Jakus, 2001).

Jeden z nejčastějších biotických stresů v lesních porostech je stres vznikající po napadení lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*). Po napadení strom upadá do počáteční fáze stresu a aktivuje svoje obranné mechanismy a přerozděluje živné zdroje na funkci sekundárních metabolitů sloužících na obranu (Mithöfer & Boland, 2012). Příliš čtné a dlouho trvající napadení ovlivňuje míru stresu v organismu daného stromu (Biedermann et al., 2019; Huang et al., 2020; Netherer et al., 2021).

Změnou klimatu v lesních porostech se mění i složení biodiverzity a dochází ke zvyšování výskytu hmyzu a patogenů, pro které teplo a sucho hraje důležitý faktor. Organismy potřebující zastínění a vláhu se stahují pryč nebo odumírají. Výskyty hmyzu a patogenů, které se často vyskytují současně se suchem, byly hlášeny jako důležitý faktor při úbytku lesů (Kautz et al., 2017).

3.3. LÝKOŽROUT SMRKOVÝ

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) je 4-5,5mm veliký brouk z čeledi nosatcovití (*Cuculionidae*) spadající do podčeledi kůrovci (*Scolytinae*). Řadí se do rodu lýkožroutů (*Ips*). Tento brouk (Obrázek 2) je tmavě hnědý až téměř černý, lesklý s odstálými zlatavými chloupky se zešikmenou zádí krovek s typicky uspořádanými zoubky (Zumr, 1985).



Obrázek 2 Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) (Autor: Pavel Krásenský-InsectFoto).

Jarní rojení začíná v nižších a středních polohách na přelomu dubna a května v závislosti na teplotách. Lýkožrout začíná být letově aktivní až při teplotách nad 16 °C, které trvají několik po sobě jdoucích dnů. Na stromy nalétnou jako první pionýrstí brouci, samečci, kteří

po náletu na smrky začnou tvořit snubní komůrky a produkovat agregační feromony, tím zahájí hromadný nálet. Na jednoho samečka připadne jedna až tři samičky. Po spáření ve snubní komůrce vytváří každá samička svoji matečnou chodbu, kde klade vajíčka, kterých je v průměru kolem šedesáti. Klazení vajíček zabere okolo sedmi dnů. Do osmnácti dnů se z vajíček líhnou larvy, jejich vývoj trvá v rozmezí sedmi až padesáti dnů s ohledem na teplotní podmínky. Vývoj kukly trvá v průměru osm dnů. Vylíhlí brouci jsou zpočátku bílí, postupně žlutnou, hnědnou a pohlavně dozrávají. Přitom prodělávají zralostní žír, a to z pravidla na místě vylíhnutí. Toto období trvá dva až tři týdny. Celkový průběh vývoje za normálních podmínek trvá šest až deset týdnů. V podmínkách střední Evropy má lýkožrout v nižších polohách zpravidla dvě pokolení, ve vyšších polohách pak pouze jedno pokolení. Za příznivých klimatických podmínek může být počet pokolení o jednu generaci navýšen (Wermelinger, 2004).

3.3.1. Pohyb lýkožrouta smrkového v lesních porostech

Vzdálenost stromů hraje podstatnou roli v průběhu napadání porostů lýkožrouty. Brouci při krátké letové vzdálenosti a při velkém množství jsou schopni úspěšně napadnout i zdravý a nestresovaný porost, který není schopen odolávat při takovéto hustotě brouků. Zvyšující se vzdáleností od zdroje se brouci stávají stále

více závislími na hledání oslabených stromů, jako jsou stromy namáhané sluncem (Kautz et al., 2013). Mezi místy, kde došlo k novému napadení kůrovcem v průběhu roku a původně napadenými místy, byly zaznamenány z převážné části (83 %) vzdálenosti kratší než pět set metrů. Nečetnější napadání a shlukování od primárně napadených stromů se ukázalo, že je ve vzdálenostech třiceti až pětadevadesáti metrů. Je pravděpodobné, že zdrojem nových napadení jsou kůrovci, kteří vylétávají z blízkých napadených stromů téhož roku nebo roku minulého, takto se model šíření dá předpovídat (Stadelmann et al., 2014).

Pohyb lýkožrouta smrkového v lesním porostu je silně ovlivněn místními větrnými režimy, teplotou a strukturními rysy zalesněné krajiny. Převládající větry a struktura krajiny tak má za následek výslednou pozici brouků. Bylo zjištěno, že rojení se koncentruje v přechodových zónách mezi vnitřními lesními oblastmi chráněnými před větrem a holinami vystavenými větru (Mezei et al., 2011; Netherer & Hammerbacher, 2022). Primárními faktory ovlivňující náchylnosti stromů k napadení kůrovcem jsou vítr a zvýšené teplotní poměry na okrajích lesních porostů a na osluněných odhalených částech kmenů (Majdák et al., 2021; Marešová et al., 2020). Jeden z hlavních faktorů aktivity je tak teplota, která přímo ovlivňuje ektotermní organismy, v experimentu Netherer et al. (2015) bylo pozorováno, že většina pohybů lýkožroutů do a z útočných boxů, a dokonce i pokusy o zažránění, byla vždy v případech teplot nad 20 °C. Brouci dokonce přestali opouštět startovací lahve, kam byly vloženy, pod teplotou vzduchu 16 °C, což je teplota, která odpovídá známým teplotním limitům pro let kůrovce (Lobinger, 1994; Wermelinger, 2004). Za dostatečně vysokých teplot obecná aktivita brouků a útoky ustávají koncem léta a na podzim, to je způsobeno pravděpodobně v důsledku snížené aktivity při zkracování délky dne anebo sezónního omezení těkavých látek ze stromů (Baier et al., 2007).

3.3.2. Vztah míry stresu porostní stěny a náchylnosti k útoku lýkožrouta

V závislosti na původu okrajů lesa i na jejich různých morfologických strukturách se ukazuje, že okraje lesů jsou náchylné k napadení kůrovcem různými způsoby. Dle výzkumu prováděného Kautz et al. (2013) porostní stěny, které byly

v blízkosti s kůrovcem dříve napadenými stromy, vykazují vyšší pravděpodobnost napadení než souvislý porost a přirozené okraje lesa. Porostní okraje směřující na sever, kde jsou nízké teploty, vykazují nejnižší riziko následného napadení ve srovnání s okraji směřujícími na jih, kde jsou teploty vysoké, ty mají dvakrát vyšší míru napadení. Důležitost okamžitých těžebních opatření pro ochranu hospodářského lesa je nezpochybnitelná. Výsledky výzkumů Kautz et al. (2013) také dokazují opačný účinek odstraňování napadených stromů. Zatímco správci starající se o lesy odstraňují napadené stromy, aby zabránili přímému šíření brouků, neúmyslně zvyšují pravděpodobnost, že zbývající stromy budou napadeny kůrovci. A tak se nabízí, že v případě, kdy napadené stojící stromy jsou detekovány příliš pozdě, to znamená, že jehličí a kůra opadají a brouci se již přemístili ze svého hostitele. Je lepší tyto „vylítané“ stromy ponechat, aby se zastínil potencionální nově vzniklý okraj živého lesa a snížilo se riziko dalšího napadení (Kautz et al., 2013).

Smrková kůra obsahuje četné terpenické a fenolické látky, které jsou důležité pro seskupování kůrovce a úspěšnost napadení. Lýkožrout smrkový je spojován s četnými symbionty ofiostomatoidních hub s mnohočetnými účinky na život brouků. Tyto symbiotické houby degradují smrkové toxiny sloužící na obranu, pomáhají tak vyčerpávat obranyschopnost stromů. Také produkují semiochemické látky a případně i poskytují výživu broukům. Brouci mají také symbiotický vztah s bakteriemi v jejich střevě (Netherer et al., 2021). Avšak při vysokých koncentracích monoterpenů ve floému dochází u napadení stromu k usmrcení kůrovce i jejich bakteriálních symbiontů (Chiu et al., 2017; Raffa, 2014). Tyto interakce jsou složité, protože kůrovci také využívají nižší koncentrace monoterpenů jako podněty, které usnadňují lokalizaci hostitele. Kromě toho kůrovec využívá monoterpeny jako stimulatory, prekurzory a synergisty agregačních feromonů (Blomquist et al., 2010; Chiu et al., 2018) a některé bakterie symbiotizující s brouky degradují monoterpeny (Boone et al., 2013).

Schopnost kůrovců přežít závisí na jejich smyslech, které zprostředkovávají vnitrodruhové a mezidruhové interakce s houbami, rostlinami a dalšími mikroorganismy. Fytofágní hmyz rozlišuje pachy hostitelských organismů od ne – hostitelských na základě specifických směsí sloučenin (Bruce & Pickett, 2011). Ve studii Lindelöw et al. (1992) bylo zjištěno, že těkavá směs uvolněná z čerstvě pokácených smrků neprojevila sama o sobě atraktivní účinky pro lýkožrouta

smrkového (*Ips typographus*). Avšak strom vystavený slunci s vyšší teplotou kůry emituje zvýšené množství těkavých organických látek, a tak je snadněji lokalizovatelný brouky (Hietz et al., 2005). Hlavní složka pryskyřice, pinen, však zvyšuje přitažlivost brouků na jejich agregační feromon, látky produkované smrkem tedy fungují jako atraktanty pro kůrovce pouze v synergii s feromonem (Netherer et al., 2021). Náhlé oslunění a změna mikroklimatu na čerstvé porostní stěně nepříznivě ovlivňuje náchylnost smrků a procento pravděpodobnosti, že dojde k úspěšnému ataku lýkožroutem smrkovým se zvyšuje (Kautz et al., 2013; Stříbrská et al., 2022).

Taktéž fakt, jako je rozsáhlý výskyt smrkových monokultur, bez jakékoliv příměsi jiné dřeviny nacházející se na většině napadených ploch, této situaci nepřidává, ba naopak přispívá k rychlosti šíření. Vliv větrných disturbancí přináší změnu mikroklimatu, větrná bouře, která zasáhla oblast ve Švýcarsku, poškodila přes čtyři sta padesát míst, které v následujících letech iniciovaly masové zamoření lýkožroutem smrkovým (Stadelmann et al., 2014). Dostatečná nabídka hnízdišť na stromech pokácených vichřicí, které zcela postrádají indukované obranné mechanismy, usnadňuje hromadné útoky a rychlý populační růst kůrovce (Hroššo et al., 2020; Kärverno et al., 2014; Schroeder, 2010).

Klimatické podmínky a podmínky prostředí na porostních stěnách ovlivňují a stojí za napadáním smrkových lesů kůrovcem, to totiž velmi významně koreluje s deficitem letních srážek a zvýšenou teplotou (Baier et al., 2007; Faccoli, 2009; Marini et al., 2012, 2013). V porovnání souvislých lesních porostů a čerstvě vytvořených okrajů lesa nejsou tyto čerstvé porostní stěny náchylnější k napadení lýkožroutem. Ovšem mikroklimatické podmínky okrajů lesa a pachové signály v podobě terpenů od stojících okrajových stromů a zbytků těžby, po snížení prvotní vysoké koncentrace, podporují rojení brouků. Napadání lýkožroutem smrkovým ve fragmentovaných lesích tak pravděpodobně závisí na hustotě dané populace a na načasování predisponujících abiotických poruch a těžebních událostí (Stříbrská et al., 2022).

Efekt oslunění na vymýcených okrajích lesů, vytvořený sanitární těžbou nedávných napadení, se ukázal jako důležitý faktor zvyšující pravděpodobnost následného napadení lýkožroutem i když v blízkosti okraje lesa není napadený porost (Kautz et al., 2013). Nejčtenější zaznamenané útoky lýkožroutů odpovídají obdobím jarního a letního letu v přirozeném prostředí. I v případě simulace, výběru hostitele a načasování kontaktu mezi brouky a stromy. Tato dynamika aktivity brouků byla

pravděpodobně způsobena časovými změnami v chemických stimulech a teplotě vzduchu. Stromy jsou tak pro rojící se brouky nejatraktivnější po zimě v důsledku mobilizace vody a živin a pravděpodobně vysokými emisemi těkavých atraktantů (Baier et al., 2002). Avšak v tomto období stromy mají dostatek živin, a tak jsou vysoce obranyschopné. Důležitým faktorem je také to, že okraje porostů jsou navíc prvními překážkami v letu, na které se kůrovec při opuštění zimovišť a hledání hostitelských stromů mimo uzavřené lesní porosty přibližuje (Stříbrská et al., 2022).

Výzkum smrků ztepilých, prováděný Netherer et al. (2015) v Rakousku, zaznamenal jeden strom, u kterého byl naměřen výrazně nižší vodní potenciál ve větvičkách a vyšší tok pryskyřice než u ostatních stromů ve stejný čas, protože, bylo zjištěno, že byl silně napaden patogenní houbou václavka (*Armillaria*). Ta by měla zvyšovat stres a následnou náchylnost k napadení smrku ztepilého kůrovcem (Grodzki, 2007; Jakus, 2001). Stromy na stejné ploše byly schopny zabránit většině napadení a byly pro brouky stejně atraktivní, jako tento oslabený strom, napadený václavkou (Netherer et al., 2015).

Po překročení určitého prahu extrémního stresu se přijetí lýkožrouta smrkového snižuje i přes oslabené obranné systémy potenciálních hostitelů. To znamená, že jedinec, který je pod velkým tlakem ze stresu a je oslabený ve svých funkčních mechanismech, nemusí být po nějaké době náchylnější k napadení, může se ubránit tlaku stresu a přizpůsobit se (Obrázek 1, Přizpůsobení), což se dá přirovnat k imunitní reakci po očkování. Nicméně oslabené stromy mohou stále představovat atraktivního hostitele pro další sekundární druhy kůrovců (Netherer et al., 2015).

Navzdory potenciálním spouštěcím efektům deficitů srážek stále chybí konkrétní důkazy, které by přímo spojovaly fyziologický stres stromů vyvolaný osluněním a jejich predispozici k napadení porostních stěn kůrovcem. Vztah míry stresu stromů a jejich náchylnosti k útoku lýkožrouta smrkového závisí na mnohých faktorech, které ovlivňují zejména průběh stresu v čase a jak se s ním daný jedinec je schopen vypořádat. Mnoho aspektů interakcí mezi hostitelskými stromy a kůrovci v měnícím se klimatu není plně pochopeno (Biedermann et al., 2019; Huang et al., 2020; Netherer et al., 2021). A je tak potřeba dalších podrobných terénních výzkumů zabývajících se touto problematikou, aby byly odhaleny a posouzeny všechny aspekty.

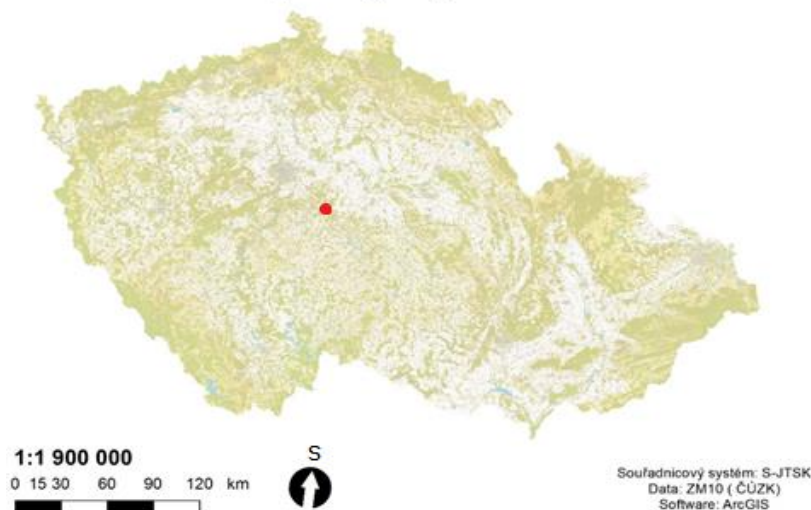
4. METODIKA

Část metodiky obsahuje všechny metodické postupy. Vše je popsáno podrobně a detailně tak, aby bylo možné terénní práci zopakovat.

4.1. CHARAKTERISTIKA ÚZEMÍ

Lokalita, kde byl výzkum prováděn se nachází na území České republiky ve Středočeském kraji, znázorněno na přiložené mapě Obrázek 3. Nachází se na katastrálním území Stříbrná skalice, které se rozpíná na přírodní lesní oblasti Středočeská pahorkatina, ta je se svou rozlohou přes šest tisíc km² nejrozsáhlejší pahorkatinou na našem území.

Umístění plochy experimentu v ČR



Obrázek 3 Umístění plochy experimentu v rámci České republiky (ČÚZK).

4.1.1. Klimatická charakteristika

Území leží v Posázavském bioregionu, ten je charakteristický ochuzenou mezofilní biotou, která je tvořena acidofilními doubravami a podružně též květnatými bučinami a dubo-habřinami. Dle Zlatníkova systému lze řadit do 4. bukového, v údolí Sázavy do 3. dubovo-bukového vegetačního stupně (Culek et al., 2013). Studovaný region je považován za teplejší a sušší oblast, která se vyznačuje průměrnou roční teplotou 7–7,5 °C ve vegetační sezóně a průměrným ročním úhrnem srážek 600 mm (Tolasz et al., 2007). Dle porostních map se na dané lokalitě má přirozeně vyskytovat

oglejená svěží jedlo-dubová bučina modální s lesním typem 3O1, svěží dubová bučina sušší s lesním typem 3S4 a lesní vegetační stupeň dubo-bukový. Lokalita spadá do klimatického regionu č. 5, jehož charakteristika je blíže specifikována v Tabulce 2.

Tabulka 2 Charakteristika klimatického regionu číslo pět, region je mírně teplý, mírně vlhký a má označení MT 2 (eKatalog BPEJ, VÚMOP, 2019).

Základní charakteristika klimatického regionu							
Kód KR	Symbol KR	Charakteristika regionu	Suma dnů teplot nad 10 °C	Průměrná roční teplota °C	Průměrný úhrn srážek (mm)	Pravděpodobnost suchých vegetačních období v %	Vláhová jistota ve vegetačním období
5	MT 2	mírně teplý, mírně vlhký	2200-2500	7-8	550-650	15-30	4-10

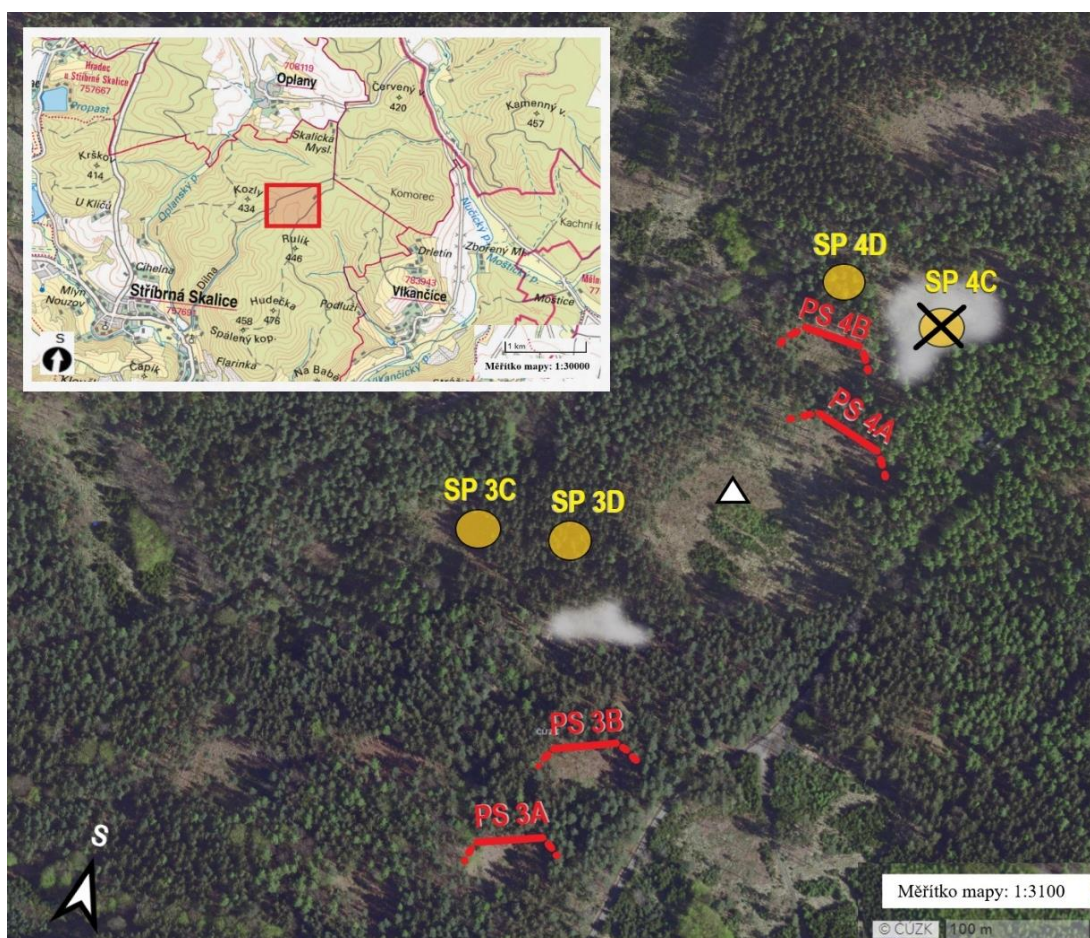
Údaje o srážkách na zájmovém území byly získány z dat ČHMÚ ze meteorologické stanice Ondřejov. Roční průměrný srážkový úhrn pro tuto lokalitu činí cca 636 mm. Viz uvedené hodnoty v Tabulce 3. Největší srážkový úhrn připadá na měsíce od května do října s nejvyšším počtem srážek v červnu. Za posledních pět let srážky významně kolísají a došlo i k poklesu až k hodnotám kolem 460 mm za rok. Což oproti nejvyšším naměřeným hodnotám je pokles o více než 30 %.

Tabulka 3 Množství úhnu srážek v mm, na území Stříbrné skalice, dle meteorologické stanice Ondřejov (ČHMÚ, 2020).

časové období	2015	2016	2017	2018	2019	2020
Leden	67	36	42	31	77	16
Únor	8	55	26	13	38	80
Březen	47	34	43	43	49	57
Duben	28	36	89	15	29	27
Květen	39	56	55	32	96	63
Červen	66	135	79	55	53	126
Červenec	22	94	90	48	70	33
Srpen	89	22	77	43	109	90
Září	18	66	35	55	63	62
Říjen	73	74	104	39	42	105
Listopad	83	38	42	11	40	20
Prosinec	18	39	40	82	22	21
Celkem za rok	558	684	721	466	689	698

4.2. SITUACE EXPERIMENTU

Výzkumná plocha se nachází na katastrálním území Stříbrná skalice v nadmořské výšce 425 m.n.m. Umístění experimentálních ploch je situováno mezi městem Stříbrná skalice a vesnicemi Vlkanečice a Oplany ve smrkových porostech (Obrázek 4). Umístění bylo zvoleno s optimální dostupností, plochy se nachází ve výšce lesních cest zpevněné asfaltové komunikace (lesnické označení L1) a zpevněné sítěrkové cesty (L2). Terén je převážně rovinnatý a půdy obsahují střední nutrienty a jsou částečně glejového typu. Na přiložené mapě (Obrázek 4) je zobrazeno rozložení experimentálních ploch.



Obrázek 4 Rozložení a umístění experimentálních ploch a pod-ploch. Červeně jsou označeny pozice, kde byly založeny čerstvé porostní stěny, které jsou značeny A a B. Žluté kruhy představují pod plochy v souvislém porostu, které jsou značeny C a D. Šedé znázornění je asanovaná část porostu z důvodu napadení lýkožvorcem. Pod-plocha 4C v souvislém porostu byla v průběhu experimentu zamořena lýkožvroucem smrkovým (*Ips typographus*) a asanována (šedé znázornění), její data nebyla zahrnuta do výsledných analýz. Bílý trojúhelník označuje místo umístění meteorologické stanice. PS - porostní stěna; SP - souvislý porost. (Geoprohlížeč zeměměřického úřadu – ortofoto).

4.3. EXPERIMENTÁLNÍ PLOCHA

Experimentální část probíhala v terénu, na školních lesních pozemcích v blízkosti města Stříbrná skalice. Původně bylo založeno šest ploch v roce 2018 ve dvou 90 až 95 let starých alochtonních porostech smrku ztepilého v průměrné nadmořské výšce 430 m n. m. Z těchto ploch byly pro tento výzkum vybrány dvě, plocha 3 a 4, mezi kterými byla nejkratší vzdálenost a byly dobře dostupné. Taktéž z důvodu výskytu lokální meteorologické stanice. Tyto plochy byly monitorovány na vodní potencionál v půdě, tok mízy a teplotními senzory byly měřeny teploty kůry stromů. Následoval výběr míst pro zhotovení čerstvých porostních stěn, které byly vykáceny 21. dubna roku 2020. Začátkem měsíce dubna roku 2020, byly na vybrané stromy přidělaný rámečky potřebné pro uchycení boxů proto, aby se zabránilo zápachu z lepidla (případnému ovlivnění brouků) a došlo k dostatečnému vytvrdnutí. Následný výzkum probíhal od 7. května do 12. srpna roku 2020.

Vybrané plochy 3 a 4, měly každá čtyři pod-plochy, zobrazeny na Obrázku 4. Každá plocha měla dvě pod-plochy porostní stěny označené A, B a také dvě pod – plochy v souvislém porostu označené C a D. Mezi hlavními plochami byla již od roku 2018 nainstalována meteorologická stanice, která zaznamenávala teplotu, srážky a vlhkost. Její umístění je znázorněno na Obrázku 4 bílým trojúhelníkem s černým ohraničením. Vzdálenost mezi dílčími pod-plochami se pohybovala od 60 do 120 m. Souřadnice GPS jednotlivých pod-ploch jsou uvedeny v Tabulce 4.

Tabulka 4 Znázorňuje GPS souřadnice jednotlivých experimentálních pod-ploch. V tabulce je uvedeno vždy označení dané plochy, její poloha a určení (Stříbrská et al., 2022).

Zeměpisná šířka	Zeměpisná délka	Pod-plocha	Porostní stěna (PS) / Souvislý porost (SP)
49.910822	14.873961	3A	PS
49.911366	14.874597	3B	PS
49.912771	14.873291	3C	SP
49.912819	14.873778	3D	SP
49.913641	14.876792	4A	PS
49.914351	14.876360	4B	PS
49.914527	14.877892	4C	SP
49.914667	14.877344	4D	SP

Vykáceny byly čtyři holiny z jižní a jihovýchodní strany, tak aby vznikly čtyři čerstvé porostní stěny o délce přibližně 50 m (Obrázek 4). Šířka holin se přibližně rovnala výšce porostu (30 m) a jejich okraje sahaly pod úhlem 45° k přední části porostních stěn.

Na každé porostní stěně a kontrole byly pro výzkum vybrány tři smrky ztepilé na pod-plochu, celkem bylo monitorováno dvanáct stromů na porostních stěnách v první linii a dvanáct stromů na kontrolních plochách umístěných v souvislém porostu. Na porostních stěnách byly stromy ve dvou liniích, a tak pro experiment byly vybrány vždy tři stromy v první linii, tak aby nejlépe odpovídali podmínkám osluněných stromů na porostních stěnách. Pod-plocha 4C, znázorněna na Obrázku 4 (str.33), byla během sezóny 2020 přirozeně napadena lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*) (zjištěné napadení 16.6. 2020) a následně byla vykácena na začátku července 2020. Z tohoto důvodu byla pod-plocha 4C vyřazena z výsledných analýz aby nedocházelo ke zkreslení výsledků. Nakonec tak zůstalo jen jedna dvacet sledovaných stromů, kvůli tomuto napadení.

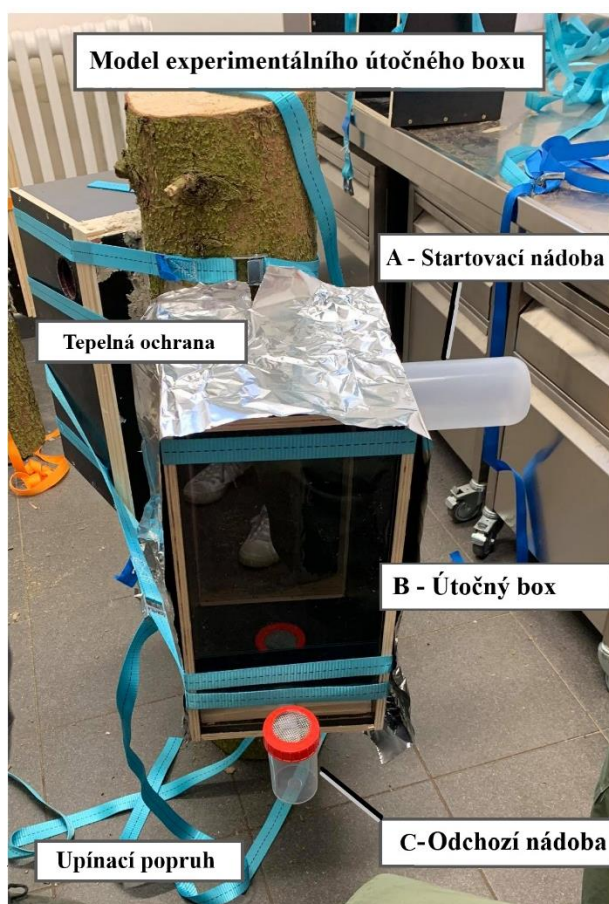
Každé jednotlivé opakování pokusu zahrnovalo měření vlastností stromů a provedení terénních biologických pokusů pomocí útočných boxů. Bylo provedeno ve dvou po sobě jdoucích dnech, během experimentálního období roku 2020 v sedmi termínech, znázorněných v Tabulce 5. Na všech čtyřech plochách porostních stěn (12 stromů) a třech pod-plochách v souvislém porostu (9 stromů) byl měřen tok mízy, tok pryskyřice, teplota kůry a byly provedeny pokusy s napadením kůrovcem. Jednotlivé pozorované stromy byly označeny, pro lepší orientaci, vždy písmenem, číslem plochy (Obrázek 6) a číslem stromu na dané ploše (např. 4A1, 3B3).

Tabulka 5 Data jednotlivých opakování experimentu.

Opakování experimentu	Datum
1	7.-8.5. 2020
2	19.-20.5. 2020
3	27.-28.5. 2020
4	16.-17.6. 2020
5	24.-25.6. 2020
6	30.6.1.7. 2020
7	11.-12.8. 2020

4.4. BIOLOGICKÉ POKUSY S MOŽNOSTÍ VÝBĚRU

Na vybrané stromy na stěně, vystavené oslunění a na stromy kontrolní v zapojeném souvislém smrkovém lese, byly ve výšce čtyř metrů přidělány rámečky, umístěny vždy dva nad sebe. Do těchto rámečků dále byly umístěny útočné boxy s přední transparentní stěnou (Obrázek 5). Boxy byly umístěny na strom vždy dva nad sebou, těsně nad teplotní senzory. Tyto budky sloužili pro biologické pokusy s možností výběru. Bylo vpuštěno kontrolované množství lýkožroutů na strom pomocí startovací nádoby (Obrázek 5, A) a to dvacet jedinců lýkožrouta smrkového



Obrázek 5 Útočný experimentální box s možnostmi volby pohybu: setrvání ve startovací nádobě, možnost pohybu do boxu a po něm, přístup ke kůře stromu a možnost úniku do odchozí nádoby. A – Startovací nádoba, B – Útočný box, C – Odchozí nádoba, (Autor: Stříbrská Barbora).

(*Ips typographus*) při každém opakování. Možnost výběru spočívala v tom, zda se lýkožrouti přemístí ze startovací nádoby do budky, budou se pohybovat po boxu (Obrázek 5, B), pokusí se o zažrání, schovají se za kůrou stromu, napadnou strom nebo opustí útočný box a vstoupí do odchozí nádoby (Obrázek 5, C). Po 24 hodinách setrvání brouků v boxech na stromech, během kterých byla měřena teplota kůry a základní fyziologické parametry, byly zaznamenány počty a místa nalezení brouků.

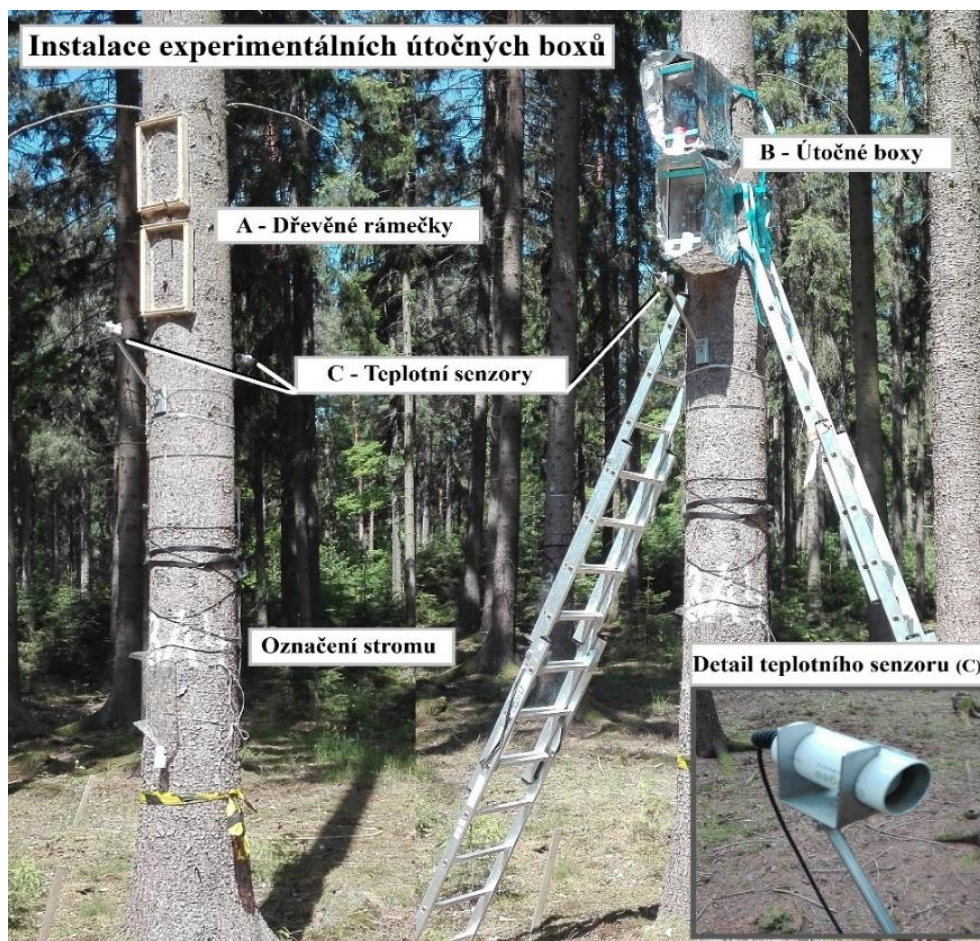
4.4.1. Popis experimentálních budek a rámečků

Budky pro tento experiment byly vyrobeny z překližky o tloušťce 1,5 cm, která měla černou hladkou povrchovou úpravu. Výsledné rozměry budek byly 43x23x25 (v x š x h). Zhotovení probíhalo podle popisu experimentálních výběrových boxů dle pokusu prováděného (Netherer et al., 2015).

Z důvodu, aby simulace podmínek pro závrť lýkožrouta byla co nejbližší k procesu ve volné přírodě budky měli z čelní strany průhledné čiré plexisklo zasazené do drážky v překližce, ve kterém byl ve spodní části otvor pro instalaci nádoby pro brouky, kteří budou chtít box opustit. Tato nádoba byla z průhledného plastu a měla šroubovací víčko s odvětrávací mřížkou. Její výška byla 10 cm a průměr 6 cm, přibližně ve středu byl zhotoven otvor o velikosti průměru 1,5cm, pro vložení gumové trubičky, která sloužila jako přemostění mezi budkou a touto odchozí nádobou zobrazenou na Obrázku 5 (C, str.36). Ta ve finálním umístění směřovala směrem od stromu. Z pravé boční strany, z pohledu zepředu, v horní části byl v budce otvor s plastovým závitem, do kterého se při experimentu zašroubovala průsvitná přibližně 20 cm dlouhá nádoba, do které se při pokusech vkládalo dvacet brouků, také v ní byl umístěný navlhčený papírový kapesník, aby brouci mohli snáze opustit startovní pozici (Obrázek 5, A).

Vnitřní povrch stěn boxu byl zdrsňen, aby usnadnil pohyb broukům. Budky umístěné na porostní stěně byly pokryty hliníkovou fólií (Obrázek 6), z důvodu zabránění přehřívání budky. Budka byla přichycena na strom pomocí dvou popruhů s přezkami, které obepínaly strom. Instalace útočných boxů je znázorněna na Obrázku 6.

Rámečky zobrazené na Obrázku 6 (A), byly obdélníkového tvaru vyrobené ze dřeva, tak aby odpovídali velikosti budek, aby hrana budky zapadla do drážky v rámečku. Rámeček ze strany ke stromu byl přizpůsoben tvaru kmene v horní a spodní části obloukovým vybráním. Celá konstrukce rámečku držela pohromadě pomocí hřebíků v rozích. Na stromy byly přichytávány pomocí cementového lepidla. Než vytvrdlo, byly přichyceny popruhy. Instalace těchto rámečků je na Obrázku 6. Na tyto rámečky poté mohli být připevněny budky a dostatečně pečlivým připevněním se docílilo potřebné těsnosti.



Obrázek 6 Instalace experimentálních útočných boxů a dřevěných rámečků na ploše 3A. Na obrázku můžeme vidět umístění útočných boxů na označených stromech na PS. A - Dřevěné rámečky, B - Útočné boxy, C - Teplotní senzory snímající teplotu kůry stromu z jižní a severní strany (Autor: Kalina Ondřej).

4.5. POPIS EXPERIMENTÁLNÍHO CYKLU

Experimentální cyklus začínal přichycením útočných boxů (Obrázek 6) na strom, pro snazší manipulaci nejdříve spodních, poté horních. Pracovalo se vždy ve trojicích na plochu a to tak, že byly vybráni dva, kteří měli lezecké úvazky, ti pomocí žebříku vylezli do potřebné výšky a zajistili se pomocí jistícího kmenového lana. Následovalo samotné přichycení budek pomocí upínacích popruhů (Obrázek 6). Po umístění budek na porostních stěnách následovalo přichycení vrstvy alobalu, kvůli přehřívání. Biotesty byly zahájeny mezi 9. a 11. hodinou prvního dne experimentů viz Tabulka 5. Následovalo umístění odchozí nádoby (Obrázek 5, C, str.36) a startovací nádoby (Obrázek 5, A, str.36) s dvaceti lýkožrouty smrkovými, kteří nebyli klasifikováni podle pohlaví.

Jedinci lýkožrouta smrkového byli získáni z laboratorního odchovu a z feromonových lapačů. V experimentech 7. května, 19. května, 27. května a 11. srpna byly použity brouci z odchovu. Z feromonových lapačů byli brouci použiti na experimentech 16. června, 24. června a 30. června. Část získávána z lapačů byla z území školních lesních pozemků a část z laboratorního chovu byla získávána z rozmnožovací místnosti na univerzitě kam byly navezeny napadené kusy kmenů smrku ze školních lesních pozemků. Spolu s brouky byl do startovní nádoby vložen navlhčený papírový ubrousek kvůli převozu na plochu, ten byl při aplikaci na strom ještě povytáhnut z nádoby, aby to usnadnilo pohyb broukům. Byl zapsán čas vložení startovací nádoby. Brouci zde byly ponecháni 24 hodin do dalšího dne, kdy byla vyhodnocena aktivita brouků.

Dále na stromech s budkami, 12 stromech na PS a 9 stromy v SP, se měřil tok pryskyřice viz Obrázek 10 (str.41). Měření probíhalo pomocí korkovrtu a kladiva, byl odebrán puk 6 mm průměru, až do vrstvy floému a do této díry byla vložena skleněná trubice o vnitřním průměru 3 mm, vnějším průměru 5 mm a délce 12 cm, zobrazená



Obrázek 7 Kontrola útočného boxu druhý den experimentu, 24 hodin po vložení startovací nádoby na porostní stěně (Autor: Stříbrská Barbora).

na Obrázku 10. Trubice byla umístěna vodorovně ve výšce prsou ze severní exponované strany kmene. Druhý den experimentu, po 24 hodinách, byla zapsána a změřena délka výronu pryskyřice milimetrovým měřítkem. Následovalo sečtení brouků setrvávajících ve startovací nádobě, odebrání nádoby. Sečtení brouků v odchozí nádobě a následné odejmutí. Také útočný box s lýkožrouty byl v pracovním týmu pomalu odejmut a pečlivě prozkoumán (Obrázek 7).

Umístění a počty brouků zažraných, nezažraných, potulujících se a ztracených byly zaznamenány třetí osobou asistující ze země. Následně zapsány do přehledných tabulek, podle

jednotlivých ploch, stromů a dat opakování. Tento postup byl sedmkrát opakován viz Tabulka 5 str.35, současně na porostních stěnách i na plochách v souvislém porostu. Data ze všech prováděných měření byla ve vědeckém týmu, který na výzkumu spolupracoval, společně statisticky zpracována a vyhodnocena.

4.6. TOK MÍZY

Měření toku mízy bylo provedeno na všech pokusných stromech (21). Měření bylo založeno na termodynamickém principu ohřevem dřevní hmoty kolem elektrod z nerezové oceli podle metody tepelné bilance kmene (Čermák et al., 2004). Senzory (Obrázek 8) byly umístěny ve výšce dvou metrů na severní straně kmenu, která nebyla exponována do volného osluněného prostoru. Nevytápěná část kmene stromu je v pevné vzdálenosti od vyhřívané části. Termočlánky zaznamenávají teplotu ve vyhřívané a nevyhřívané části kmene a na základě spotřeby energie (tj. energie potřebná k udržení teplotního rozdílu 1 °C mezi vyhřívanou a nevyhřívanou částí kmene) je vypočítána rychlost transpirace, delší doba transpirace znamená větší tok mízy. Tok mízy ve kmene stromu byl zaznamenáván v deseti minutových intervalech.



Obrázek 8 Umístění senzorů monitorujících tok mízy, zakrytých ochranou termoizolační vrstvou (Autor: Kalina Ondřej).

Během následného zpracování byla nastavena základní linie pro odstranění nočních toků a průtoky mízy byly vyjádřeny v kg za hodinu pro všechny experimentální dny. Instalované senzory byly zakryty termoizolační fólií (Obrázek 8), která chránila senzory před poškozením vnějšími vlivy, ta byla na stromy přichycena pomocí provázků. Napájení všech přístrojů a senzorů bylo zajištěno malou lokální solární elektrárnou tvořenou jedním solárním panelem, která byla zhotovena pro tyto experimentální pokusy.

4.7. TEPLoty KŮRY STROMŮ

Měření teploty na povrchu kůry probíhalo u dvanácti stromů na PS a u devíti stromů v SP. Teploty byly snímány dvěma infračervenými teploměry (Obrázek 6, C, str.38), které byly instalovány těsně pod útočné boxy na jižní a severní straně kmenu



Obrázek 9 Detail infračerveného teploměru (Autor: Kalina Ondřej).

každého sledovaného stromu. Detail infračerveného teploměru je na Obrázku 9. Údaje byly shromažďovány každou hodinu a denní průměrné teploty povrchu kůry byly vypočteny v každý den experimentu (24 hodin od začátku terénních biologických testů).

4.8. TOK PRYSKYŘICE

Na stromech s budkami, 12 stromech na PS a 9 stromy v SP, se měřil tok pryskyřice. Pomocí korkovrtu a kladiva, byl odebrán puk 6 mm průměru, až do vrstvy floému (Obrázek 10) a do této díry byla vložena skleněná trubice o vnitřním průměru



Obrázek 10 Měření toku pryskyřice pomocí skleněné trubice a detail díry po odběru puku (Autor: Stříbrská Barbora).

3 mm, vnějším průměru 5 mm a délce 12 cm, zobrazená na Obrázku 10. Trubice byla umístěna vodorovně ve výšce prsou ze severní exponované strany kmene. Pryskyřice vytékala a plnila trubici po dobu 24 hodin. Začátek a konec experimentů probíhal mezi 15. a 17. hodinou. Délka sloupce pryskyřice ve skleněné trubici byla měřena na milimetrovém měřítku pro výpočet průtoku pryskyřice po dobu 24 hodin za experimentální den.

4.9. STATISTICKÁ ANALÝZA

Pro statistickou analýzu byl použit statistický software R. Spearmanovy koeficienty pořadové korelace a jejich statistická významnost byly posouzeny pomocí funkce `cor.test`. S ohledem na opakovaná měření spolu s dalšími faktory byl použit lineární smíšený model. Všechny vlastnosti byly před parametrickou statistickou analýzou pomocí balíčku MASS transformovány pomocí Box-Cox s optimálním parametrem λ . Jednorozměrný lineární smíšený model byl sestaven v následující podobě:

$$Y = 1\mu + X_1a + X_2b + X_3ab + X_4c + Zd + e$$

Kde Y odpovídá datovému vektoru (Box–Cox-transformované hodnocené vlastnosti), X_n představuje incidenční matice pro příslušný fixní efekt, Z představuje matice výskytu pro náhodný efekt, 1 je vektor jedniček, μ je celkový střední účinek, a je pevný vektor PS/SP, b je pevný vektor opakovaných událostí (data měření), ab je pevný vektor interakce PS/SP s daty měření, c je pevný vektor grafů, d je náhodný vektor pod -ploch, definováno jako: $d \sim \text{MVN}(0, \sigma^2 I_d)$ a e je náhodný vektor chyby, stanoven jako $e \sim \text{MVN}(0, I_n \otimes R)$.

Kde R je matice 7×7 komponent variance-kovariance pro rezidua definovaná jako heterogenní korelace mezi měřeními pro stejného jedince a různými rozptyly na měření; a I_d a I_n představují matice identity odpovídající velikosti.

Smíšené modely byly přizpůsobeny pomocí ASReml-R v4.1 (Gilmour et al., 2015), který k odhadu složek rozptylu používá metody omezené maximální věrohodnosti. Ve všech případech byly zkontrolovány diagnostické grafy z hlediska normality a zjištění potenciálních odlehlých hodnot a rezidua byla zkontrolována Shapiro–Wilkovým testem normality a Breusch–Paganovým testem proti heteroskedasticitě. Dále byly využívány pouze případy neodmítající normalitu a homoskedasticitu, normalitu a homoskedasticitu však nezajistíme tím, že je neodmítneme. K odvození významnosti fixních faktorů byly použity Waldovy testy. Následně byla provedena párová srovnání mezi predikovanými průměry pomocí funkce `PredikcePlus` (Brien Chris, 2021), aby se určila významnost rozdílů PS vůči SP v každém měření.

5. VÝSLEDKY

Výsledky a jejich vyhodnocení bylo získáno spoluprací s týmem, který na tomto experimentu pracoval.

5.1. METEOROLOGICKÁ DATA

Meteorologická data zobrazená v Tabulce 6 byla získána ze stanice, která byla nainstalována mezi hlavními plochami 3 a 4, zaznamenávala teplotu, srážky a vlhkost. Její umístění je znázorněno na Obrázku 4 (str.33) bílým trojúhelníkem s černým ohraničením.

Meteorologická data ukazují trend zvyšujících se teplot v průběhu roku, během měsíce května můžeme pozorovat nejnižší teplotní průměry, a naopak v srpnu nejvyšší. Teplotní maxima a minima vykazují teplotní propady během konce měsíce května a června, které korelují s výskytem srážek v těchto obdobích (Tabulka 6). Je zajímavé, že i přes výskyt srážek v posledním sedmém termínu měření, v měsíci srpnu, je toto období zaznamenáno s nejvyššími denními teplotami i nejvyšší minimální teplotou. Nejvyšší průměrná vlhkost vzduchu byla při pátém opakování, v měsíci červnu, to nesouvisí s teplotami ani s množstvím srážek.

Tabulka 6 Záznam meteorologických dat v průběhu provádění experimentů. Tabulka zobrazuje číslo experimentu, datum, teplotní maxima první den, druhý den, minimální teploty, teplotní průměr, sumu srážek a průměrnou vlhkost vzduchu.

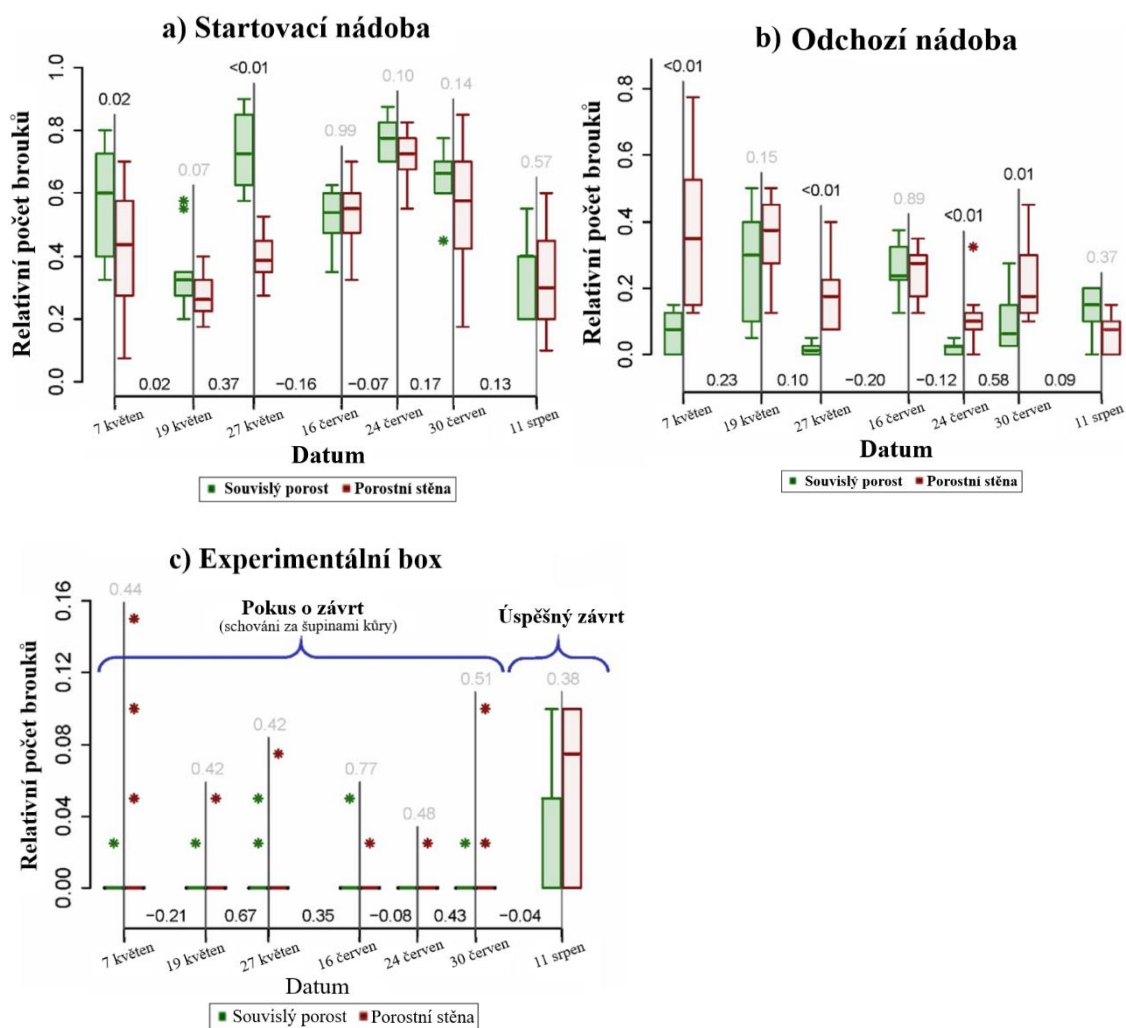
Experiment číslo	Datum	Teplotní maxima 1. den [°C]	Teplotní maxima 2. den [°C]	Minimální teplota [°C]	Teplotní průměr [°C]	Σ Srážky [mm]	Průměrná vlhkost vzduchu [%]
1	7.-8.5.	19,8	22,9	3,1	13,10	0,000	59,20
2	19.-20.5.	24,4	18,0	8,2	16,26	0,000	68,02
3	27.-28.5.	20,5	14,5	9,3	13,59	3,800	71,55
4	16.-17.6.	24,4	23,2	14,1	19,80	0,000	71,75
5	24.-25.6.	20,9	23,3	11,9	16,36	0,400	84,27
6	30.6.-1.7.	24,1	28,0	12,2	19,72	0,000	68,01
7	11.-12.8.	29,6	29,9	15,1	22,21	0,800	79,71

5.2. BIOLOGICKÉ POKUSY ÚTOČNÝCH BOXŮ

Počty brouků zbývajících ve startovacích lahvích byly výrazně nižší v útočných boxech na stromech na PS 7. května a 27. května, zatímco ve odchozích nádobách bylo ve stejných termínech nalezeno více brouků. Ve dnech 24. června a 30. června opustilo box do odchozích nádob také výrazně více brouků. Při srpnovém opakování pokusu s útočnými boxy byli brouci nalezeni v podobně nízkém počtu ve startovacích a odchozích nádobách u stromů obou ploch (Obrázek 11a, b).

Při všech experimentálních opakování od května do července byla afinita kůrovců ke studovaným stromům vyjádřena jejich ukrýváním se pod šupinami kůry, nikoli však úspěšným zažráním (Obrázek 11c). Toto chování bylo výrazně zřetelnější u brouků na stromech na PS a týkalo se 4 % všech brouků v nejméně chladný den pokusu (7. května) a 1–2 % brouků 19. května, 30. května, 24. června a 30. června.

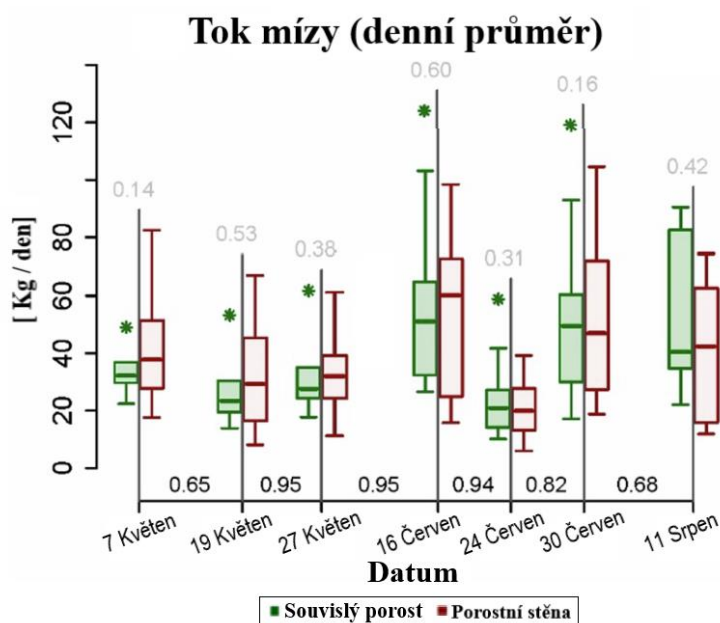
Skutečný závrt (útok) byl pozorován pouze v srpnu, vyšší počet zažrání (7) byl na čtyřech stromech na PS, na stromech v SP byly tři závrtů na dvou stromech. Celkově podíl brouků původně umístěných ve startovacích lahvích, kteří nakonec napadli strom, nepřesáhl 10 %. Během pokusů se nepovedlo dohledat v průměru 9 % brouků.



Obrázek 11 Grafy znázorňující relativní počet brouků v jednotlivých datech opakování. Zobrazeny jsou místa a počty brouků nalezených v biologických pokusech útočných boxů. Jednotlivé grafy zahrnují startovací nádoba (11a), odchozí nádoba (11b), pokus o zažrání - schovávání se brouků pod kůrou a skutečné napadení - závrť (11c). Osa x značí jednotlivé datum (experimenty) a osa y značí relativní počty brouků. Jednotlivé sloupce představují výsledky měření v příslušných experimentálních dnech, stromy v SP znázorněny zeleně a stromy na PS znázorněny červenou barvou. Čísla umístěná na spodní hraně grafu - Spearmanův koeficient korelace mezi experimentálními dny; čísla v horní části grafu - p-hodnoty rozdílů na PS/SP vypočítané lineárním smíšeným modelem; hvězdička znázorňuje signifikanci; linka ve sloupcích značí medián; nad a pod sloupci je vykreslena směrodatná odchylka. PS - porostní stěna lesa; SP - souvislý porost, (Stříbrská et al., 2022).

5.3. TOK MÍZY

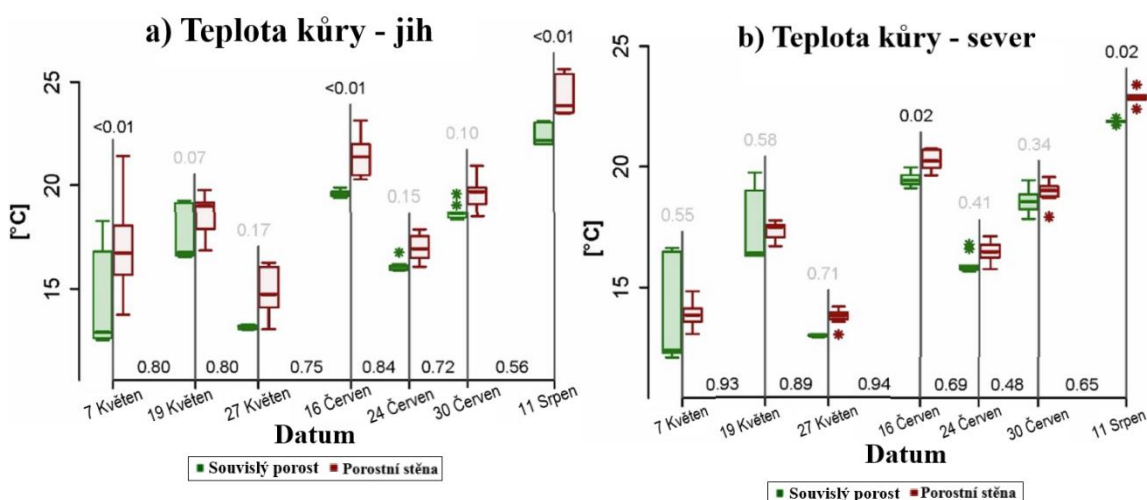
Průměrné denní hodnoty mízy stromů na PS byly mírně vyšší (0,7– 11,1 kg/den) než hodnoty zaznamenané na stromech v SP, a to od května do srpna 2020 (Obrázek 12). Stromy v SP vykazovaly vyšší hodnoty (8,7 kg/den) než stromy na PS pouze 11. srpna. Tok mízy jednotlivých stromů na každé dílčí ploše spolu jasně koreloval ve všech dnech (Obrázek 12, Spearmanův korelační koeficient). Všechny stromy vykazovaly nejnižší průtok mízy 24. června, a to na PS 21,8 kg/den, v SP 20,6 kg/den. Dne 16. června a 30. června přispěly zvýšené srážky (161 mm) k vysokému průtoku mízy. Mírný stres ze sucha v srpnu byl podpořen vysokými nároky na evapotranspiraci při průměrných teplotách 22 °C, doprovázenými nízkými srážkami.



Obrázek 12 Graf znázorňující denní průměr toku mízy v jednotlivých datech opakování. Osa x značí jednotlivé datum (experimenty) a osa y značí hodnoty toku mízy v Kg/ den. Jednotlivé sloupce představují výsledky měření v příslušných experimentálních dnech, stromy v SP znázorněny zeleně a stromy na PS znázorněny červenou barvou. Čísla umístěná na spodní hraně grafu - Spearmanův koeficient korelace mezi experimentálními dny; čísla v horní části grafu - p-hodnoty rozdílů na PS/SP vypočítané lineárním smíšeným modelem; hvězdička znázorňuje signifikanci; linka ve sloupcích značí medián; nad a pod sloupci je vykreslena směrodatná odchylka. PS - porostní stěna lesa; SP - souvislý porost, (Stříbrská et al., 2022).

5.4. POVRCHOVÁ TEPLOTA KŮRY

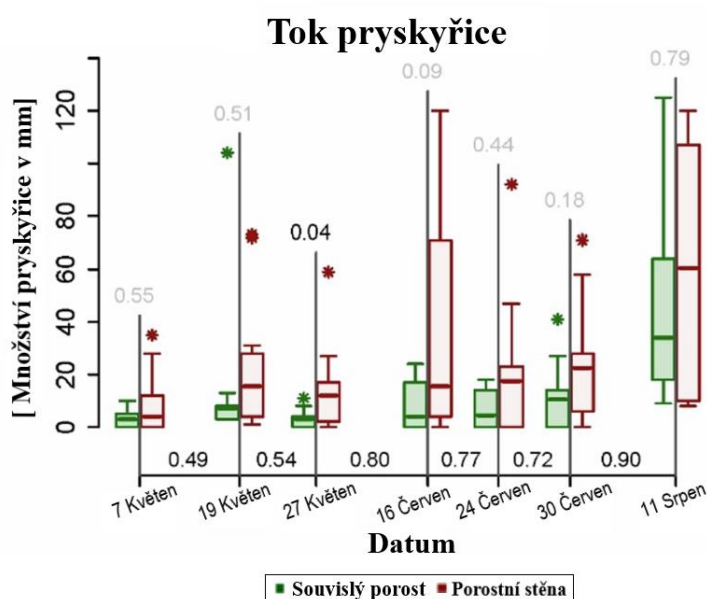
Rozdíly v povrchové teplotě kůry mezi severní a jižní exponovanou stranou kmenů stromů na PS a v SP byly jasně ovlivněny osluněním. Teploty kůry na jižních stranách kmenů byly významně vyšší (1–2,5 °C) u stromů na PS po celou dobu experimentu, s výjimkou 19. května (Obrázek 13a, Tabulka 6), kdy teploty byly ovlivněny skokovým nárůstem teplot přes den. Podobně, jako severní exponované strany kmenů byly teplejší (0,5–1 °C; Obrázek 13b) na PS dne 27. května, 16. června, 24. června a 11. srpna ve srovnání se stromy v SP. Průměrné teploty se lišily mezi jižní a severní stranou kmene o 0,5–2 °C (u stromů na PS) a o 0,1–0,5 °C (u stromů v SP).



Obrázek 13 Grafy znázorňující teploty kůry z jihu (a) a ze severu (b), v jednotlivých datech opakování. Osa x značí jednotlivé datum (experimenty) a osa y značí teplotní hodnoty ve °C. Jednotlivé sloupce představují výsledky měření v příslušných experimentálních dnech, stromy v SP znázorněny zeleně a stromy na PS znázorněny červenou barvou. Čísla umístěná na spodní hraně grafu - Spearmanův koeficient korelace mezi experimentálními dny; čísla v horní části grafu - p-hodnoty rozdílů na PS/SP vypočítané lineárním smíšeným modelem; hvězdička znázorňuje signifikanci; linka ve sloupcích značí medián; nad a pod sloupci je vykreslena směrodatná odchylka. PS - porostní stěna lesa; SP - souvislý porost, (Stříbrská et al., 2022).

5.5. TOK PRYSKYŘICE

Byl pozorován obecný trend zvýšeného toku pryskyřice u stromů na PS a to o 4,5-14 mm delší výron pryskyřice než u stromů v SP. Výrazně delší sloupce vyteklé pryskyřice (v průměru 32,5 mm) byly na stromech na PS naměřeny pouze jednou za sezónu a to 27. května (Obrázek 14). Tok pryskyřice se mezi stromy značně lišil, nicméně tento parametr se zdá být charakteristický pro jednotlivé stromy, jak naznačují vysoké Spearmanovy koeficienty pořadové korelace mezi experimentálními opakováními pro jednotlivé stromy (čísla umístěná na spodní hraně grafu).



Obrázek 14 Graf znázorňující tok pryskyřice v mm, v jednotlivých datech opakování. Osa x značí jednotlivé datum (experimenty) a osa y značí množství pryskyřice v mm. Jednotlivé sloupce představují výsledky měření v příslušných experimentálních dnech, stromy v SP znázorněny zeleně a stromy na PS znázorněny červenou barvou. Čísla umístěná na spodní hraně grafu - Spearmanův koeficient korelace mezi experimentálními dny; čísla v horní části grafu - p-hodnoty rozdílů na PS/SP vypočítané lineárním smíšeným modelem; hvězdička znázorňuje signifikanci; linka ve sloupcích značí medián; nad a pod sloupci je vykreslena směrodatná odchylka. PS - porostní stěna lesa; SP - souvislý porost, (Stříbrská et al., 2022).

5.6. KORELACE

Chování brouků pozorované v biotestech souviselo s různými charakteristikami zaznamenanými na dílčích plochách a na jednotlivých studovaných stromech (Tabulka 7). V experimentech s útočnými boxy počet brouků zbývajících ve startovních nádobách negativně koreloval s tokem pryskyřice, ale nebyl ovlivněn teplotami kůry (Tabulka 7). Počet brouků nalezených v odchozích nádobách byl pozitivně ovlivněn jižně exponovanými teplotami kůry a tokem pryskyřice a negativně koreloval se srážkami. Skutečné napadení zavrtáním pozitivně korelovalo s teplotou vzduchu a kůry, stejně jako s tokem pryskyřice. Pro chování brouků skrývajících se pod kůrou nebyla nalezena žádná korelace s žádnými znaky.

Tabulka 7 Znáznorňuje Spearmanovy koeficienty korelace chování brouků v biologických testech a meteorologických měření. Výskyt brouků: setrvaní ve startovací nádobě, odchozí nádoba, pokus o zažrání – schování se pod kůrou, brouci úspěšně zažraní. Dále tabulka obsahuje tok pryskyřice; povrchovou teplotu kůry na severní a jižní straně; průtok mízy; průměrnou teplotu vzduchu. Žlutá barva značí vysokou nebo vyšší korelaci, modrá značí nízkou korelaci a významnost mezi jednotlivými znaky je vyjádřena tučně zvýrazněnými čísly, (Stříbrská et al., 2022).

	Tok pryskyřice	Teplota kůry – sever	Teplota kůry – jih	Tok mízy	Průměrná teplota vzduchu	Srážky
Startovací nádoba	-0,23	-0,10	-0,17	-0,07	0,03	0,14
Odchozí nádoba	0,20	0,08	0,18	0,04	-0,04	-0,50
Pokus o závrt, schování pod kůrou	0,00	0,11	0,15	0,12	0,10	0,07
Úspěšný závrt	0,20	0,28	0,28	0,03	0,26	0,16

6. DISKUZE

Tato studie zkoumala především predispozici náchylnosti stromů na čerstvých porostních stěnách k napadení lýkožroutem smrkovým. Nejvýraznější změny pozorované u nově založených PS byly rapidně zvýšené povrchové teploty kůry. Dále zvýšený tok pryskyřice u stromů vystavených slunci, zatímco rychlosti toku mízy se významně nelišily od průtoků zastíněných stromů v souvislém lesním porostu. Vodní potenciál půdy byl po celou dobu studie vysoký díky dostatku srážek a klesal až v srpnu kvůli sušším klimatickým podmínkám. Zvýšená pohybová aktivita lýkožrouta smrkového byla pozorována v biologických pokusech na stromech na PS v květnu a červnu, brouci napadali stromy hlavně v srpnu, a to jak na PS, tak v SP. To souviselo s nejvyššími naměřenými teplotami.

V následující části jsou diskutovány pozorované fyziologické změny stromů a chování kůrovce mezi okrajem lesa a souvislým lesem s ohledem na biogeografii, počasí a charakteristiku výskytu kůrovců na studovaném území.

Předešlé výzkumy ukazují že, náhlé oslunění a změna mikroklimatu na čerstvé porostní stěně nepříznivě ovlivňuje náchylnost smrků, procento pravděpodobnosti že dojde k úspěšnému ataku lýkožroutem smrkovým se zvyšuje (Kautz et al., 2013). Náchylnost smrků se v našem případě nepotvrdila, ale bylo zjištěno že, na čerstvé porostní stěně po určité době vzniká optimální mikroklima pro lýkožrouta smrkového, především zvýšené teploty. Vzniklé mikroklima by tak mohlo zvyšovat pravděpodobnost že, dojde k napadení.

Okamžitým efektem odstranění napadených ochranných stromů na holinách bylo zvýšené proslunění sousedních stromů na nově vzniklých okrajích. Zvýšená intenzita slunečního záření a zvýšené teploty vzduchu zvyšují povrchové teploty kůry, především na jižních stranách exponovaných kmenů (Majdák et al., 2021; Marešová et al., 2020; Mezei et al., 2019). Tento fakt výsledky této studie také dokazují. Z dřívějších výzkumů Majdák et al. (2021) vyplývá, že rozdíly v průměrné povrchové teplotě mezi jižní a severní exponovanou stranou kmenů nebyly vyšší než 1–2 °C pro stromy na PS a 0,1–0,5 °C pro stromy v SP. Povrchové teploty kůry pozitivně korelovaly s tokem mízy, který měl tendenci se zvyšovat u stromů na PS, dva týdny po vytvoření okrajů. Vyšší tok mízy by mohl kompenzovat vyšší povrchové teploty kmenů u stromů vystavených slunci (Marešová et al., 2020).

Větší pohybová aktivita brouků byla v květnu a červnu na porostních stěnách, napadení bylo zaznamenáno hlavně v srpnu. Srpen byl v pozorování měsícem s nejvyšším průměrem denních teplot. Jeden z hlavních faktorů aktivity brouků je teplota, která je přímo ovlivňuje, v experimentu Netherer et al. (2015) bylo pozorováno, že většina pohybů lýkožroutů do a z útočných boxů, a dokonce i pokusy o zažrání, byla vždy v případech kdy teplota vzduchu byla nad 20 °C. Brouci dokonce přestali opouštět startovací lahve pod teplotou vzduchu 16 °C, což je teplota, která odpovídá teplotním limitům pro letovou aktivitu kůrovců (Lobinger, 1994; Wermelinger, 2004). Přes dostatečně vysoké teploty obecná aktivita brouků a útoky ustávají koncem léta a na podzim, to je způsobeno pravděpodobně v důsledku snížené aktivity při zkracování délky dne anebo sezónního omezení těkavých látek ze stromů (Baier et al., 2007).

Zatímco v prvních měsících experimentu nebyly žádné známky stresu stromů na okrajích kvůli suchu, účinky náhlého zvýšení teploty vzduchu a kůry, byly jasně indikovány zvýšeným tokem pryskyřice na obranu stromů (Obrázek 14, str.48). Množství pryskyřice vylučované PS stromy zůstalo vysoké 4–8 týdnů po vytvoření okraje, na rozdíl od trvale nízkého toku pryskyřice zastíněných stromů v SP v květnu a červnu. Podobné zvýšení výronu pryskyřice způsobené vnějšími stresovými faktory bylo dříve pozorováno u několika druhů smrku a borovice (Baier et al., 2002; Gaylord et al., 2013; Netherer et al., 2015). Krátkodobě vyvolané obranné reakce exponovaných stromů na PS, v srpnu, 14 týdnů po kácení, byly následovány (předpokládanou) adaptací smrků na změněné mikroklimatické podmínky na okraji porostu. Tok pryskyřice byl stále vysoký v reakci na zvýšené teploty vzduchu, ale ve stejném rozsahu pro stromy na PS i v SP. Zvýšená expozice slunci, stromů na PS, nezvýšila další základní obranné rysy, jak vyplývá z dřívějšího pozorování (Marešová et al., 2020).

Přesto konečné přijetí hostitele a úspěšné napadení lýkožroutem smrkovým závisí na kombinovaných účincích atraktivity lokality, odolnosti hostitele a početnosti lýkožroutů. Exponované studované stromy na čerstvě vytvořených PS nebyly napadeny přirozenou populací lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*), i když napadání ve studované oblasti začalo v roce 2018 a vyvrcholilo v roce 2020. Místo toho byla zamořena pouze jedna ze studijních ploch (4C dne 16. června), která byla z tohoto experimentu vyňata. Několik nově napadených míst se objevilo v sousedních

holosečích z předchozí zimy nebo ze sezóny 2019. Brzy na jaře roku 2020 byly napadeny další porostní stěny v okolí, které přirozeně vznikly větrem. Můžeme se jen domnívat, že agregační feromony produkované lýkožroutem smrkovým v těchto místech napadení, znázorněnými na Obrázku 4 (str.33) šedo-bílými skvrnami, odváděly brouky pryč od experimentálních PS na jaře a na začátku léta.

Provedené terénní biotesty, bez přirozeného napadení, umožnily do určité míry vyhodnotit afinitu lýkožrouta smrkového ke studovaným stromům jako hostitelům a jejich akceptaci. Hlavním zjištěním bylo, že testovaní brouci byli aktivnější na stromech na PS v začáteční části experimentální sezóny (květen). Činnost brouků se projevila větším počtem přemísťujících se do odchozích nádob. Opouštění boxů se zřetelně zvyšovalo s teplotou kůry. Naproti tomu brouci nechtěli létat (opustit útočné boxy) v případě deště. Zajímavé bylo chování brouků v útočných boxech, lézt po kůře a skrývat se za šupinami kůry během většiny experimentálních opakování. Chování brouků schovávajících se pod šupinami kůry nebylo zaznamenáno v předešlých pokusech s útočnými boxy prováděného Netherer et al. (2015), to lze částečně vysvětlit nepříznivými podmínkami počasí, přesto ne všechny experimentální dny v květnu a červnu byly chladné a vlhké.

Na rozdíl od zvýšeného počtu (ubráněných) útoků pozorovaných ve studii Netherer et al. (2015) na méně stresovaných a lépe chráněných stromech v období jara, nedostatek pokusů brouků o zažrání, v této studii neumožnil prověřit účinnost zvýšeného toku pryskyřice stromů na PS. Vyšší množství pryskyřice však podpořilo aktivitu brouků, pokud jde o opuštění startovacích lahví, opuštění útočných boxů nebo napadení stromu především poslední srpnový experiment. Lýkožrout smrkový pravděpodobně reagoval na čichové podněty pryskyřice (Netherer et al., 2015). Srpnové útoky odpovídaly nejvyšším sezónním teplotám vzduchu a kůry a nejnižšímu vodnímu potenciálu půdy. To znamená, že náchylnost k napadení souvisí s oslabením stromu a vysokými teplotami, které jsou optimální pro brouky.

7. ZÁVĚR

Jeden z cílů této bakalářské práce, kompilace literárních poznatků o vztazích mezi mírou stresu smrku ztepilého a jeho náchylnosti k útoku herbivorů, byl popsán v literární rešerši. Vztah míry stresu stromů a jejich náchylnosti k útoku herbivorů závisí na mnohých faktorech, které ovlivňují zejména průběh stresu v čase a jak se s ním daný jedinec je schopen vypořádat. S ohledem na omezení chladnými a vlhkými povětrnostními podmínkami na jaře, které měly vliv na snížení stresu stromů na okraji porostu a neočekávaného chování brouků v biotestech (skrytí pod kůrou namísto zažrání), docházíme k závěru, že čerstvé porostní stěny lesa nejsou, krátce po založení, specificky náchylné k napadení lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*). Mikroklimatické podmínky vytvořené na porostních stěnách stojícími stromy a zbytky těžby však napomáhají aktivitě lýkožrouta smrkového.

Experimentální část zamítla stanovenou hypotézu: Smrk ztepilý na čerstvé porostní stěně je náchylnější k ataku lýkožroutem smrkovým oproti stromům umístěných v souvislém porostu. Čerstvé porostní stěny lesa se neprokázaly být náchylnější k napadení lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus*).

Významné změny pozorované u nově založených PS byly markantně zvýšené povrchové teploty kůry. Stromy na porostních stěnách okamžitě reagovaly na změněné podmínky prostředí zvýšeným tokem pryskyřice, zatímco rychlosti toku mízy se významně nelišily od průtoků zastíněných stromů v souvislém porostu. Až později v experimentální sezóně, celková zvýšená teplota a mírné sucho spustily (mírný) fyziologický stres stromů na PS a úspěšné napadení kůrovcem smrkovým. Brouci napadali stromy v srpnu, a to jak na PS, tak v SP. Vzorce napadení kůrovcem smrkovým ve fragmentovaných lesích pravděpodobně závisí na hustotě populace a načasování predisponujících abiotických vlivů a těžebních událostí.

Mnoho aspektů interakcí mezi hostitelskými stromy a kůrovci v měnícím se klimatu není dostatečně pochopeno (Biedermann et al., 2019; Huang et al., 2020; Netherer et al., 2021). Je tak zapotřebí další výzkum pro pochopení mikroklimatických, fyziologických, biochemických změn na porostních stěnách a vzorců napadení ve fragmentovaných lesích při různých hustotách populace

lýkožrouta smrkového. Přínosem této bakalářské práce do praxe, by mohlo být poukázání na důležitost načasování tvorby holosečí. Načasování může ovlivnit pravděpodobnost přirozeného napadení v prvním nebo druhém roce po založení porostních stěn. Taktéž poukázání na důležitost pěstebních opatření vedoucích ke zvýšení celkové odolnosti porostů proti biotickým a abiotickým činitelům. Vhodná pěstební opatření mohou vést ke snížení míry náchylnosti stromů po tvorbě čerstvých porostních stěn.

Závěrem nezbyvá než konstatovat, že příroda je opravdu složitý obsáhlý komplex, který si vždy i po vlivu člověka bude „žít“ svou cestou. A tak by budoucí hospodaření s lesy mělo být šetrné k životnímu prostředí, ale také dlouhodobě udržitelné a výdělečné.

8. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Adams, H. D., Germino, M. J., Breshears, D. D., Barron-Gafford, G. A., Guardiola-Claramonte, M., Zou, C. B., & Huxman, T. E. (2013). Nonstructural leaf carbohydrate dynamics of *Pinus edulis* during drought-induced tree mortality reveal role for carbon metabolism in mortality mechanism. *The New Phytologist*, 197(4), 1142–1151. <https://doi.org/10.1111/nph.12102>
- Ayres, M. P., & Lombardero, M. J. (2000). Assessing the consequences of global change for forest disturbance from herbivores and pathogens. *Science of The Total Environment*, 262(3), 263–286. [https://doi.org/10.1016/S0048-9697\(00\)00528-3](https://doi.org/10.1016/S0048-9697(00)00528-3)
- Baier, P. (1996). Defence reactions of Norway spruce (*Picea abies* Karst.) to controlled attacks of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytidae) in relation to tree parameters. *Journal of Applied Entomology*, 120(1–5), 587–593. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0418.1996.tb01656.x>
- Baier, P., Führer, E., Kirisits, T., & Rosner, S. (2002). Defence reactions of Norway spruce against bark beetles and the associated fungus *Ceratocystis polonica* in secondary pure and mixed species stands. *Forest Ecology and Management*, 159(1–2), 73–86. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(01\)00711-3](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(01)00711-3)
- Baier, P., Pennerstorfer, J., & Schopf, A. (2007). PHENIPS—A comprehensive phenology model of *Ips typographus* (L.) (Col., Scolytinae) as a tool for hazard rating of bark beetle infestation. *Forest Ecology and Management*, 249(3), 171–186. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2007.05.020>
- Berini, J. L., Brockman, S. A., Hegeman, A. D., Reich, P. B., Muthukrishnan, R., Montgomery, R. A., & Forester, J. D. (2018). Combinations of Abiotic Factors Differentially Alter Production of Plant Secondary Metabolites in Five Woody Plant Species in the Boreal-Temperate Transition Zone. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1257. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01257>
- Berryman, A. A., Raffa, K. F., Millstein, J. A., & Stenseth, N. Chr. (1989). Interaction Dynamics of Bark Beetle Aggregation and Conifer Defense Rates. *Oikos*, 56(2), 256. <https://doi.org/10.2307/3565345>

- Biedermann, P. H. W., Müller, J., Grégoire, J.-C., Gruppe, A., Hagge, J., Hammerbacher, A., Hofstetter, R. W., Kandasamy, D., Kolarik, M., Kostovcik, M., Krokene, P., Sallé, A., Six, D. L., Turrini, T., Vanderpool, D., Wingfield, M. J., & Bässler, C. (2019). Bark Beetle Population Dynamics in the Anthropocene: Challenges and Solutions. *Trends in Ecology & Evolution*, *34*(10), 914–924. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.06.002>
- Blomquist, G. J., Figueroa-Teran, R., Aw, M., Song, M., Gorzalski, A., Abbott, N. L., Chang, E., & Tittiger, C. (2010). Pheromone production in bark beetles. *Insect Biochemistry and Molecular Biology*, *40*(10), 699–712. <https://doi.org/10.1016/j.ibmb.2010.07.013>
- Boone, C. K., Aukema, B. H., Bohlmann, J., Carroll, A. L., & Raffa, K. F. (2011). Efficacy of tree defense physiology varies with bark beetle population density: a basis for positive feedback in eruptive species. *Canadian Journal of Forest Research*, *41*(6), 1174–1188. <https://doi.org/10.1139/x11-041>
- Boone, C. K., Keefover-Ring, K., Mapes, A. C., Adams, A. S., Bohlmann, J., & Raffa, K. F. (2013). Bacteria Associated with a Tree-Killing Insect Reduce Concentrations of Plant Defense Compounds. *Journal of Chemical Ecology*, *39*(7), 1003–1006. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0313-0>
- Brang, P. (2001). Resistance and elasticity: promising concepts for the management of protection forests in the European Alps. *Forest Ecology and Management*, *145*(1–2), 107–119. [https://doi.org/10.1016/S0378-1127\(00\)00578-8](https://doi.org/10.1016/S0378-1127(00)00578-8)
- Brien Chris. (2021). *asremlPlus: Augments ASReml-R in fitting mixed models and packages generally in exploring prediction differences*. <https://orcid.org/0000-0003-0581-1817>
- Bruce, T. J. A., & Pickett, J. A. (2011). Perception of plant volatile blends by herbivorous insects – Finding the right mix. *Phytochemistry*, *72*(13), 1605–1611. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2011.04.011>
- Čermák, J., Kučera, J., & Nadezhdina, N. (2004). Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. *Trees*, *18*(5), 529–546. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0339-6>

- Chiu, C. C., Keeling, C. I., & Bohlmann, J. (2017). Toxicity of Pine Monoterpenes to Mountain Pine Beetle. *Scientific Reports*, 7(1), 8858.
<https://doi.org/10.1038/s41598-017-08983-y>
- Chiu, C. C., Keeling, C. I., & Bohlmann, J. (2018). Monoterpenyl esters in juvenile mountain pine beetle and sex-specific release of the aggregation pheromone trans-verbenol. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115(14), 3652–3657. <https://doi.org/10.1073/pnas.1722380115>
- Culek, M., Grulich, V., Laštůvka, Z., & Divíšek, J. (2013). Biogeografické regiony České republiky. In *Biogeografické regiony České republiky*. Masarykova univerzita. <https://doi.org/10.5817/CZ.MUNI.M210-6693-2013>
- Dobbertin, M. (2002). Influence of stand structure and site factors on wind damage comparing the storms Vivian and Lothar. *Forest Snow and Landscape Research*, 77(1–2).
- Eldhuset, T. D., Nagy, N. E., Volařík, D., Børja, I., Gebauer, R., Yakovlev, I. A., & Krokene, P. (2013). Drought affects tracheid structure, dehydrin expression, and above- and belowground growth in 5-year-old Norway spruce. *Plant and Soil*, 366(1–2), 305–320. <https://doi.org/10.1007/s11104-012-1432-z>
- Eyles, A., Bonello, P., Ganley, R., & Mohammed, C. (2010). Induced resistance to pests and pathogens in trees. *New Phytologist*, 185(4), 893–908.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.03127.x>
- Faccoli, M. (2009). Effect of Weather on *Ips typographus* (Coleoptera Curculionidae) Phenology, Voltinism, and Associated Spruce Mortality in the Southeastern Alps. *Environmental Entomology*, 38(2), 307–316.
<https://doi.org/10.1603/022.038.0202>
- Ferrenberg, S., Langenhan, J. M., Loskot, S. A., Rozal, L. M., & Mitton, J. B. (2017). Resin monoterpene defenses decline within three widespread species of pine (*Pinus*) along a 1530-m elevational gradient. *Ecosphere*, 8(10), e01975.
<https://doi.org/10.1002/ecs2.1975>
- Franceschi, V. R., Krokene, P., Christiansen, E., & Krekling, T. (2005). Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New*

Phytologist, 167(2), 353–376. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2005.01436.x>

- Frehner, M., Wasser, B., & Schwitter, R. (2007). Sustainability and success monitoring in protection forests - Guidelines for silvicultural interventions in forests with protective functions. *Umwelt-Vollzug*, 27.
- Gaylord, M. L., Kolb, T. E., Pockman, W. T., Plaut, J. A., Yopez, E. A., Macalady, A. K., Pangle, R. E., & McDowell, N. G. (2013). Drought predisposes piñon-juniper woodlands to insect attacks and mortality. *The New Phytologist*, 198(2), 567–578. <https://doi.org/10.1111/nph.12174>
- Gilmour, A. R., Gogel, B. J., Cullis, B. R., Welham, S., & Thompson, R. (2015). *ASReml User Guide, Structural Specification, Release 4.1*. VSN International Ltd, Hemel Hempstead, HP1 1ES, UK. <https://cupdf.com/document/asreml-user-guide-asreml-user-guide-release-41-functional-specification-asreml-is.html>
- Grodzki, W. (2007). Spatio-temporal patterns of the Norway spruce decline in the Beskid Śląski and Żywiecki (Western Carpathians) in southern Poland. *Journal of Forest Science*, 53(Special Issue), 38–44. <https://doi.org/10.17221/2155-JFS>
- Häberle, K.-H., Nunn, A. J., Reiter, I. M., Werner, H., Heller, W., Bahnweg, G., Gayler, S., Lütz, C., & Matyssek, R. (2009). Variation of defence-related metabolites in the foliage of adult beech and spruce: a conceptual approach to approximating traded-off carbon. *European Journal of Forest Research*, 128(2), 99–108. <https://doi.org/10.1007/s10342-008-0220-z>
- Hart, S. J., Veblen, T. T., & Kulakowski, D. (2014). Do tree and stand-level attributes determine susceptibility of spruce-fir forests to spruce beetle outbreaks in the early 21st century? *Forest Ecology and Management*, 318, 44–53. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2013.12.035>
- Hietz, P., Baier, P., Offenthaler, I., Führer, E., Rosner, S., & Richter, H. (2005). Tree temperatures, volatile organic emissions, and primary attraction of bark beetles. *Phyton - Annales Rei Botanicae*, 45(3).
- Hroško, B., Mezei, P., Potterf, M., Majdák, A., Blaženec, M., Korolyova, N., & Jakuš, R. (2020). Drivers of Spruce Bark Beetle (*Ips typographus*) Infestations

on Downed Trees after Severe Windthrow. *Forests*, 11(12), 1290.
<https://doi.org/10.3390/f11121290>

- Huang, J., Kautz, M., Trowbridge, A. M., Hammerbacher, A., Raffa, K. F., Adams, H. D., Goodsman, D. W., Xu, C., Meddens, A. J. H., Kandasamy, D., Gershenson, J., Seidl, R., & Hartmann, H. (2020). Tree defence and bark beetles in a drying world: carbon partitioning, functioning and modelling. *New Phytologist*, 225(1), 26–36. <https://doi.org/10.1111/nph.16173>
- Jackson, G. E., IRVINE, J., GRACE, J., & KHALIL, A. A. M. (1995). Abscisic acid concentrations and fluxes in droughted conifer saplings. *Plant, Cell and Environment*, 18(1), 13–22. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1995.tb00539.x>
- Jakus, R. (2001). Bark beetle (Coleoptera, Scolytidae) outbreak and system of IPM measures in an area affected by intensive forest decline connected with honey fungus (*Armillaria* sp.). *Anzeiger Fur Schadlingskunde*, 74(2), 46–51.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0280.2001.01008.x>
- Kärvemo, S., Rogell, B., & Schroeder, M. (2014). Dynamics of spruce bark beetle infestation spots: Importance of local population size and landscape characteristics after a storm disturbance. *Forest Ecology and Management*, 334, 232–240. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.09.011>
- Kausrud, K., Økland, B., Skarpaas, O., Grégoire, J.-C., Erbilgin, N., & Stenseth, N. Chr. (2012). Population dynamics in changing environments: the case of an eruptive forest pest species. *Biological Reviews*, 87(1), 34–51.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2011.00183.x>
- Kautz, M., Meddens, A. J. H., Hall, R. J., & Arneith, A. (2017). Biotic disturbances in Northern Hemisphere forests - a synthesis of recent data, uncertainties and implications for forest monitoring and modelling. *Global Ecology and Biogeography*, 26(5), 533–552. <https://doi.org/10.1111/geb.12558>
- Kautz, M., Schopf, R., & Ohser, J. (2013). The “sun-effect”: microclimatic alterations predispose forest edges to bark beetle infestations. *European Journal of Forest Research*, 132(3), 453–465. <https://doi.org/10.1007/s10342-013-0685-2>

- Kessler, A. (2015). The information landscape of plant constitutive and induced secondary metabolite production. *Current Opinion in Insect Science*, 8, 47–53. <https://doi.org/10.1016/j.cois.2015.02.002>
- Koricheva, J., Larsson, S., Haukioja, E., Keinänen, M., & Keinanen, M. (1998). Regulation of Woody Plant Secondary Metabolism by Resource Availability: Hypothesis Testing by Means of Meta-Analysis. *Oikos*, 83(2), 212. <https://doi.org/10.2307/3546833>
- Larcher, W. (Walter). (1995). *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 506.
- Lindelöw, Å., Risberg, B., & Sjödin, K. (1992). Attraction during flight of scolytids and other bark and wood-dwelling beetles to volatiles from fresh and stored spruce wood. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(2), 224–228. <https://doi.org/10.1139/x92-029>
- Lobinger, G. (1994). Die Lufttemperatur als limitierender Faktor für die Schwärmaktivität zweier rindenbrütender Fichtenborkenkäferarten, *lps typographus* L. und *Pityogenes chalcographus* L. (Col., Scolytidae). *Anzeiger Für Schädlingskunde Pflanzenschutz Umweltschutz*, 67(1), 14–17. <https://doi.org/10.1007/BF01906563>
- Majdák, A., Jakuš, R., & Blaženec, M. (2021). Determination of differences in temperature regimes on healthy and bark-beetle colonised spruce trees using a handheld thermal camera. *IForest - Biogeosciences and Forestry*, 14(3), 203–211. <https://doi.org/10.3832/ifor3531-014>
- Marešová, J., Majdák, A., Jakuš, R., Hradecký, J., Kalinová, B., & Blaženec, M. (2020). The short-term effect of sudden gap creation on tree temperature and volatile composition profiles in a Norway spruce stand. *Trees*, 34(6), 1397–1409. <https://doi.org/10.1007/s00468-020-02010-w>
- Marini, L., Ayres, M. P., Battisti, A., & Faccoli, M. (2012). Climate affects severity and altitudinal distribution of outbreaks in an eruptive bark beetle. *Climatic Change*, 115(2), 327–341. <https://doi.org/10.1007/s10584-012-0463-z>

- Marini, L., Lindelöw, Å., Jönsson, A. M., Wulff, S., & Schroeder, L. M. (2013). Population dynamics of the spruce bark beetle: a long-term study. *Oikos*, *122*(12), 1768–1776. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00431.x>
- McDowell, N., Pockman, W. T., Allen, C. D., Breshears, D. D., Cobb, N., Kolb, T., Plaut, J., Sperry, J., West, A., Williams, D. G., & Yepez, E. A. (2008). Mechanisms of plant survival and mortality during drought: why do some plants survive while others succumb to drought? *New Phytologist*, *178*(4), 719–739. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02436.x>
- Mezei, P., Jakuš, R., Blaženec, M., Belánová, S., & Šmídt, J. (2011). *Population dynamics of spruce bark beetle in a nature reserve in relation to stand edges conditions*. <https://www.researchgate.net/publication/259590438>
- Mezei, P., Potterf, M., Škvarenina, J., Rasmussen, J. G., & Jakuš, R. (2019). Potential Solar Radiation as a Driver for Bark Beetle Infestation on a Landscape Scale. *Forests*, *10*(7), 604. <https://doi.org/10.3390/f10070604>
- Ministerstvo zemědělství ČR. (2021). *Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2020*. Ministerstvo Zemědělství, Těšnov 17, 110 00 Praha 1. <http://www.uhul.cz/ke-stazeni/informace-o-lese/zelene-zpravy-mze>
- Mithöfer, A., & Boland, W. (2012). Plant Defense Against Herbivores: Chemical Aspects. *Annual Review of Plant Biology*, *63*(1), 431–450. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042110-103854>
- Moran, E., Lauder, J., Musser, C., Stathos, A., & Shu, M. (2017). The genetics of drought tolerance in conifers. *New Phytologist*, *216*(4), 1034–1048. <https://doi.org/10.1111/nph.14774>
- Netherer, S., & Hammerbacher, A. (2022). The Eurasian spruce bark beetle in a warming climate: Phenology, behavior and biotic interactions. *Bark Beetle Management, Ecology, and Climate Change* (pp. 89–131). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-822145-7.00011-8>
- Netherer, S., Kandasamy, D., Jirosová, A., Kalinová, B., Schebeck, M., & Schlyter, F. (2021). Interactions among Norway spruce, the bark beetle *Ips typographus* and its fungal symbionts in times of drought. *Journal of Pest Science*, *94*(3), 591–614. <https://doi.org/10.1007/s10340-021-01341-y>

- Netherer, S., Matthews, B., Katzensteiner, K., Blackwell, E., Henschke, P., Hietz, P., Pennerstorfer, J., Rosner, S., Kikuta, S., Schume, H., & Schopf, A. (2015). Do water-limiting conditions predispose Norway spruce to bark beetle attack? *New Phytologist*, 205(3), 1128–1141. <https://doi.org/10.1111/nph.13166>
- Netherer, S., & Nopp-Mayr, U. (2005). Predisposition assessment systems (PAS) as supportive tools in forest management—rating of site and stand-related hazards of bark beetle infestation in the High Tatra Mountains as an example for system application and verification. *Forest Ecology and Management*, 207(1–2), 99–107. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2004.10.020>
- Niinemets, Ü. (2010). Responses of forest trees to single and multiple environmental stresses from seedlings to mature plants: Past stress history, stress interactions, tolerance and acclimation. *Forest Ecology and Management*, 260(10), 1623–1639. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2010.07.054>
- Pöpperl, F., & Seidl, R. (2021). Effects of stand edges on the structure, functioning, and diversity of a temperate mountain forest landscape. *Ecosphere*, 12(8). <https://doi.org/10.1002/ecs2.3692>
- Rademacher, P., Bauch, J., & Puls, J. (1986). Biological and Chemical Investigations of the Wood from Pollution-Affected Spruce (*Picea abies* (L.) Karst.). *Holzforschung*, 40(6), 331–338. <https://doi.org/10.1515/hfsg.1986.40.6.331>
- Raffa, K. F. (2014). Terpenes Tell Different Tales at Different Scales: Glimpses into the Chemical Ecology of Conifer - Bark Beetle - Microbial Interactions. *Journal of Chemical Ecology*, 40(1), 1–20. <https://doi.org/10.1007/s10886-013-0368-y>
- Raffa, K. F., Aukema, B. H., Bentz, B. J., Carroll, A. L., Hicke, J. A., Turner, M. G., & Romme, W. H. (2008). Cross-scale Drivers of Natural Disturbances Prone to Anthropogenic Amplification: The Dynamics of Bark Beetle Eruptions. *BioScience*, 58(6), 501–517. <https://doi.org/10.1641/B580607>
- Schmidt-Vogt, H. 1918-2008, & Keller, Theo. (1989). *Die Fichte. II/2 – Krankheiten, schäden, fichtensterben*. (Vol. 607). Parey.
- Schroeder, L. M. (2010). Colonization of storm gaps by the spruce bark beetle: influence of gap and landscape characteristics. *Agricultural and Forest Entomology*, 12(1), 29–39. <https://doi.org/10.1111/j.1461-9563.2009.00447.x>

- Sevanto, S., MCDOWELL, N. G., DICKMAN, L. T., PANGLE, R., & POCKMAN, W. T. (2014). How do trees die? A test of the hydraulic failure and carbon starvation hypotheses. *Plant, Cell & Environment*, 37(1), 153–161.
<https://doi.org/10.1111/pce.12141>
- Spurr, S. H., & Barnes, B. V. (1980). *Forest ecology* (3rd ed.). Wiley.
- Stadelmann, G., Bugmann, H., Wermelinger, B., & Bigler, C. (2014). Spatial interactions between storm damage and subsequent infestations by the European spruce bark beetle. *Forest Ecology and Management*, 318, 167–174.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2014.01.022>
- Stocker TF, Qin D, Plattner GK, Tignor M, Allen SK, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, & Midgley PM. (2013). *Climate Change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge, UK and New York, NY, USA: Cambridge University Press.
<https://www.ipcc.ch/report/ar5/wg1/>
- Stříbrská, B., Hradecký, J., Čepl, J., Tomášková, I., Jakuš, R., Modlinger, R., Netherer, S., & Jirošová, A. (2022). Forest margins provide favourable microclimatic niches to swarming bark beetles, but Norway spruce trees were not attacked by *Ips typographus* shortly after edge creation in a field experiment. *Forest Ecology and Management*, 506, 119950.
<https://doi.org/10.1016/j.foreco.2021.119950>
- Tan, W., & Blake, T. J. (1993). Drought tolerance, abscisic acid and electrolyte leakage in fast- and slow-growing black spruce (*Picea mariana*) progenies. *Physiologia Plantarum*, 89(4), 817–823. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1993.tb05290.x>
- Tolasz, R., Brázdil, R., Bulíř, O., Dobrovolný, P., Dubrovský, M., Hájková, L., Halášová, O., Hostýnek, J., Janouch, M., Kohut, M., Krška, K., Křivancová, S., Květoň, V., Lepka, Z., Lipina, P., Macková, J., Metelka, L., Míková, T., Mrkvica, Z., ... Žalud, Z. (2007). *Atlas podnebí Česka (Climate atlas of Czechia)*. Český Hydrometeorologický Ústav, Universita Palackého.

- Waring, R. H. (1991). Responses of Evergreen Trees to Multiple Stresses. In *Response of Plants to Multiple Stresses* (pp. 371–390). Elsevier.
<https://doi.org/10.1016/B978-0-08-092483-0.50022-0>
- Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus*—a review of recent research. *Forest Ecology and Management*, 202(1–3), 67–82. <https://doi.org/10.1016/J.FORECO.2004.07.018>
- Zumr, V. (1985). *Biologie a ekologie lýkožrouta smrkového (Ips typographus) a ochrana proti němu: Vol. 105 s.* (1. vyd.). Československá akademie věd.