

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Přírodovědecká fakulta**

**Přirozená obnova lesa po disturbanci
lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus* L.)**

Diplomová práce

Bc. Alžběta Rotová

Školitel: RNDr. Martin Hais, Ph.D.

České Budějovice 2022

Rotová, A., 2022: Přírozená obnova lesa po disturbanci lýkožroutem smrkovým (*Ips typographus* L.). [Forest natural regeneration after a bark beetle (*Ips typographus* L.) disturbance. Mgr. Thesis, in Czech] – 70 p. Faculty of Science, University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This master's thesis focuses on evaluation of natural regeneration of forest in the non-intervention zone near Březník. Spectral data and spectral vegetation indices are examined and put in relation to terrain data for evaluation of the forest recovery. The highest gradation of bark beetle in the study area occurred between 1995 and 1998. Since then the tree defoliation accelerated the natural forest recovery. I assessed the forest recovery in 15 research plots and compared the recovery with the data collected by the Šumava national park in 2008 and 2009. Results of terrain measurement showed a slight decrease in the number of seedlings and saplings compared to years 2008 and 2009. Comparison of the field recovery data with the spectral indices revealed a regression relation between the natural regeneration and the vegetation indices. When comparing this data, the most suitable index for evaluating the natural regeneration was the index FRI2. The optimal time within the vegetation period for the evaluation of natural forest recovery using spectral data was also tested in this thesis. Results showed the optimum is at the end of spring and at the end of vegetation season. The highest rate of natural regeneration in our study area is on the west slopes of area Mokřůvky and on the south-west slopes exposed to high amounts of sunlight. Areas of closed forest formations are followed by areas where the forest regeneration is pure but the herbaceous vegetation is greatly developed. Results of the thesis shows that spectral data and spectral indices are suitable for evaluation of forest recovery. The remote sensing methods bring the systematic data coverage for better understanding of the forest processes.

Prohlašuji, že jsem autorem této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích, dne 8. dubna 2022

Bc. Alžběta Rotová

Poděkování

Chtěla bych poděkovat především svému školiteli RNDr. Martinu Haisovi, Ph.D. za veškerou poskytnutou pomoc, odborné vedení a trpělivost. Dále bych ráda poděkovala Ing. Lubomíru Dvořákovi; Ing. Pavle Jirsově; Ing. Pavle Čížkové, Ph.D.; Mgr. Pavlu Hubenému a Ing. Jaroslavu Červenkovi, Ph.D. za poskytnutí dat a za konzultace, které vedly ke zkvalitnění této práce. Také děkuji Ing. Pavlu Němčákovi za spolupráci při terénní části práce. V neposlední řadě děkuji Národnímu parku Šumava za umožnění výzkumné části práce.

Obsah

1	ÚVOD.....	1
2	REŠERŠE	2
2.1	Ekosystémové funkce lesních porostů	2
2.1.1	Klimatizační funkce.....	2
2.1.2	Retence vody a látek.....	6
2.1.3	Biodiverzita lesa	7
2.2	Disturbance	9
2.2.1	Disturbance způsobené hmyzem	9
2.3	Přirozená obnova lesa	13
2.3.1	Dynamika lesního porostu	14
2.3.2	Strukturní fáze ve vývoji lesního porostu.....	15
2.3.3	Adaptivní mechanismy regenerace a dominance druhů v porostu	19
2.3.4	Mikrohabitaty	19
2.3.5	Vliv herbivorie a kompetice mezi rostlinami na obnovu lesních porostů	20
2.3.6	Regenerace po disturbanci lýkožroutem smrkovým	21
2.4	Hodnocení přirozené obnovy	24
2.4.1	Terénní metody.....	24
2.4.2	Distanční metody	24
3	CÍLE A HYPOTÉZY	27
4	METODIKA	28
4.1	Zájmové území.....	28
4.2	Data.....	30
4.2.1	Terénní data	30
4.2.2	Družicová data.....	32
4.2.3	Environmentální proměnné	32
4.3	Metody vyhodnocení	34
5	VÝSLEDKY	39
6	DISKUSE	49
7	ZÁVĚŘ.....	53
8	ZDROJE	54
9	PŘÍLOHY	71

1 ÚVOD

Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) a disturbance jím způsobené jsou přirozenou součástí lesních porostů (Skuhrový, 2002). Při jeho přemnožení pak ale dochází k masivnímu odumírání lesních porostů a negativnímu ovlivnění mnoha ekosystémových funkcí, které lesy plní. Jedna z významných kůrovcových gradací současné doby začala na Šumavě na počátku 80. let 20. století (Skuhrový, 2002). K jejímu rozšíření došlo z NP Bavorský les, kde v letech 1983 a 1984 došlo ke dvěma větrným kalamitám, které způsobily rozsáhlé polomy. Část poničené oblasti byla ponechána bez zásahu, což vedlo k rozsáhlému namnožení lýkožrouta smrkového a jeho následnému šíření na severozápad. Hlavní rozpad v naší zájmové oblasti, tedy v oblasti Březníku, proběhl mezi lety 1995 až 1998. Poničené porosty byly následně vystaveny dvěma odlišným typům managementu. Jedna část, zahrnující oblasti, kde se nacházely pozůstatky přirozených porostů byla ponechána bez zásahu. V druhé části bylo aktivně zasahováno proti kůrovcové gradaci pomocí tradičních lesnických zásahů.

Disturbance způsobené lýkožrouty a následné procesy přirozené obnovy jsou předmětem mnoha vědeckých prací, a to z důvodu jejich ekologické, ale i ekonomické významnosti (Müller et al., 2008; Morris et al., 2016). Výzkumu na tato témata přidává na důležitosti i v budoucnu možný častější a masivnější výskyt kůrovcových gradací z důvodu měnících se globálních klimatických podmínek (Faccoli, 2009; Bentz et al., 2010; Jönsson et al., 2011).

Disturbance a obnova lesních porostů jsou procesy probíhající v různých časových i prostorových škálách (Waring & Running, 2007). Z toho důvodu se k jejich výzkumu a hodnocení přímo nabízí využití distančních spektrálních dat, díky kterým je možno obsáhnout rozsáhlé časoprostorové rozlišení. Proto jsem se rozhodla v této diplomové práci (a) zhodnotit pomocí spektrálních i terénních dat úspěšnost přirozené obnovy lesa v bezzásahové oblasti v okolí Březníku po 13 letech od posledního hodnocení, (b) zhodnotit, jak jsou spektrální data a indexy z nich vypočtené vhodné pro hodnocení přirozené obnovy, (c) nalézt optimum v průběhu vegetační sezóny, kdy je nejvhodnější toto hodnocení provádět.

2 REŠERŠE

2.1 Ekosystémové funkce lesních porostů

Lesní ekosystémy nepřinášejí užitek jen nám lidem, ale zajišťují základní funkce umožňující chod života na zemi, jako je retence vody a látek, produkce a tok živin, produkce atmosférického kyslíku, tvorba půdy, funkce klimatizační. Lesy také slouží jako habitat pro mnoho druhů organismů a jsou tedy nositelem velkého podílu světové biodiverzity (Verma, 2017).

Ekosystémové funkce obecně jsou definovány jako soubor ekologických (biologických, chemických a fyzikálních) mechanismů, které podporují celistvost a udržitelnost ekosystému (Sekercioglu, 2010). V ústřední roli je ekosystém. Ekosystémové funkce jsou zapříčiněny interakcemi mezi strukturou ekosystému a procesy v něm (Ansink et al., 2008). Funkce vyplývají z procesů, které probíhají v ekosystému. Tyto procesy jsou souborem interakcí mezi biotickými a abiotickými složkami ekosystému, které tvoří základ toku informací, energie a materiálu. Procesy mohou být fyziologické, biologické i evoluční. V ústřední roli je organismus (Mace et al., 2012). Z ekosystémových funkcí pak vyplývají ekosystémové služby charakterizované jako příspěvek, který ekosystém přináší lidem. V ústřední roli je člověk (Mace et al., 2012).

Funkce lesa se uplatňují napříč všemi složkami ekosystému a ovlivňují život lidí i ostatních organismů na planetě Zemi. V následujících odstavcích této kapitoly bych chtěla, na příkladu několika vybraných funkcí, ukázat důležitost lesů v konkrétních příkladech.

2.1.1 Klimatizační funkce

Suchozemské ekosystémy, především ty lesní, regulují klima mechanismy biogeochemickými (regulace skleníkových plynů) i biofyzikálními (regulace vody a energie) (Anderson-Teixeira et al., 2012). Lesy ovlivňují klima výměnou energie, vody, oxidu uhličitého a dalších chemických látek s atmosférou (Bonan, 2008). Změny krajinného krytu pak mají vliv na klima (Snyder et al., 2004).

Vegetace má na klima přímý i nepřímý vliv. Za přímý vliv je považováno ovlivňování distribuce slunečního záření rostlinami (Huryna et al., 2013). Les, stejně jako jiné typy vegetace, ovlivňuje (a) množství dopadajícího záření, (b) teplotu půdy, (c) teplotu vzduchu, (d) vlhkost vzduchu, (e) srážky a vodní bilanci, (f) vítr, (g) výpar a evapotranspiraci (Petřík et al., 1986).

a) Množství dopadajícího záření

Množství dopadajícího přímého i difuzního slunečního záření v lese je ovlivněno pohlcováním a rozptylem světelných paprsků listy a větvemi stromů a jen malá část z nich dopadá až na povrch půdy (Petrík et al., 1986). Koruny stromů během letního dne kolem poledne zadrží dokonce 90 % sluneční energie. Tento podíl je ale závislý na zapojení korunového patra (Tománek, 1966). Asi 80 % světla je zadrženo v korunách a na povrch dopadá pouhých 5 % slunečního záření. Vertikální rozvrstvení slunečního záření pod korunami se pak nijak zásadně nemění. Sluneční záření dopadající na listy je z části odraženo (odražené záření), z části je pohlceno listy (absorbované záření) a zčásti proniká listovím (transmitované záření) (Petrík et al., 1986). Množství světla dopadajícího na povrch je ovlivněno mnoha parametry, kterými je například intenzita dopadajícího záření, poloha slunce na horizontu, nadmořská výška, druh dřevin, věk porostu, stav olistění, zápoj a zakmenění (Petrík et al., 1986). Pro energetickou bilanci je podstatné albedo, které udává podíl odraženého záření (Huryna & Pokorný, 2016). Lesy, přesněji korunová patra stromů, mají zpravidla nižší albedo než povrchy bez vegetace, protože pohlcují více dopadajícího slunečního záření (Betts, 2000; Snyder et al., 2004; Twine et al., 2004).

b) Teplota půdy

Na tepelný režim půdy v lese má vliv množství pronikajícího záření přes korunové patro. Korunové patro přes den zadržuje sluneční energii a v noci naopak zabraňuje vyzařování tepla z půdy do vyšších vrstev atmosféry (Petrík et al., 1986). Přičemž jsou rozdíly mezi denními i nočními teplotami tím menší, čím je hustší zápoj lesa. Na vyrovnání extrémních teplot v průběhu dne a noci se podílí také podrost, díky němuž se ve dne půda pomaleji otepluje a v noci zase pomaleji ochlazuje (Petrík et al., 1986). Teploty půdy nejsou díky porostu vyrovnávané jen v průběhu dne, ale také v průběhu celého roku. Z pozorování různých porostů bylo zjištěno, že v zimním období mezi zářím a březnem jsou průměrné teploty půdy v lese vyšší než na volném povrchu a v letním období (duben až srpen) naopak nižší (Tománek, 1966). Na formování tepelných podmínek má vliv také opad, který má menší tepelnou vodivost než půda. Proto v noci zabraňuje úbytku tepla a přes den naopak brání jejímu oteplování (Intribus, 1964).

c) Teplota vzduchu

Les, stejně jako jiná rostlinná společenstva ovlivňuje teplotu vzduchu a vytváří tak vlastní mikroklima, které je odlišné od mikroklimatu povrchů bez vegetace. Efektem zadržování

slunečního záření korunami stromů je tvorba odlišných světelných a teplotních poměrů uvnitř lesa, na něž má vliv především hustota korunového patra. Nejvyšší teplota bývá přes den na povrchu korun stromů. Pod korunami stromů se teplota snižuje. Naopak v noci při vyzařování tepla do atmosféry je povrch korun nejchladnější a prostory pod nimi si udržují teplotu vyšší (Petrík et al., 1986). Z mnoha výzkumů problematiky teploty vzduchu v lese a mimo les obecně vyplývá, že les snižuje poměrně málo průměrné teploty. Například průměrný rozdíl mezi teplotou vzduchu v lese a na poli dosahuje $-0,3$ °C ročně (Schubert, 1900). Zato ale les výrazně zmírňuje teplotní extrémy (dochází zde ke snižování maximální denní teploty a zvyšování minimální noční) (Tománek, 1966).

Jak již bylo zmíněno, lesní porosty, stejně jako jiné ekosystémy, tvoří vlastní mikroklima. Právě mikroklima lesů je nejvýrazněji odlišné od makroklimatu díky zastínění a evapotranspiraci (Zellweger et al., 2019). Například v práci Zellweger et al. (2019) byla měřena teplota vzduchu uvnitř lesa v průběhu léta, která byla o $2,1$ °C nižší než teplota vně lesa. Vliv se mění s druhovým zastoupením v lese, růstem a mírou rozpadu stromů, což způsobuje značně variabilní vývoj mikroklimatu lesa v čase i prostoru (Jucker et al., 2018). Mikroklima uvnitř lesa se ukázalo jako velmi důležité pro přežití mnoha druhů při současném měnícím se klimatu. Může poskytnout stabilní útočiště mnoha druhům, protože je chrání před extrémními výkyvy teplot. Ztrátou ochrany korun stromů by tak utrpělo mnoho druhů a společenstev (Zellweger et al., 2019). Práce Zellweger et al. (2020) dokázala, že odpověď lesních společenstev na změnu klimatu je vázána především na změnu mikroklimatu lesa samotného, ne tak na změnu makroklimatu.

d) Vlhkost vzduchu

Vlhkost vzduchu je též ovlivňována lesním porostem. Závislost je určovaná hlavně hustotou zapojení korunového patra a výškou porostu. Při vyšší míře zapojení korunového patra a od určité velikostní kategorie lesa se ustaluje konzistentní mikroklima, které se v průběhu času příliš nemění a je relativně stabilní vlhkostí vzduchu, přičemž uvnitř porostu je vzduch vlhčí. Tento vlhký vzduch se pak ale nemůže míchat se sušším vzduchem v okolí, protože míchání brání právě porost. A protože v lese je v průběhu vegetačního období nižší teplota, je zde vyšší vlhkost. Například na ploše nacházející se mimo les při teplotě 20 °C a tlaku vodní páry 2337 Pa bude relativní vlhkost 70 %, zatímco les při teplotě 15 °C a tlaku vodní páry 1705 Pa bude mít relativní vlhkost 94 % (za předpokladu stejného tlaku vodní páry 1600 Pa) (Petrík et al., 1986).

e) Srážky a vodní bilance

Porosty značně ovlivňují i srážky a vodní bilanci. Na půdu krytou vegetací (korunami stromů) dopadá podstatně méně srážek než na volnou plochu. Korunová patra dopadající dešťové kapky zadržují a váží na povrch listů, jehličí a kmenů. Poté co je zádržný povrch nasycen, voda je plně propuštěna k půdě. S vodní bilancí se pojí také sněhová pokrývka, u které je v lesních porostech snížena intenzita tání, protože je v lese sníh chráněn před slunečními paprsky a teplým vzduchem (Petrík et al., 1986).

f) Vítr

Les snižuje rychlost větru a mění jeho směr. Utváří v krajině přirozenou překážku, kterou musí vítr obtékat z boku nebo přes koruny stromů. Část proudění větru vniká také mezi kmeny porostu. Aby les vydržel působení větru, musí být okraje porostu mezi lesem a bezlesím dostatečně husté, zapojené a nenarušené. Pokud jsou okraje porostu nezapojené (tzv. otevřená porostní stěna), stávají se ohniskem, ve kterém dochází k polomům a vývrátům, čímž se les otevře a vítr se dostane hlouběji do lesa, kde způsobuje další polomy a vývraty (Petrík et al., 1986). Na míře snížení rychlosti větru má vliv olistění porostu a druh dřeviny. Měření rychlosti větru v olistěném a neolistěném dubovém porostu v porovnání s rychlostí větru na volném prostranství ukázalo, že v neolistěném porostu dosahuje rychlost větru 40-60 % a v porostu olistěném 30-40 % rychlosti větru na volném prostranství. Pro jehličnatý les byly naměřeny průměrné hodnoty v zimě 20-30 % a v létě 10-20 % rychlosti větru na volném prostranství (Geiger et al., 2003).

g) Evapotranspirace

Evapotranspirace porostu je komplexní proces a závisí na mnoha faktorech. Například na druhu a výšce stromů, půdních podmínkách, i regionálním klimatu (Calder et al., 2003). Míra evapotranspirace závisí také na ročním úhrnu srážek, teplotě a na velikosti odtoku vody z krajiny (Huryňa & Pokorný, 2016). Povrchy s malým podílem vegetace či s její absencí mají evapotranspiraci mnohem nižší (Snyder et al., 2004; Twine et al., 2004). Míra evapotranspirace se potom liší i mezi jednotlivými typy porostů. V práci Swank et al. (1988) byl měřen rozdíl v roční evapotranspiraci a odtoku vody mezi jehličnatými a listnatými lesy. Výsledky ukázaly, že po přeměně listnatého lesa v jehličnatý došlo k redukci odtoku vody o 20 %. Dalším faktorem, který ovlivňuje míru transpirace je hloubka kořenového systému. Čermák & Nadezhdina (2000) ukázali, že transpirace v podmínkách sucha je prokazatelně nižší u stromů s mělkými kořeny. Naopak stromy s kořeny sahajícími do hloubky jsou méně

náchylné na sucho a mohou transpirovat po delší dobu v době vegetačního růstu. V práci Norris et al. (2011) je pak porovnáván regulační efekt komplexního starého lesa jen málo zasaženého disturbancemi a mladého, člověkem vysázeného, háje značně ovlivněného disturbancemi. Výsledky jasně dokazují, že starý nezasázený les má vyšší zmírňující efekt na mikroklima než mladý háj ovlivněný disturbancemi. Amplituda průměrných denních teplot ve starém lese byla 5,27 °C, naproti tomu v mladém háji dokonce 9,37 °C. Také směrodatná odchylka v měřeném období byla větší pro mladý háj (2,89 °C), než pro starý les (1,67 °C). Lišila se také průměrná vlhkost mezi oběma lesy, která byla signifikantně vyšší pro les starý.

Klimatickou odpověď lesů ovlivňuje obrovské množství faktorů. Ke zmírnění klimatické změny by bylo vhodné, aby nové lesy zároveň ukládaly hodně uhlíku, odrážely většinu dopadajícího slunečního záření a byly schopné vysoké evapotranspirace (Thom et al., 2017). V práci Thom et al. (2017) byly navrženy jako nejideálnější řešení smíšené lesy bohaté na druhy. Ukázalo se, že jehličnaté lesy ukládají mnohem více uhlíku, což kompenzuje relativně nižší albedo a evapotranspiraci oproti lesům listnatým. Na druhou stranu jsou ale lesy s dominující jehličnatou skladnou náchylnější k disturbancím, (zvláště pak těm způsobeným kůrovcem) a mohly by v důsledku událostí budoucích uvolnit do atmosféry velké množství uhlíku naráz. Smíšené lesy jsou pak volbou, která balancuje na hranici mezi možnými problémy po disturbancích a co nejefektivnějšími klimatizačními funkcemi (Thom et al., 2017).

2.1.2 Retence vody a látek

Další, neméně důležitou funkcí lesa je ovlivnění odtoku vody. Lesy ovlivňují odtok vody za prvé tím, jak ovlivňují hydrologické procesy (srážková intercepce, evapotranspirace) a za druhé tím, jak modifikují vlastnosti půdy a následně množství vody, která se do půdy infiltuje (Zheng et al., 2008). Při dešťových srážkách lesy nejdříve zadržují srážkovou vodu na povrchu dřevin (hl. v korunách) a na drsné lesní půdě a zpomalují tak její odtok z krajiny. Zintenzivňují infiltraci srážkové vody do půdy a zvyšují tak akumulaci vody v půdě a hladiny podzemních vod (Schneider et al., 2016). Infiltrace vody a její retenční kapacita v půdě je ovlivněna vrstvou humusu, která je v lesích díky značné míře organického opadu výrazná (Zhang et al., 2011). V zimě pak lesní porosty zase zpomalují tání sněhu a zabraňují tak jarním povodním, což je výsledkem pomalejšího oteplování uvnitř lesních porostů a stíněním korun, které brání přímému průniku slunečních paprsků. V neposlední řadě lesy také zlepšují kvalitu a čistotu

vody tím, že snižují povrchový odtok zakalené vody, a naopak zvyšují podíl podpovrchového odtoku (Schneider et al., 2016).

Na obsah vody v půdě má zásadní vliv struktura vegetace, ale také vlastnosti půdy (zrnitost, pórovitost, množství organiky) (Wang et al., 2013). Půdy přirozených lesů mívají vysokou porozitu, protože stromy kypří půdu a akumulují více organické hmoty s vysokou mírou infiltrace. Z toho vyplývá, že lesy zvyšují retenční kapacitu vody v půdě (Lüscher & Zürcher, 2003). Množství organické hmoty v půdě má vliv na retenci vody v půdě a může zmírnit povrchový odtok, a naopak zvýšit pohyb vody pod povrchem (Carey & Woo, 2001). Nicméně Wang et al. (2010) ve své práci, kde srovnával sedm pokusných ploch v různých klimatických zónách od vlhkého mírného klimatu po mírné semiaridní klima zjistil, že více než na množství organické hmoty v půdě, záleží na její kvalitě.

2.1.3 Biodiverzita lesa

Lesy jsou považovány za hlavní centrum biodiverzity, protože zajišťují 50% světové biodiverzity (IPCC 2007, FAO 2000). Lesy mají nejvyšší zastoupení mnoha taxonomických druhů, jako například ptáků, bezobratlých i mikrobů (Lindenmayer et al., 2006). Jsou složeny z mnoha ekosystémů přímo závislých na místních edafických a mikroklimatických podmínkách. Biodiverzita lesa vyplývá z evolučních procesů trvajících tisíce až miliony let. Tyto evoluční procesy jsou podmiňovány ekologickými silami jako je klima, kompetice a disturbance. Díky biodiverzitě mají lesy značnou adaptivní schopnost, která umožňuje lesům zachovat funkční ekologické procesy navzdory probíhajícím změnám. Biodiverzita zvyšuje dlouhodobou odolnost a stálost lesních ekosystémů, zvyšuje jejich primární produkci a zvyšuje stabilitu ekosystému na všech úrovních (Thompson et al., 2009).

Bylo dokázáno, že komplexní ekosystémy mají za stejných podmínek větší produktivitu, než ekosystémy méně diverzní (Phillips et al., 1994). Z výsledků práce Stone et al. (1996) pak vyplývá, že produktivnější ekosystémy jsou odolnější než ekosystémy méně produktivní, a proto se rychleji obnovují po disturbancích. Obecně platí, že lesní ekosystémy, které se skládají jen z několika málo druhů, jsou náchylnější na různorodé nemoci a invaze, než systémy druhově bohaté (Scherer-Lorenzen et al. 2005). Příkladem může být pro lesy typická disturbance způsobená přemnožením herbivorního hmyzu (např. lýkožroutem smrkovým). Bylo prokázáno, že monokultury (a zvláště ty plantážového typu) jsou náchylnější k zamoření herbivorním hmyzem, než lesy druhově různorodé (Gibson & Jones, 1977). Na druhou stranu studie Gadgil & Bain (1999) ukázala nízké

napadení plantážových monokultur nepůvodního druhu. Tento jev byl přisouzen intenzivnímu managementu takovýchto systémů a nízkému výskytu přirozených hmyzích škůdců na daném místě nepůvodního druhu.

Stejně jako jiné ekosystémy, jsou i lesní ekosystémy ohrožené ztrátou biodiverzity (FAO, 2007). Ztráta biodiverzity je důsledkem lidské činnosti, která ústí ve ztrátu lesních ekosystémů, fragmentaci habitatů, degradaci půdy, redukci biomasy a s ní spojených uhlíkových zásob, ale také přímo ovlivňuje složení druhů, vymírání druhů a introdukci nepůvodních druhů. Všechny tyto negativní změny ohrožují schopnost lesů zachovat si svou značnou biodiverzitu a s ní spojené ekosystémové služby (Thompson et al., 2009). Mezi význačné změny v průběhu předchozích let, které také přispívají ke ztrátě biodiverzity, patří mizení primárních lesů, zjednodušování struktury lesa, snižující se velikost plošek lesů a jejich zvýšená izolace a narušení přirozeného požárového režimu (Noss, 1999).

Je zřejmé, že ochrana biodiverzity by měla být jednou z priorit. Nejen ochrana přirozených a neponičených habitatů, ale i ochrana urbánních ekosystémů, jako jsou například urbánní lesy (stromy v ulicích, městské parky atd.), které se ukazují být schopné pojmout poměrně velkou biodiverzitu (Alvey, 2006).

2.2 Disturbance

Disturbance můžeme charakterizovat, jako fyzikální síly, procesy nebo události, které ovlivňují systémy a způsobují náhlé změny v jejich vlastnostech nebo v chování (Frelich, 2008). Krajina je výsledkem těchto přirozeně probíhajících jevů, které jsou hlavním faktorem ovlivňujícím krajinnou dynamiku. Disturbance mohou být nenápadného charakteru, nebo naopak velmi rozsáhlé, které ovlivňují systém napříč hierarchickými stupni organizace (Rykiel et al., 1988). Rykiel et al. (1988) dále uvádí rozsáhlou klasifikaci disturbancí dle mnohých charakteristik (např. dle efektu disturbance, příčiny vzniku, původu, ekologického stupně organizace, na který disturbance působí, rozsahu dopadu nebo odpovědi systému na disturbance). Zásadní je původ disturbance, který může být exogenní (z okolního prostředí) nebo endogenní (disturbance vznikající v systému). Příčinou disturbance může být mnoho interagujících faktorů, ale v zásadě je můžeme rozdělit na biotické (herbivoři – hmyz, pasoucí se zvíř; patogeny) a abiotické (ohně; vítr; záplavy; vodní eroze; sníh a led; těžba).

V případě lesních porostů může být disturbance definována v souvislosti s indexem listové plochy (LAI – leaf area index), který vyjadřuje listovou plochu, která se nachází nad určitým povrchem půdy. Disturbance je potom faktor, který způsobí narušení nebo redukci této listové plochy (Waring & Running, 2007). Zásadní charakteristikou disturbance lesního porostu je to, že vytváří růstový prostor dostupný pro přeživší stromy (Oliver & Larson, 1996).

Z pohledu sukcesního vývoje systémů, jsou disturbance naprosto klíčovým jevem, protože zvyšují dynamiku systému tím, že ho vracejí do ranějších věkových stadií. Když systém dospěje do relativně stabilního klimaxového stadia, je vývoj ukončen a systém zůstává v dosaženém rovnovážném stavu až do chvíle, než udeří přirozená disturbance v podobě ohně, větrné kalamity, či rozšíření patogenů, které způsobí rapidní vymírání. Na uvolněné místo potom nastupují pionýrské druhy a proces sukcese může znova začít (Gromtsev, 2002).

2.2.1 Disturbance způsobené hmyzem

Následující podkapitola se zabývá disturbancemi způsobenými hmyzem, protože právě tento typ disturbance se vztahuje k tématu diplomové práce. Disturbance způsobené hmyzem jsou zásadními činiteli ovlivňujícími lesní ekosystémy napříč celým světem (Senf et al., 2017). Jsou přirozeným faktorem, který ovlivňuje dynamiku lesů a pomáhá udržení zdravých a heterogenních lesních porostů, které jsou schopné vykonávat své ekosystémové funkce (Raffa et al., 2009). Rozsah a frekvence disturbancí způsobených hmyzem však v mnoha lesích narůstá oproti disturbancím pozorovaných ve 20. století (Millar & Stephenson, 2015).

Hmyz způsobující disturbance v lesích můžeme rozdělit na xylofágní (živící se dřevem), foliovorní (živící se listy) a mucivorní (živící se mízou) (Senf et al., 2017). Xylofágní druhy zahrnují například kůrovce, z nichž mnoho druhů se reprodukuje v pletivech floému, čímž narušují přenos živin z korun stromu do kořene. Nedostatek živin způsobí odumření kořene, čímž je následně přerušen transport vody z kořenů do nadzemních částí stromu. Úspěšné napadení stromu kůrovcem bývá tudíž pro strom letální (Raffa & Berryman, 1983). Foliovorní druhy hmyzu, živící se jehlicemi nebo listy, tímto negativně ovlivňují fotosyntézu stromů, což vede k redukci růstu, deformacím a následně ve spojení s dalším stresovým faktorem, například suchem, i ke smrti stromů (Cooke et al., 2007).

Disturbance nemusí mít na lesní porost vždy negativní efekt. Příkladem může být v pravidelných intervalech objevující se obaleč *Choristoneura fumiferana* v boreálních lesích Kanady tvořených převážně jedlí balzámovou (*Abies balsamea*). V práci Coyea & Margolis (1994) byla určována růstová produkce stromů, které přežily nebo naopak podlehly rozsáhlé defoliaci způsobenou tímto druhem obaleče. Bylo objeveno, že k napadení docházelo vždy ve chvíli, kdy lesní porost dosáhl nejmenší průměrné efektivity růstu a postiženy byly stromy, které vykazovaly podprůměrný růst. Méně odolné stromy podlehly napadení a uvolnily tak prostor odolnějším, které přežily. Je tedy možné, že některé přirozeně se vyskytující hmyzí druhy hrají důležitou roli ve vývoji lesních porostů tím, že snižují kompetici a umožňují ekosystému co nejvyšší čistou primární produkci (NPP).

Zásadní na efekt disturbance a schopnost obnovy lesa po napadení hmyzem je míra mortality stromů. Pokud je mortalita příliš vysoká, může trvat i polovinu století, než index listové plochy v těchto porostech dosáhne opět maxima (Waring & Running, 2007).

Mezi dnes nejznámější disturbance způsobené hmyzem patří disturbance způsobené kůrovci, tzv. kůrovcové kalamity. Kůrovci (*Scolytinae*), patřící do čeledi nosatcovitých, (*Curculionidae*) zahrnují několik rodů, které kolonizují (1) větve (*Pityophthorus*, *Micracis*), (2) šišky (*Conophthorus*), (3) floém (*Dendroctonus*, *Ips*, *Scolytus*), (4) xylém (*Gnathotrichus*, *Trypodendron*) a (5) kořeny (*Gnathotrichus*, *Trypodendron*) (Wood, 1982). Proces napadení začíná tím, že si samice vybere oslabený strom na základě přítomnosti terpenů tvořených jehličnany. Produkce terpenů je pozitivně závislá na teplotě, tedy se zvyšující se teplotou roste produkce terpenů (Waring & Running, 2007). Samice klade vajíčka do chodbiček, které vyhloubí ve floému, kambiu a vnějším bělovém dřevu. Úspěšná reprodukce je podmíněna smrtí těchto pletiv. Platí, že většina druhů kůrovců je schopná napadnout pouze stromy, které jsou závažně oslabené nebo dokonce již mrtvé (*Ips*, *Pseudohylesinus*, *Pityogenes*). Tito

kůrovci pouze podporují dekompozici a mineralizaci. Některé druhy jsou však schopny napadat a zabít žijící a vcelku zdravé jedince (např. *Dendroctonus brevicomis*, *D. frontalis*, *D. ponderosae*, *Ips typographus*, *I. grandicollis*, *I. paraconfusus*, *Scolytus multistriatus*, *S. ventralis*). Pokud dojde k napadení těmito agresivními druhy kůrovce, může dojít ke značné změně stavu a funkce lesních ekosystémů (Christiansen et al., 1987; Wood, 1982).

Čím je les starší, tím náchylnější je na činitele disturbancí. Ti způsobují rozpad starých lesů a jejich nahrazení novou generací stromů, s čímž je spojeno urychlení cyklu živin v ekosystému lesa. Disturbance tedy umožňují zajištění dlouhodobé a stálé produktivity ekosystému (Romme et al., 1986). Tato interakce mezi brouky a jejich hostitelskými stromy se vyvinula v průběhu 200 mil. let v neustálém souboji adaptací a protiadaptací obou stran (Raffa & Berryman, 1987). Kůrovci (především ti agresivní) si vyvinuli adaptace, aby dokázali překonat obranu žijících stromů. První z brouků, který napadne strom, začne produkovat chemické atraktanty (agregační feromony), které ke stromu přilákají další jedince (Wood, 1982). Dále si vyvinuli určitou míru tolerance k pryskyřici, jejímž vylučováním se stromy snaží napadení bránit (Raffa & Berryman, 1987). Také jsou schopni ve stromě způsobit rozvoj patogenních hub, s nimiž žijí v mutualistickém vztahu. Ty strom usmrtí přerušením transportu vody bělovým dřevem (Christiansen et al., 1987). Stromy se útoku kůrovců brání produkcí pryskyřice a mobilizací karbohydrátů v oblastech floému a bělového dřeva, kde byla započata nákaza patogenními houbami (Krokene, 2015). Úspěšnost této obrany závisí na míře, do jaké jsou stromy schopny obranné látky produkovat, protože pouze uskladněné zásoby těchto látek na obranu před kůrovci nedostačují (Christiansen & Ericsson, 1986).

Kromě toho přežití stromu závisí také na počtu jedinců, kteří napadli strom (za současného působení jejich symbiotických patogenních hub. Pokud počet brouků přesáhne určitou hraniční mez, obranné mechanismy stromu nejsou schopné odrazit útok (Krokene, 2015). V práci Christiansen (1985) byl experimentálně zkoumán potřebný počet jedinců lýkožrouta smrkového pro úspěšnou kolonizaci smrku ztepilého. Výsledky této práce ukázaly, že na prolomení obrany stromu o výpočetní tloušťce a výšce stromu (tzv. DBH – diameter at breast height) 20 cm je potřeba minimálně 150-200 útoků brouka (Christiansen, 1985). Stanovení přesného počtu je ale komplikované, protože závisí jak na prostorovém rozmístění lýkožroutů na smrku, tak na vitalitě stromu i na schopnosti jeho obranných reakcí. Prvně přilétnuvší jedinci jsou zahubeni obrannými reakcemi stromu. Počet hynoucích lýkožroutů může kolísat od desítek ke stovkám. Po tom, co jsou obranné reakce smrku překonány, stačí i několik desítek až stovek požerků, které jsou založeny právě v místě,

kde došlo k úspěšnému prolomení obrany stromu. Další jedinci, přilákáni produkcí agregčních feromonů, již pak pouze urychlují zkázu stromu. Hraniční mez prolomení obrany stromu závisí na kondici samotného stromu a stejně tak na charakteristikách stanoviště a klimatických podmínkách (Christiansen, 1985; Skuhřavý, 2002). Platí, že čím větší je populační hustota kůrovců, tím větší je úspěšnost jejich útoků a tím větší je mortalita stromů (Boone et al., 2011).

Kůrovci, dokonce i ti agresivní schopní zničit živé stromy, existují po většinu času v malých populačních hustotách a jsou prospěšní pro dynamiku lesa. Za určitých podmínek však může dojít k rapidnímu nárůstu těchto populací a masovému navýšení jejich reprodukce. Problémem je, že v posledních několika stoletích došlo k enormní přeměně přirozených lesních ekosystémů v důsledku rozvoje lesnického průmyslu a klimatických změn. Lesy mohou být ochráněny před kůrovci, pokud pochopíme jejich přirozenou roli v lesních ekosystémech a budeme se snažit o přeměnu lesů do stavu, kdy nebudou náchylné k napadení kůrovci (Christiansen et al., 1987).

2.3 Přírozená obnova lesa

Přírozená obnova lesa, pro niž je často používán termín regenerace, popisuje opětovné zalesnění následující po disturbanci. Může se vztahovat ke stromu jako jedinci, ke kohortě zmlazujících semenáčků, konkrétní plošce lesa, celému lesnímu porostu nebo dokonce k celému ekosystému (Chazdon, 2014).

S procesem regenerace je úzce spojen proces sukcese, kterou můžeme v nejširším pojetí definovat jako pozorované sekvence rostlinných společenstev nebo skupin živočichů (Drury & Nisbet, 1973). Sukcese lesa je definována jako usměrněná změna druhového složení dané lokality v čase, za podmínky, že klima zůstává víceméně konstantní (Finegan, 1984). Sukcese vede k ustanovení v zásadě stabilního klimaxového typu vegetace. Typ klimaxové vegetace je ovlivněn klimatickými podmínkami. K opětovnému navození primárního sukcesního stadia dojde vlivem disturbancí. V nepřítomnosti disturbančních faktorů dochází k postupnému obměňování vegetace. Rozlišujeme dva základní typy sukcese: (1) primární, která začíná na holém substrátu, kde nebyla přítomna žádná vegetace a končí klimaxem a (2) sekundární. K sekundární sukcesi dochází v případě, že původní stabilní klimaxová komunita byla narušena a na místě jsou již vyvinuty půdy a v nich přítomné organismy a semena (Waring & Running, 2007). Sukcese není jen proces týkající se rostlin, ale zahrnuje také živočichy a mikroby (Finegan, 1984). Za hlavní mechanismus sukcese byly považovány vztahy mezi rostlinami. Kompetiční či facilitační vztahy mezi nimi rozhodují o složení vegetace současného i následného sukcesního stadia. Důležitým faktorem jsou však i podzemní komponenty ekosystémů (Cromack, 1981). Příkladem může být problémová obnova jehličnatých lesů v podmínkách drsného klimatu (boreálních či horských oblastí), kde se vyvíjí rozsáhlé porosty kryptogamních rostlin (polokeře, trávy, mechy, lišejníky). Je možné, že obnova lesů je problematická právě kvůli této podrostové vegetaci a kvůli specifickým půdním organickým komponentám, které jsou s tímto typem vegetace spojené (Ponge et al., 1998).

Lesní porosty dělíme na primární a sekundární. Primární lesy jsou lesy relativně stabilní svou strukturou a kompozicí. Sekundární lesy se spontánně vyvíjí po odumření původního lesa, nebo jde o lesy, které jsou selektivně káceny (Chazdon, 2014).

V průběhu procesu regenerace a růstu je vegetace ovlivňována okolním prostředím. Tento vztah je ale oboustranný a vegetace zároveň mění prostředí, ve kterém se vyvíjí (Waring & Running, 2007). Jednotlivé druhy v postupující sukcesi ovlivňují sebe navzájem, a to především v nárocích na světlo, vodu a živiny. Vliv tohoto oboustranně negativního

vztahu označovaného jako kompetice je velmi silný. Nejsilnější je tehdy, když je na lokalitě přítomen pouze jeden druh. V tu chvíli jsou totiž jak nároky všech individuí na zdroje, tak adaptace k jejich získání téměř identické. Pokud je ale v rostlinném společenstvu zastoupeno více druhů, liší se jejich přístup ke zdrojům kvůli rozdílné hloubce zakořenění a rozdílným nárokům na zdroje (Schulze et al., 1994). Tento fakt vystihuje známá Tilmanova teorie, která říká, že žádné dva druhy nemohou koexistovat v rovnováze, pokud jsou limitovány stejnými zdroji (Tilman, 1988).

2.3.1 Dynamika lesního porostu

V prvních fázích života mají malé semenáčky nejvyšší mortalitu. Jsou značně ovlivňovány okolním prostředím, a to především vnitrodruhovou i mezidruhovou kompeticí a různými typy environmentálního stresu (nedostatkem/nadbytkem vody, změnami teplot, větrem, požerem atd.). Čím je však stromek starší, tím více sám ovlivňuje své okolí jak nad zemí (stínění, intercepce), tak podzemí (absorpce vody a minerálních látek, a naopak vyluhováním iontů a organických látek, které mají okyselující efekt na půdy) (Ponge et al., 1998).

Ve fázi nejrychlejšího růstu stromů, tzv. fáze tyčkoviny dochází k tvorbě středně kvalitního humusu (Bernier & Ponge, 1994), což je výsledkem akumulace organických látek, které prošly dekompozičním procesem. Ten je zajišťován bezobratlými organismy žijícími pod zemí. V této době je vliv stromů povětšinou silně okyselující, pokud se však nejedná o stromy mající symbiózu s organismy fixujícími dusík, které mohou toto okyselení zvrátit (Tarrant & Miller, 1963).

V plně vzrostlém lesním porostu pak vzniká humus nejkvalitnějšího typu, který je charakterizován vysokým obsahem organických látek z opadu a rozložen dekompozitory. Právě tato změna v kvalitě humusu je zásadní pro obnovu lesa. Společně s nad zemí probíhající sukcesí dochází také ke dvoufázovému cyklickému vývoji půd. V první fázi, kdy rostou nové semenáčky, dochází k posunu nejkvalitnější humusové formy k méně kvalitní jako důsledek čerpání živin a následného poklesu populací žížal. Ve druhé fázi dojde naopak ke zlepšení kvality humusu díky vysoké produkci organického opadu, která umožní opětovný rozvoj populací žížal (Bernier & Ponge, 1994). V poslední fázi vývoje lesa se tedy tvoří nejkvalitnější půdní podmínky, z kterých následně profitují nové semenáčky. Ty jsou v prvních fázích života limitovány nedostatkem dopadajícího světla, které je zachycováno korunami vzrostlých jedinců. To se ale časem mění s tím, jak původní staré stromy umírají,

čímž se uvolní průchod světla (tedy zintenzivní fotosyntéza) a též se uvolní životní prostor pro čekající semenáčky (Ponge et al., 1998).

Práce Bače et al. (2015) ukazuje, že složení a struktura podrostu před disturbancí předurčuje stav, který se vyvine z regenerace po disturbanci. V regenerujícím porostu dominuje obnova, která byla v podrostu přítomná již před disturbancí. V případě práce Bače et al. (2015) šlo převážně o smrky (*Picea abies*) a jeřáby (*Sorbus aucuparia*), které rostly ve shlucích (často na dřívě padlých kmenech nebo pařezech). Přestože disturbancí bylo zničeno 100 % vzrostlých stromů, výsledky ukázaly, že struktura i složení původního porostu bylo zachováno a přeneslo se díky obnově do nově vzrůstajícího porostu. Přičemž původní porost ovlivňoval strukturu toho následujícího prostřednictvím mikrohabitatů a limitace nedostatkem světlem. V souladu s tím je i práce Svoboda et al. (2010), ve které je zdůrazňován hlavně vliv pre-disturbanční obnovy a mikrohabitatů, především mrtvého dřeva na úspěšnou přirozenou regeneraci porostu.

Stejně, jako se vyvíjí nadzemní porost, dochází v průběhu sukcese ke změnám i v podzemí. Konkrétně v ektomykorhizních společenstvech hub, která obalují kořeny téměř všech druhů stromů a jsou zásadní pro příjem vody a živin (Gibson & Deacon, 1988). Tyto změny jsou udány opět měnícím se složením humusu a také hloubkou, ve které stromy koření (Rose et al., 1983).

Nepříznivé podmínky, například v podobě nepříznivého počasí, však mohou zvýhodnit lépe kompetičně vybavené druhy vegetace (vřesy, trávy, kapradiny, mechy), které znemožní usazení semenáčků a zablokují tak proces sukcese (Ohlson & Zackrisson, 1992).

2.3.2 Strukturní fáze ve vývoji lesního porostu

V procesu vývoje lesa můžeme rozeznávat čtyři základní fáze: (1) fáze iniciační, (2) fáze vyloučení, (3) fáze opětovné iniciace podrostu a (4) fáze dospělého vzrůstu porostu (Oliver, 1981).

a) Iniciační fáze

K první fázi vývoje dochází krátce po rozsáhlé disturbanci původního porostu. Semena, spory, nebo jiné části rostlin, které umožňují regeneraci (výhonky, regenerace z pařezů), do té doby rostoucí jen velmi pomalu, započnou rychlý vývoj, který je podpořen zlepšenými světelnými podmínkami a sníženou kompeticí o vodu a živiny. K tomuto dochází jak po rozsáhlé

disturbanci a následnému odumření celého porostu, tak po odumření jediného stromu (Waring & Running, 2007).

Dochází k zásadní změně mikroklimatu stanoviště, zahrnující zvýšenou expozici světlu, extrémnější teploty, vystavení větru a relativně nižší vlhkost v opadové a povrchové vrstvě půdy, která již není chráněna korunou lesa. Tato změna určité druhy zvýhodňuje a jiné naopak znevýhodňuje. Dochází k posunu od společenstev rostlin, které přeživaly zastínění v podrostu lesa k těm, která preferují vyšší osvětlení, ale jsou schopné si poradit například s vysušením (Swanson et al., 2011).

Vyvíjející se stromky využívají životní prostor a zdroje z prostředí do té doby, než je jeden nebo více environmentálních faktorů začnou v růstu limitovat (Holt, 1972). Druhy, které rostou po disturbanci nejrychleji, jsou zvýhodněné v kompetici. Míra regenerace semenáčků závisí do značné míry na jejich kompetičním boji s expandujícím bylinným patrem (např. trávy, ostružiníky).

Iniciační fáze je tedy dobou, kdy dochází k aktivní kolonizaci disturbované plochy semeny, popřípadě k růstu částí rostlin schopných regenerace. Oliver (1981) zmiňuje faktory, na kterých závisí trvání iniciační fáze. Prvním faktorem je intenzita disturbance. Pokud je disturbance příliš intenzivní může během ní být zničena i část půdního profilu, čímž je omezena a zpomalena následná regenerace. Vliv má i plošný rozsah disturbance a platí, že čím větší je plošný rozsah disturbance, tím problémovější je transport semen z potenciálních zdrojů, protože ta musí překonat rozsáhlé narušené plochy. Dalším faktorem ovlivňujícím trvání iniciační fáze je rychlost růstu vegetace. Pokud jsou podmínky prostředí optimální, růst probíhá velmi rychle a prvně se uchytivší vegetace inhibuje uchycení později kolonizujících druhů. Délka iniciační fáze závisí také na tom, zda se disturbance sejde se semenným rokem. Některé druhy stromů totiž produkují semena periodicky systémem tzv. semenných roků. Pokud proběhne disturbance před nástupem semenného roku, může regenerace proběhnout poměrně rychle. Posledním ale ne méně důležitým faktorem je hustota predátorů semen a kompetitorů. Predace semen a vnitrodruhová i mezidruhová kompetice výrazně prodlužují, pozastavují, nebo úplně znemožňují regeneraci stromů. Na druhou stranu se ale těmito mechanismy tvoří silně věkově rozrůzněný porost (Oliver, 1981)

Pro obnovu ekosystému jsou zásadní přeživší organismy v jakémkoliv věkovém stádiu. Dospělí i nedospělí jedinci, nebo jejich reprodukční struktury, jako spory, semena, oddenky jsou extrémně důležitými zdroji, které napomáhají bezprostřední regeneraci porostu (tzv. *advance regeneration*) a obnovení zásadních ekosystémových funkcí (např. ukládání živin a stabilizace substrátu) (Swanson et al., 2011)

Mimoto mají na rychlost a úspěch regenerace zásadní vliv živočichové (ptáci i velcí obratlovci), kteří se značnou měrou podílejí na distribuci semen mezi jejich zdroji a místem regenerace. Zvláště pokud jsou tato místa vzdálená, nebo oddělená bariérami. Zvířata též mohou zvyšovat šanci na vyklíčení některých semen, v případě že tato semena projdou jejich trávicím traktem, kde dojde k částečnému strávení semenného obalu (Waring & Running, 2007).

Sukcese lesního porostu je hodnocena většinou s důrazem na vývoj stromového patra. To je v rané sukcesní fázi (iniciační fázi porostu) nevyvinuto, protože bylo zničeno disturbancí. Nicméně i přesto, nebo možná právě proto, je tato doba, následující bezprostředně po destrukci stromového patra ekologicky velmi významnou. Stromy a jiné organismy za sebou nechávají bezpočet svých struktur, jako „biologické dědictví“ (např. stojící mrtvé stromy, padlé kmeny), které následně tvoří rozmanité životní a mikroklimatické podmínky pro širokou škálu druhů (Swanson et al., 2011; Zielonka & Piątek (2004)). Toto období je také charakteristické obnovou dostupností dříve limitujících faktorů, jako je světlo, vlhkost nebo živiny. Tyto dvě skutečnosti umožňují vyvinout se společenstvím organismů, které by v nepoškozeném lese nenašly vhodné podmínky k životu nebo rozmnožování. Po disturbancích následující rozsáhlé těžby mrtvého dřeva nebo masivní zalesňování redukuje druhovou bohatost a ekologickou hodnotu tohoto vývojového období lesa (Swanson et al., 2011).

b) Fáze kompetičního vyloučení

Kolonizace narušené lokality, přibývání druhů a růst uchycených stromů probíhá až do doby, než začne být regenerující porost limitován. Nejčastěji světlem, které nemůže do porostu pronikat přes nyní již zapojené korunové patro (Oliver, 1981). Porost vstupuje do vývojové fáze kompetičního vyloučení. Vůbec nedochází k uchycování nových semenáčků, které by mohly vytvořit novou věkovou třídu. Pokud v této fázi dojde k drobnější disturbanci, která vede k uvolnění prostoru, nedojde ani tehdy k vysemenění semenáčků. Nově vzniklý prostor je jednoduše využit již přítomnými stromy k rozšíření jejich životního prostoru (Oliver, 1978).

Dochází také ke značné kompetici mezi již přítomnými jedinci, kterou doprovází značná mortalita stromů. Jednotlivé kolonizující druhy mají různé růstové rychlosti a rozdílnou toleranci k zastínění. Prvně se objevující a rychle rostoucí druhy jsou tzv. druhy pionýrské (např. břízy, borovice lesní), které se v prvních fázích regenerace stávají dominantními. Současně mohou být přítomné i jiné druhy, jejichž růst je ale omezen dominantním druhem. Pionýrské druhy jsou však zpravidla krátkověké a nesnáší zastínění, a proto po čase dojde v porostu ke zvratu a dominanci převezme jiný druh. Pionýrské druhy

buď odumřou, nebo přežívají v zástínu druhu dominantního a vykazují jen pomalý růst. Tímto dochází k ustanovení vertikální struktury porostu do jednotlivých korunových pater (Oliver, 1981).

Měřítkem intenzity kompetice mezi jednotlivými individui je tzv. efektivita růstu definovaná jako produkce kmenového dřeva na jednotku plochy listu. Efektivita růstu může klesat až o 90 % mezi iniciační fází a fází kompetičního vyloučení (Waring & Running, 2007).

c) Fáze opětovné iniciace podrostu

K této fázi dochází tehdy, když stromy dosahují své maximální výšky a jejich růst se zpomaluje. Přitom stále ale dochází k odumírání jednotlivců a v zapojeném porostu se tvoří mezery, které stromy nejsou schopny zaplnit pouze růstem korun do šířky. Mezerami v korunovém patře může procházet světlo až k povrchu. Světlem je stimulována podrostová vegetace, která byla dříve zastíněním inhibována a nyní rychle roste (Waring & Running, 2007).

Odumřelé stromy v této fázi jsou prvním rozsáhlým příspěvkem do organického opadu, který se bude postupně rozkládat a přetrvává do další fáze. Toto tlející dřevo je významně ovlivňuje druhovou diverzitu, toky živin a ukládání uhlíku v systému (Harmon et al., 1986).

d) Fáze dospělého vzrůstu

Stromy v této fázi nevykazují žádný růst do výšky. Růst, přestože jen nevelký, pokračuje pouze do šířky. V začátku fáze dospělého vzrůstu porosty dosahují nejvyšších hodnot živé biomasy (Botkin et al., 1993). Také porosty v této době dosahují nejvyšší kompoziční a strukturální diverzity, nicméně druhově nejpočetnější jsou porosty ve fázi iniciační (Oliver & Larson, 1996) Tato fáze je charakterizována vysokým podílem opadu dřeva v různých stupních rozkladu, což společně s vertikální strukturou porostu poskytuje habitat mnoha organismům (Waring & Running, 2007).

Porosty se se zvyšujícím věkem stávají náchylnější k disturbancím, protože platí pravidlo, že mladé porosty jsou v přírodě častější, než porosty staré (White, 1979). Jak porosty rostou, jsou náchylnější na vyvrácení větrem a podrost je zase časem náchylnější k požárům, jelikož obsahuje více potenciálně hořlavé biomasy (Heinselman, 1973). Pokud jsou disturbancí zničena horní patra porostu, na jejich místo nastoupí v podrostu přeživší vegetace. Pokud je při disturbanci zničeno i podrostové patro, otevírá se prostor pro kolonizaci semeny ze zdrojů v okolí (Oliver, 1981).

Ve vzrostlém lese probíhá tzv. mezerová nebo „patchová“ dynamika, která spočívá v odumírání jednotlivých stromů, na jejichž místo prorazí jedinci další generace z podrostu, čímž vzniká věkově rozrůzněná struktura porostu (Oliver, 1981).

2.3.3 Adaptivní mechanismy regenerace a dominance druhů v porostu

Přírozené obnově porostu mohou dominovat různé druhy a na jejich převahu má vliv charakter disturbance, která obnově porostu předchází. Disturbance může totiž některé z druhů zvýhodňovat, čímž určí jejich budoucí dominanci v porostu. Na dominanci druhů v porostu má vliv především typ a intenzita disturbance. Pokud při ní dojde pouze k odstranění horního patra porostu (vzrostlých stromů) a přízemní patro zůstane zachováno, převáží v lese právě druhy, které přežily v podrostu. Příkladem disturbancí tohoto typu jsou například vichřice nebo laviny. Pokud je ale disturbance závažná, dojde k odstranění stojících stromů, podrostu, i půdního profilu, musí být k obnově použity alochtonní zdroje semen (White, 1979).

Jednotlivé druhy mají specifické adaptivní mechanismy, kterými probíhá jejich regenerace po disturbanci. Tyto adaptivní mechanismy v závislosti na typu a intenzitě disturbance jsou přehledně shrnuty v práci Oliver (1981). Mechanismy se uplatňují v závislosti na gradientu intenzity disturbance, se kterou se pojí míra poškození porostu, jak bylo zmíněno v úvodu této podkapitoly. Adaptivní mechanismy jsou řazeny postupně od těch, uplatňujících se při rozsáhlém poškození a odstranění půdního profilu, až po ty, které následují po disturbancích jemnějších, kdy přežívá podrostové patro lesa (Oliver, 1981).

Na druhovou dominanci v regenerujícím podrostu má vliv i frekvence disturbancí a další vlivy jako pozice lokality, podmínky okolního prostředí, klimatické podmínky, herbivorie, konkurence atd., které mohou být do té míry variabilní, že je nelze zohledňovat.

2.3.4 Mikrohabitaty

Lesní porost není homogenní, ale poskytuje množství jednotlivých mikrohabitátů, na nichž se liší úspěšnost přežití, rychlost růstu a reprodukční úspěch rostlin. Příkladem takových mikrohabitátů mohou být dolíky, jámy, kupky, tlející dřevo, místa, kam mezerou v jinak nepropustné hradbě korun dopadá světlo, místa lišící se hloubkou půdního profilu, množstvím organického opadu nebo dostupností k vodě. Důsledkem lišících se podmínek mikrohabitátů vzniká specifická kompozice lesního porostu, která může o podmínkách daného habitatu mnoho prozradit (Harmon & Franklin, 1989).

V regenerujícím lesním prostu (především jehličnatém) je důležité tlející dřevo. Na něm se uchytí i několik semenáčků najednou (Harmon & Franklin, 1989). Důvodů je několik. Tlející kmeny jsou důležitým zdrojem organického materiálu a živin snadno dostupných pro semenáčky (Graham & Cromack, 1982). Mimo to jsou také dobrou zásobárnou vody, díky velké ploše povrchu rozkládajícího se dřeva a otevřeným cévním svazkům (Käärik, 1974). Semenáčky rostoucí na tlejících kmenech mají kompetiční výhodu a jsou alespoň částečně chráněny před kompetičním vyloučením mechy, travami a kořeny ostatních stromů (Harmon & Franklin, 1989). V neposlední řadě také představují pro semenáčky prostředí, které poskytuje příznivé teplotní podmínky (Ponge et al., 1998).

Příkladem mohou být výsledky práce Macek et al. (2017), ve které byla zkoumána probíhající obnova lesa v porostu smrku ztepilého v Bavorském národním parku na jihovýchodě Německa po rozsáhlé kalamitě způsobené napadením porostů lýkožroutem smrkovým. Bylo monitorováno 2552 semenáčků po dobu 12 let od rozpadu lesa. V práci byl mimo jiné zkoumán vliv mikrohabitu a výšky stromků na jejich přežití. Z výsledků vyplývá signifikantní závislost přežívání semenáčků na mikrohabitu. Semenáčky, které vyrůstaly na odumřelých kmenech přežívaly nejlépe, zatímco ty, které byly obklopeny trávovitými rostlinami vykazovaly největší míru mortality. Mortalitu zásadně ovlivňovala i výška semenáčků. Ty, jejichž výška se pohybovala kolem 5 cm, vykazovaly meziroční mortalitu 20 až 50 %, v závislosti na mikrohabitu, kde vysemenily. Zatímco semenáčky větší než 50 cm vykazovaly meziroční mortalitu nižší než 5 % (Macek et al., 2017).

Významnost mikrohabitu tlejícího dřeva potvrzuje i práce Reif & Przybilla (1998), která popisuje zlom v regeneraci smrkových lesů v Bavorském lese. Regenerace probíhala velmi pomalu, ale poté, co bylo upuštěno od lesnického managementu se míra regenerace signifikantně zvýšila. Došlo k nárůstu množství rozkládajícího materiálu, tlejícího dřeva a kmenů, které bylo označeno jako zásadní pro regeneraci lesa.

2.3.5 Vliv herbivorie a kompetice mezi rostlinami na obnovu lesních porostů

Na obnovu lesního porostu značně negativně působí herbivorie a ošlap vysokou zvěří a též kompetice mezi rostlinami. Tyto faktory mohou regeneraci lesa výrazně zpomalit nebo dokonce znemožnit (Laurent et al., 2017).

Ošlap vysokou zvěří může měnit složení rostlinných společenstev v podrostu lesa. Redukci podléhají zvěří preferované druhy jako semenáčky stromů, ostružiníky, nebo břečťan (*Hedera sp.*). Naopak může dojít k rozvinutí trav, šáchorovitých (*Cyperaceae*) nebo mechu.

Rozvoj společenstev trav nebo kapradin pak zase znemožňuje regeneraci malých stromků (Gill, 1992). Ty jsou tak negativně ovlivňovány hned dvakrát. Mezi značně náchylné druhy na okus zvěři patří jedle bělokorá (*Abies alba*), jejíž populace značně poklesla v celé střední Evropě (König & Baumann, 1990).

Populace vysoké zvěře exponenciálně vzrostly v průběhu 20. století (Gill, 1990), čímž vzrostl i problém regenerace lesa. V práci Laurent et al. (2017) byl zkoumán rozdíl v obnově lesa po dobu osmi let při působení negativního vlivu vysoké zvěře (neoplocené plochy s volným vstupem vysoké) a bez něho (oplocené plochy znemožňující vstup vysoké zvěře). Na plochách byly monitorovány semenáčky buku lesního (*Fagus sylvatica*) a také porosty ostružiníku (*Rubus sp.*). Na ploše, kde nedošlo k rozvoji ostružiníku a byla chráněna před okusem zvěře, semenáčky buku poměrně dobře prosperovaly. Tam, kde ale došlo k rozvinutí porostů ostružiníku a zároveň nebyl umožněn přístup zvěři, která by ho limitovala okusem a ošlapem byly semenáčky buků úplně kompetičně vyloučeny. Výsledky práce tedy ukazují, že ani odstranění vlivu herbivorie není dostatečné k úspěšné regeneraci porostu, protože ta bývá následně znemožněna kompeticí s rostlinami bylinného patra (Laurent et al., 201).

Jak již bylo zmíněno výše, míra negativního ovlivnění regenerace závisí na druhu semenáček, ale také na jejich výšce. V práci König & Baumann (1990) byl zkoumán vliv okusu semenáček srncem obecným (*Capreolus capreolus*) na obnovu jehličnatého lesa. Les byl druhově smíšený, tvořený z 50 % smrkem ztepilým, ze 30 % jedlí bělokorou (*Abies alba*) a z 20 % borovicí lesní (*Pinus sylvestris*). Byly vytvořeny tři pokusné plochy (a) oplocená plocha, (b) neoplocená plocha a (c) plocha, kde bylo každý rok provedeno ošetření semenáček FCH 60 (alkoholický roztok přírodní pryskyřice). Výsledky vyplývající z dvanáctiletého měření ukázaly, že okus je do značné míry selektivní. V průměru bylo poničeno 1,2 % nijak nechráněných semenáček smrku, ale až 21 % nechráněných semenáček jedle. Okus závisel také na výšce semenáčku. Nejintenzivnější byl u semenáček spadajících do výškových kategorií 41-70 cm, 71-100 cm a 101-130 cm (König & Baumann, 1990).

2.3.6 Regenerace po disturbanci lýkožroutem smrkovým

Disturbance způsobené lýkožroutem smrkovým jsou odlišné od disturbancí způsobených větrem, požárem, lavinou, nebo jiným faktorem. Zásadním rozdílem je, že napadení a úhyn stromů nejsou jednorázovou událostí, ale dochází k nim postupně v průběhu několika let (Edburg et al., 2012). V práci Macek et al. (2017) jsou uvedeny další rozdíly lýkožroutových disturbancí oproti jiným náhlým disturbancím: (1) v průběhu postupného odumírání

korunového patra porostu dochází pozvolna ke změně mikroklimatu, (2) disturbancí není zničen ani poškozen povrch půdy, (3) nedochází k poškození již vyvinuté podrostové vegetace ani přítomných semenáčků.

I regenerace porostu po disturbanci způsobené lýkožroutem smrkovým se liší, protože ji přečkalo neporušené a již vyvinuté podrostové patro, které umožňuje poměrně rychlou bezprostřední regeneraci porostu z již přítomných semenáčků (tzv. *advance regeneration*), kontinuita porostu je tudíž neustále zachována. Pokud ale dojde k holosečné těžbě v lýkožrouty napadeném porostu, je tato v podrostu přežívající obnova zničena. V práci Nováková & Edwards-Jonášová (2015) autoři zkoumali jak se po 15 letech od kůrovcové disturbance lišila obnova a složení bylinného patra mezi bez zásahu ponechanými plochami a těmi, kde byla provedena holosečná těžba. Výsledky ukázaly převážnou obnovu semenáčky smrku ztepilého a jeřábu, a to v podobných počtech na obou typech ploch. Na plochách, kde došlo k těžbě, ale bylo k této obnově dosaženo umělou výsadbou. Semenáčky zde vykazovaly tudíž značnou věkovou homogenitu. Ukázalo se, že bylinné patro bylo holosečnou těžbou značně ovlivněno i po 15 letech. Naproti tomu na bezzásahových plochách se v podrostu objevovaly typické druhy původního porostu. Tyto výsledky silně ukazují na pozitivní vliv bezzásahového přístupu.

Lýkožrout smrkový je přirozenou součástí smrkových lesů a do značné míry se významně podílí na dynamice přirozených smrkových porostů. V přirozeném systému lýkožrout napadá pouze méně odolné, staré, nebo nějakým způsobem oslabené jedince, kteří mu podlehnou snadněji než zdravý strom. Působí tak jako přirozený selekční faktor a umožňuje postupnou regeneraci lesa tím, že uvolňuje prostor pro v podrostu čekající stromky (Jakuš, 1998; Tunset et al., 1993).

Nicméně nynější situace člověkem značně pozměněných smrkových lesů v Evropě, které byly napadeny lýkožroutem, je specifická. Kůrovcové gradaci předcházely rozsáhlé větrné disturbance, díky nimž se lesy staly pro kůrovce snadnou obětí. Situaci mu ještě usnadnil fakt, že současné lesy jsou rozsáhlými stejnověkými monokulturami, které jsou navíc pod kontinuálním fyziologickým stresem v důsledku klimatického oteplování, znečištění vzduchu a následného snižování pH půd a změn cyklů živin. (Temperli et al., 2013). Výsledkem je obrovsky rozsáhlá mortalita Evropských lesů.

Ve světle práce Jonášová & Prach (2004) můžeme ale na tyto rozsáhlé plochy odumřelých lesů pohlížet jako na příležitost k obnově přirozeného rázu Evropských lesních porostů. V této práci byla porovnávána obnova lesa po kůrovcových kalamitách z 90. let

20. století v NP Šumava. Byly vybrány dva odlišné typy ploch: (a) porosty v srdci NP Šumava ponechané bez lesnické intervence, kde zůstaly stojící i popadané mrtvé kmeny stromů a nezničený podrost a přízemní patro původního lesa a (b) plochy, kde došlo k těžbě a odstranění veškerého mrtvého dřeva těžkou technikou, přičemž byl značně poškozen podrostu i půdy pod ním. Na prvně zmiňovaných plochách byla monitorována velmi úspěšná regenerace smrku ztepilého, jeřábu ptačího s občasným výskytem buku lesního, tedy druhů přirozeně se vyskytujících v horských smrkových lesích. Na plochách, kde byly provedeny rozsáhlé holoseče se smrky a jeřáby vyskytovaly v signifikantně nižších počtech. Naopak zde došlo k rozvoji pionýrských druhů jako vrba ušatá (*Salix aurita*), bříza pýřitá (*Betula pubescens*), nebo topol osika (*Populus tremula*). Ukázal se také pozitivní vliv mrtvých stojících a ležících kmenů, které (1) částečně chránily před vysycháním, (2) poskytovaly alespoň částečnou ochranu před okusem a ošlapem vysokou zvěří a (3) poskytovaly posedová stanoviště ptákům, kteří jsou zásadní pro rozšiřování semen jeřábů. Závěrem výzkumu je, že lesy původního horského smrkového lesa regenerují úspěšně na místech zanechaných samovolné přirozené obnově, která má na regeneraci porostu pozitivní vliv. Navíc je zde regenerace oproti holosečím rychlejší. Přirozeně se obnovující lesy jsou druhově přirozené a výškově i věkově heterogenní (Jonášová & Prach, 2004).

2.4 Hodnocení přirozené obnovy

2.4.1 Terénní metody

Primární metodou hodnocení přirozené obnovy lesa je terénní hodnocení. Spočívá ve vytyčení určitého počtu výzkumných ploch stejné velikosti a v jejich kategorizaci dle zvolených charakteristik. Následně je v určitém časovém intervalu (např. ročně, jedenkrát za pět let atd.) a v jednotně určené části vegetační sezóny sčítán počet semenáčků různých druhů stromů na výzkumných plochách. Semenáčky jsou rozděleny do konkrétních kategorií dle výšky, věku, druhu apod. Následně jsou statisticky vyhodnoceny rozdíly v počtu semenáčků mezi výzkumnými plochami a mezi jednotlivými měřeními (Jonášová & Prach, 2004; Nováková & Edwards-Jonášová, 2015).

Pro terénní hodnocení je využívána technologie Field-map. Tato technologie umožňuje sběr terénních dat převážně k dendrometrickému měření a mapování (Zambarda et al., 2010; <https://field-map.com/>).

Nevýhodou terénních metod je časová a personální náročnost a také neproveditelnost hodnocení na rozsáhlé časové a prostorové škále.

2.4.2 Distanční metody

Další možností hodnocení změn v krajině, tedy i hodnocení přirozené obnovy, jsou metody distanční. Metody dálkového průzkumu Země (DPZ) spočívají v pořizování tzv. distančních dat s využitím družic, letadel (Dobrovolný, 1998) a v poslední době také dronů (Tang & Shao, 2015).

Pro hodnocení přirozené obnovy lesa se používají parametry, které vyjadřují procento přežívajících stromů, výšku stromů, rozvoj nové vegetace nebo trvání regenerace (Senf et al., 2019). Často používanou metodou DPZ pro hodnocení obnovy lesa je trvání regenerace charakterizované jako počet roků, za které se jeden pixel vrátí na 80 % své hodnoty před disturbancí (White et al., 2017).

Při hodnocení dopadu disturbancí a následné obnovy lesa, které probíhají převážně na rozsáhlých plochách porostu, se používají zejména satelitní data (Hais et al., 2009). Pokud je ale cíl hodnocení zaměřen na konkrétní jednotlivé stromy, je potřeba většího rozlišení a v tom případě se používají převážně data letecká a dronová (Niu, 2012). Letecké snímky byly vůbec prvními distančními daty používanými pro studie lesních porostů. Používaly se a dodnes se používají k hodnocení ploch lesních porostů, pasek, popřípadě disturbancemi narušených ploch (Hall et al., 2006). Naopak vůbec nejmladším způsobem pořizování dat je používání

dronů (UAS – unmanned aircraft system). Dronová data mají výhodu v obrovské flexibilitě časového rozlišení a ve vysokém prostorovém rozlišení, které umožňuje zkoumat strukturu lesa na úrovni jednotlivých stromů, nebo dokonce i větví či listů (Tang & Shao, 2015). Mezi satelitními daty pak vyniká systém Landsat. Vypuštění první civilní multispektrální družice Landsat 1 umožnilo velkoplošné hodnocení s využitím viditelného, blízkého a středního infračerveného pásma (Iverson et al., 1989). Série Landsat je pro DPZ zásadní, a to převážně ze tří důvodů: (1) Landsat poskytuje do historie nejdéle zasahující snímky (od roku 1972), což umožňuje zabývat se změnou lesních porostů a jejich obnovou, (2) poskytují data o vysokém prostorovém rozlišení (30 m) s frekvencí opakování 16 dnů (Banskota et al., 2014), (3) od roku 2008 jsou všechna archivovaná data USGS (United States Geological Survey) poskytována bezplatně (Wulder et al., 2012), 4) data jsou pořizována systematicky, tj. neustále pro celý zemský povrch. (na rozdíl od mnoha komerčních družic, které pořizují data jen na objednávku). Tak vzniká datový archiv dat, která mohou být zpětně využita pro hodnocení změn ekosystému a je tak možné popsat i dlouhodobé procesy.

Distanční data pro hodnocení obnovy mohou být spektrální, nebo lidarová. Spektrální data jsou podkladem pro výpočet spektrálních vegetačních indexů, kterými je měřena také regenerace lesního porostu. Příkladem hojně užívaného indexu je normalizovaný diferenční vegetační index (NDVI) (Tucker, 1979), který vyjadřuje vztah mezi odrazivostí v intervalu červené viditelné části světelného spektra (RED, 600-700 nm) a v blízké infračervené části spektra (NIR, 700-900 nm). Další často používané indexy pro hodnocení disturbance a regenerace jsou normalizovaný diferenční vlhkostní index (NDMI) (Gao, 1996), normalized burn ration index (NBR), Tasseled Cap – Wetness component (TCW) (Kauth & Thomas, 1976; Crist & Cicone, 1984) a index disturbance (DI).

Tasseled Cap lineární transformace zahrnuje tři komponenty Greeness, Brightness a Wetness. Brightness je založena na spektrální odrazivosti a vyjadřuje míru odrazivosti. Greeness je spojená s mírou zelenosti vegetace. Wetness zase poskytuje informace o obsahu vlhkosti v půdě a vegetaci (Crist, 1985). Tasseled Cap (Kauth & Thomas, 1976) je hojně používaným spektrálním vegetačním indexem a jeho složka Wetness se uplatňuje při hodnocení obnovy porostu (Frazier et al., 2015).

V práci Morresi et al. (2019) je popsán specializovaný index pro hodnocení obnovy lesního porostu tzv. FRI2 – Forest Recovery Index. Byly porovnávány běžně používané indexy NDVI, NDMI, NBR a NBR2 s FRI2 v hodnocení obnovy lesa po požáru v průběhu následujících 11 let. Právě FRI2 index prokázal největší shodu ve vyhodnocení korunového zápoje s hodnotami vyhodnoceným při terénním měření (Morresi et al., 2019).

Na rozdíl od spektrálních dat lidarová data poskytují informaci zejména o poloze objektu v prostoru. Lidar (light detection and ranging) umožňuje měřit výšku korunového patra stromů, hustotu porostu a biomasu. Odražený signál je využit k vypočítání vertikálního profilu porostu. Lidarová data tedy umožňují tvorbu digitálního modelu reliéfu (Waring & Running, 2007). Pro hodnocení strukturálních charakteristik porostu po disturbanci a následnému hodnocení regenerace lesa bývají často využívána právě lidarová data, která jsou ale limitovaná prostorovým a temporálním rozlišením. Nově se proto často používá kombinace lidarových a spektrálních dat (Senf et al., 2019).

3 CÍLE A HYPOTÉZY

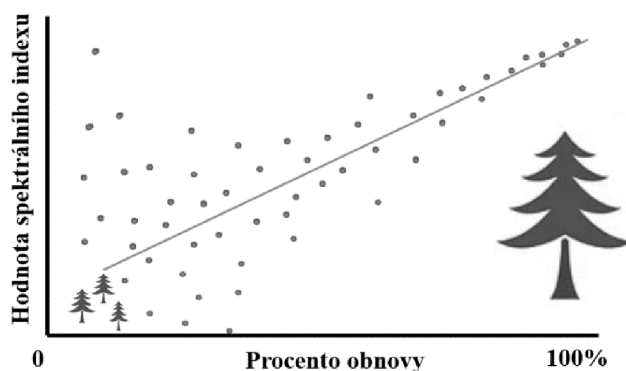
Cíl 1: Zhodnotit míru přirozené obnovy lesa po 13 letech v oblasti Březníku

Cíl 2: Otestovat potenciál dat družice Landsat pro hodnocení míry přirozené obnovy

- porovnat vhodnost vybraných spektrálních indexů pro hodnocení obnovy lesa
- testovat využitelnost indexů v různém stádiu obnovy
- najít optimální období pro hodnocení obnovy lesa v průběhu vegetační sezóny

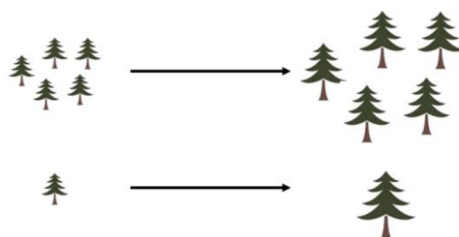
Cíl 3: Provést analýzu prostorové struktury přirozené obnovy

Hypotéza 1: Lze najít vztah mezi hodnotami přirozené obnovy a hodnotou spektrálního indexu. Se vzrůstajícím procentem obnovy (podíl semenáčků) klesá variabilita hodnot spektrálního indexu.

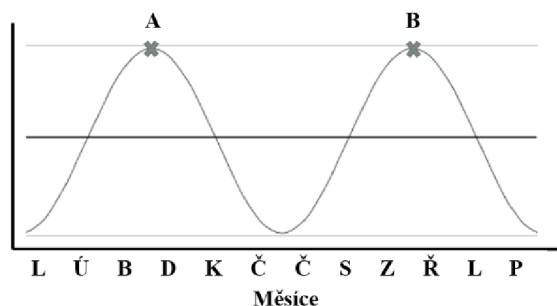


Hypotéza 2: Založený stav obnovy pokračuje do budoucna v zásadě v nezměněném stavu.

Můžeme vývoj obnovy predikovat ze základního založeného stavu.



Hypotéza 3: Optimum pro snímání plochy nastává: (a) po konci zimy, kdy již odtál sníh, ale není vyvinutá biomasa vegetace, (b) po konci vegetační sezóny, kdy je bylinná vegetace na ústupu.

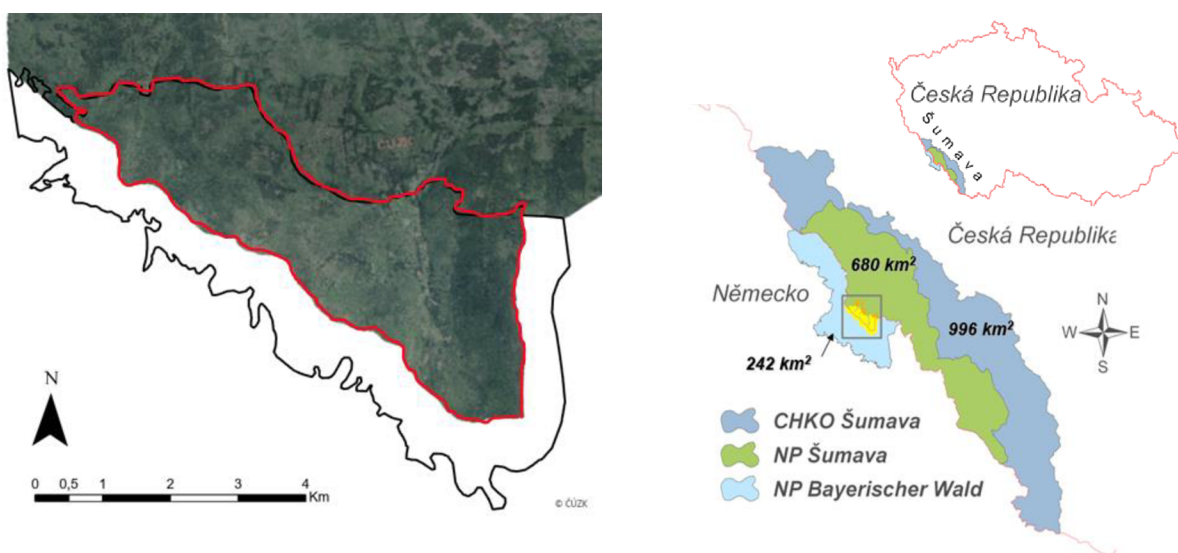


4 METODIKA

4.1 Zájmové území

Zájmové území se nachází v centrální části NP Šumava v okolí Březníku (Obrázek 1). Konkrétně se jedná se o regenerující smrkové porosty, které prošly nejrozsáhlejší kůrovcovou disturbancí v poslední dekádě minulého tisíciletí. Nejbližší obcí je obec Modrava, která je vzdálená asi 8 km. Průměrná nadmořská výška oblasti je 1154 m n. m. a rozloha oblasti je 2129 ha. Do zájmové oblasti spadají vrcholy Špičnick, Blatný vrch, úpatí Luzného, Velká a Malá Mokrůvka.

Obrázek 1 Zájmové území bezzásahové území Modrava a umístění zájmového území v rámci České republiky (vytvořil: RNDr. Martin Hais Ph.D.).



Zájmové území spadá do přírodní zóny Národního parku Šumava, označované jako zóna A. Přes hranice sousedí s Národním parkem Bavorský les (Fischer et al., 2013). Území NP Šumava, tedy i naše zájmové území v okolí Březníku, bylo déle než 500 let osídleno, což vyústilo k ovlivnění struktury a kompozice území. Silný vliv měly například četné sklárny, kterým padly za oběť mnohé původní smíšené porosty smrku, buku a jedle. Ty pak byly často nahrazeny smrkovými monokulturami (Fischer et al., 2013).

Luzenskému údolí na Březníku, které se nachází téměř v centru našeho zájmového území, dominuje objekt revírny, který je jediným pozůstatkem dřevařské osady. Ta vznikla kolem objektu lesovny, která byla postavena po roce 1804. Dřevařská osada zanikla po II. světové válce, kdy bylo její obyvatelstvo vysídleno a oblast se stala součástí hraničního pásma. Dnes je Březník možné popsat jako zarůstající bezlesí, kterému dominuje právě pozůstalý objekt hájovny (Jablonská et al., 2001).

Území zájmové oblasti je řazeno do 7. a 8. lesního vegetačního stupně, tedy do pásma

přirozených horských smrčín (Hladilin, 1996). Smrk dominuje na území Šumavy posledních devět tisíc let (Carter et al., 2018; Svobodová et al., 2001). I původní pralesy, které se na území Šumavy nacházely ještě v polovině 19. století byly převážně smrkové (Kruml, 1968; Mayer, 2013). Kromě lesních porostů se v oblasti nachází četná rašeliniště a plochy porostlé horskými travinami. Rašeliniště jsou krytá blatkovou klečí (*Pinus pseudopumilio*). V bylinném patře dominují traviny (*Calmagrostis villosa*, *Avenella flexuosa*), porosty brusnice borůvky (*Vaccinium sp.*) a mechy (*Polytrichum formosum*, *Sphagnum sp.*) (Vacek & Podrázský, 2003). Geologické podloží oblasti je tvořené převážně rulami a grandiority a převažujícími půdními typy jsou podzoly a kambizoly, což jsou půdy s nízkým pH (Chábera, 1987).

Vegetační období v této oblasti je krátké a poměrně chladné: Naopak zimy jsou dlouhé, mrazivé a se značnou a dlouho trávající sněhovou pokrývkou (Quit, 1971). Oblast lze tedy charakterizovat jako chladnou a vlhkou s průměrnou teplotou 4 °C a průměrnými ročními srážkami 1500 mm (Vacek & Podrázský, 2003).

Celé zájmové území bylo Plzeňským Lesoprojektem, a.s. rozděleno na tři menší lokality, které byly pracovně pojmenovány Šumná, Mokrůvka a Roklanská cesta. Dle tohoto rozdělení bylo následně vytvořeno označení jednotlivých ploch, které bylo do práce přejato.

Historie gradace lýkožrouta smrkového v zájmovém území

Území NP Šumava postihlo několik gradací lýkožrouta. Ta poslední začala na počátku 90. let 20. století po větrném polomu, který zasáhl NP Bavorský les i NP Šumava v letech 1983 a 1984. Na Bavorské straně byla část polomů v roce 1984 ponechána bez asanace. Zde došlo k vypuknutí kůrovcové gradace. V NP Bavorský les byl zřízen ochranný pás v podobě zásahových území s provedenou holosečí zabráňující šíření kůrovce do dalších částí národního parku. Tento ochranný pás však nebyl vytvořen na straně přiléhající k NP Šumava, kam se mohl lýkožrout bez zábran šířit. Šíření v bezzásahové zóně (území o rozloze 1450 ha na jih od cesty z Roklanské hájovny k Březníku a k vrcholu Malé Mokrůvky) pokračovalo postupně od roku 1991. K hlavnímu rozpadu došlo v roce 1996, kdy bylo napadeno již více než 80 % plochy oblasti. Procentuální postup nárůstu napadení probíhal následovně: 1991-1992 odumřelo 8 % stromů, 1993-1994 14 %, 1995-1996 61 %, 1997-1998 12 % a v letech 1999-2000 5 % (Skuhřavý, 2002).

Od té doby probíhající regenerace poškozených lesů dává vzniknout lesům složených převážně ze smrku s příměsí jeřábu ptačího. V oblastech, kde došlo k holosečím se vyvíjejí porosty homogenní ve věku i výšce, naproti tomu v oblastech, kde probíhá přirozená obnova

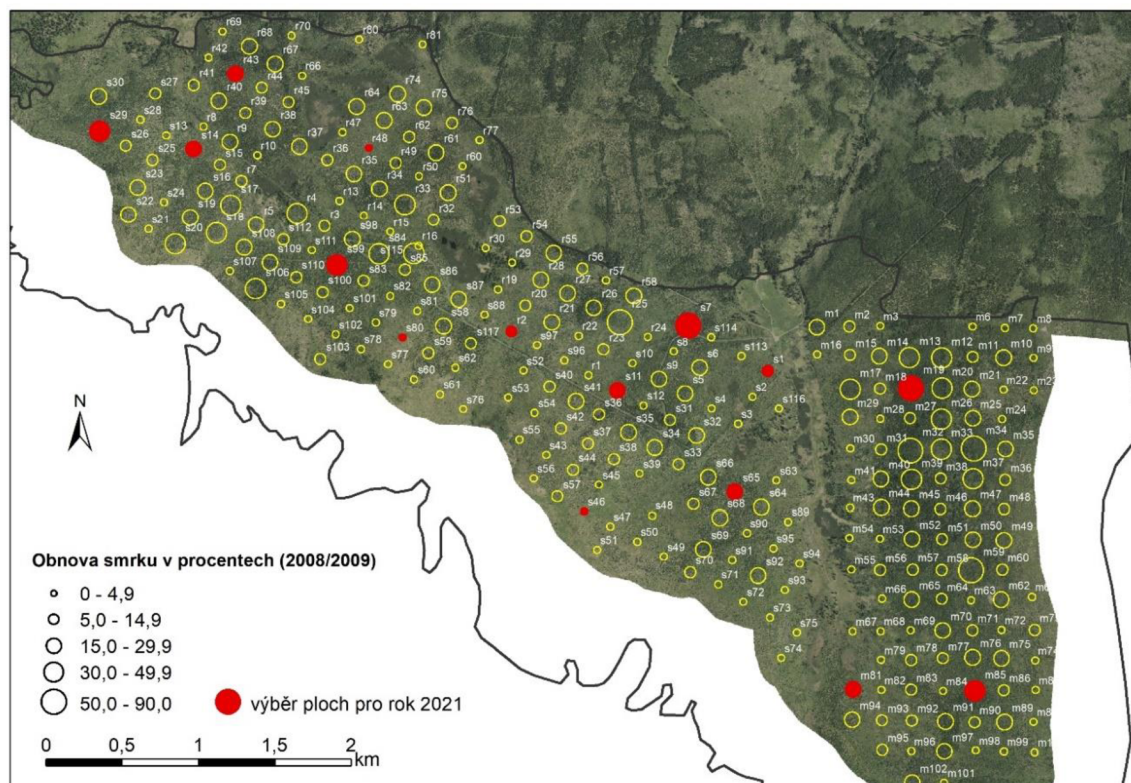
jsou nové porosty více diverzifikované (Nováková & Edwards-Jonášová, 2015). Výsledky probíhajícího biomonitoringu přirozené obnovy v NP Šumava ukazují průměrnou hustotu semenáčků 6323 jedinců na hektar s dominancí smrku ztepilého (Čížková et al., 2020).

4.2 Data

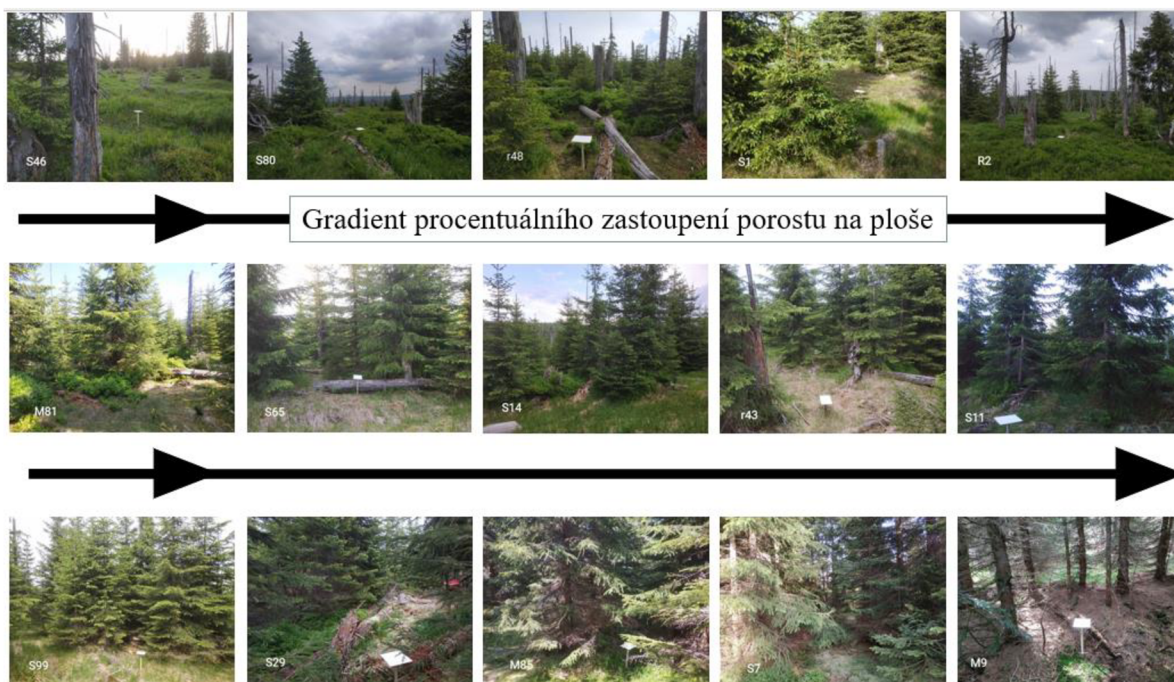
4.2.1 Terénní data

Terénní část práce proběhla v červnu roku 2021. Navazovali jsme na rozsáhlé mapování, které bylo provedeno v roce 2008 a 2009 správou NP Šumava (Lubošem Dvořákem a Pavlou Jirsovou). Před mapováním NP Šumava bylo v červnu roku 1998 uskutečněno měření obnovního potenciálu firmou Plzeňský lesoprojekt, a.s. Bylo vytyčeno a GPS navigací zaměřeno 280 ploch, na kterých byla jednotnou metodikou sesbírána data. Pro účely diplomové práce jsme z těchto 280 ploch vybrali 15 ploch (Obrázek 2, 3). Dle velikosti obnovy naměřené v letech 2008/2009 jsme všech 280 ploch rozdělili do 3 kategorií (malá, střední a velká obnova). Z každé z těchto kategorií jsme potom vybrali 5 ploch tak, aby byly rovnoměrně rozmístěny v celém zájmovém území a bylo tak možné obsáhnout heterogenitu celého území.

Obrázek 2 Mapa ploch měření v roce 2008/2009 (žluté kroužky) a v roce 2021 (červené kroužky). Velikosti značek vyjadřují procento obnovy smrku zjištěné v letech 2008/2009.



Obrázek 3 Fotografie vybraných 15 ploch pro měření v roce 2021. Snímky jsou seřazené dle procentuálního zastoupení porostu (obnovy) na ploše.



Metodika vyměřování ploch a sběru dat na nich byla stanovena v roce 1998 firmou Plzeňský lesoprojekt, a.s. a v roce 2008 byla tataž metodika dodržována NP Šumava. Rozhodli jsme se tuto metodiku zachovat, aby byla udržena konzistentnost dat a data byla srovnatelná.

Výzkumné plochy mají rozlohu 0,01 ha a k jejich vyměření jsme používali lanko o délce 5,64 m, což odpovídá průměru plochy. Dalším používaným vybavením byl výškoměr, metr, fotoaparát a výzkumný deník. Na plochách jsme vyhodnocovali tyto proměnné:

- a) Procento krajinného pokryvu v kategoriích: pokryvnost obnovy smrku, mrtvé dřevo, bylinná vegetace, skála, voda, jiné
- b) Přesný počet mrtvého dřeva na ploše v kategoriích ležící dřevo, stojící dřevo, dřevo bez kontaktu s povrchem
- c) Stupeň rozkladu pro každou kategorii mrtvého dřeva (ležící, stojící, bez kontaktu s povrchem)
- d) Druh a počet regenerujících dřevin druhů smrk, jeřáb, buk, bříza, jiné
- e) Zařazení obnovy do výškové kategorie (1) do 25 cm, (2) 26-50 cm, (3) 51 cm-1 m, (4) nad 1 m
- f) U regenerujících dřevin ve výškové kategorii nad 2 m byla měřena přesná výška (m) výškoměrem a šířka (cm) metrem v prsní výšce (DBH)
- g) Složení bylinného patra a procentuální pokryvnost jeho dominant

Pro další práci jsme použili data procentuální pokrývnosti porostu a počty regenerujících dřevin v jednotlivých výškových kategoriích. Označením „procento obnovy“ dále v práci je myšlen procentuální podíl plochy obnovy na dané výzkumné ploše. Přesto, že většina v terénu hodnocených dat nebyla v práci použita, přistoupili jsme k měření všech proměnných, aby byla udržena návaznost s daty z předchozích měření.

4.2.2 Družicová data

V práci jsme využili též metodu dálkového průzkumu země (DPZ). Používali jsme spektrální data pořízená družicemi Landsat 5 TM, Landsat 7 ETM+ a Landsat 8 OLI, která jsou bezplatně k dispozici na webu USGS (United States Geological Survey). Používali jsme scény pořízené v letech 2008, 2009 a 2020 a 2021 v rozmezí od dubna do listopadu (path 192, row 26) (Tabulka 1). Mimo tuto dobu může být zájmová oblast případně ovlivněna námrazou. Dále jsme za nevhodné považovali scény, ve kterých je zájmová oblast pokryta oblačností.

Tabulka 1 Použité scény z družice Landsat.

Rok	Landsat 5 TM	Landsat 7 ETM+	Landsat 8 OLI
2008	02/06	28/07	
	24/10		
2009	24/08	13/06	
	09/09	01/09	
		20/11	
2020		08/04	18/05
		15/09	06/08
		01/10	25/10
		18/11	26/11
2021			08/07
			24/07
			10/09
			26/09
			28/10

4.2.3 Environmentální proměnné

Zjišťovali jsme také vliv některých environmentálních proměnných na úspěšnost a průběh obnovy. Hodnotili jsme tyto proměnné (Tabulka 2):

- a) *TWI* (topographical wetness index) – topografický vlhkostní index je index běžně používaný pro hodnocení míry do jaké topografie ovlivňuje hydrologické procesy

- (Beven & Kirkby, 1979), reflektuje potenciální vlhkost a byl vypočítán s použitím SAGA GIS 2.1.0.
- b) *Nadmořská výška* (DEM – digital elevation model) – digitální model reliéfu je zobrazení dat nadmořské výšky v podobě rastrových dat zobrazující terén s vysokým prostorovým rozlišením (5 m) a vertikální odchylkou 1 m (DMR 4G z ČÚZK, www.cuzk.cz)
 - c) *HLI* (heat load index) – index, který uvažuje vliv orientace a sklonu, přičemž například platí, že jihozápadně orientované svahy jsou teplejší než svahy jihovýchodní, přestože množství dopadající radiace je ekvivalentní (McCune & Keon, 2002), dle práce McCune (2007) je nejvyšších hodnot dosahováno na jihozápadě a nejnižších naopak na severovýchodě
 - d) *ASR12* (area solar radiation) – index, který vyjadřuje kumulativní hodnotu potenciální solární radiace za celý rok (Wh/m^2) s maximální hodnotou na jižních svazích
 - e) *Půdní kategorie* – zobrazuje 5 hlavních půdních typů v zájmové oblasti, data získaná z map České geologické služby (www.geology.cz), 5 kategorií (1) glej rašelinová, (2) ranker kambický, (3) huminový podzol erodovaný, (4) huminový podzol na zvětralé pararule a migmatitu, (5) rašelinové půdy
 - f) *Stupně přirozenosti dle Matějky* – zhodnocení rozdílu mezi aktuální a přirozenou strukturou lesního porostu se zvláštním důrazem k druhovému složení a kompozice stromů, zdrojem dat byl Ing. Karel Matějka, CSc.-IDS., 6 kategorií přirozenosti (I – přirozený les, VI – zcela nepůvodní les), data získaná z modifikovaných Českých typologických map
 - g) *Edafické kategorie* – Český typologický systém diferencující lesní stanoviště na základě fyzikálních a chemických půdních vlastností, kombinují texturu půdy, živnost a půdní vlhkost, údaje získané z databáze Institutu lesnického managementu (Forrest management institute – FMI) (www.uhul.cz), 10 kategorií: (1) K – kyselá – kyselá, (2) V – vodou obohacená, (3) Q – oglejená – chudá, (4) P – oglejená – kyselá, (5) R – rašelinná – rašelinná, (6) N – kyselá – kyselá kamenitá, (7) Y – extrémní – skeletovitá, (8) G – glejová – glejová, (9) T – glejová – glejová chudá, (10) M – kyselá – chudá
 - h) *Geologické kategorie* – zmenšený a zjednodušený obraz geologické stavby dané oblasti, původně 11 kategorií, ale pro naše potřeby jsme kategorie reklasifikovali do 9 širších kategorií, reklasifikace byla založená na podobnosti sjednocovaných kategorií, data získaná z map České geologické služby (www.geology.cz), 9 kategorií:

- (1) migmatit, (2) granit leukokranní, (3) granit, (4) aplit, (5) syenit, diorit, tonalit, (6) písčito-hlinitý a hlinito-písčitý sediment, (7) slatina, rašelina, hnílokal, (8) sediment smíšený, (9) hlína, písek, štěrk
- i) *Geologické kategorie vzdálenost od 7 a 8* – spočtená eukleidovská vzdálenost k vybraným geologickým jednotkám (7. slatiniště, rašeliniště a 8. říční sediment), které korespondují s mírou vlhkosti
- j) *Suché/vlhké oblasti* – mapa zobrazující suché a vlhké oblasti v zájmovém území vytvořená RNDr. Ivou Bufkovou, Ph.D.

Tabulka 2 Seznam environmentálních proměnných a zdroj, ze kterého byly získány.

Název	Zkratka	Jednotky	Zdroj dat
Topografický vlhkostní index	TWI	Bez jednotky	DMR 4G DEM
Nadmořská výška	DEM	(m)	DMR 4G DEM
Heat load index	HLI	Bez jednotky	McCune&Keon, 2002; McCune, 2007
Solární radiace za rok	ASR12	Wh/m ²	DMR 4G DEM
Půdní kategorie		5 kategorií	Tomášek et al., 1996
Stupně přirozenosti lesních ekosystémů dle Vrška a Matějky		6 kategorií	Matějka, 2014a; Matějka, 2014b
Stupně přirozenosti dle Matějky		6 kategorií	Matějka, 2014a; Matějka 20014b
Edafické kategorie		10 kategorií	FMI database,
Geologické kategorie		9 kategorií	Pelc et al., 1994
Geologické kategorie vzdálenost od 7 a 8		(m)	Pelc et al., 1994
Suché/vlhké oblasti		2 kategorie	Mgr. Iva Bufková

4.3 Metody vyhodnocení

První provedenou analýzou bylo porovnání počtu jedinců smrku v jednotlivých výškových kategoriích mezi lety 2008 (naměřené Lubošem Dvořákem a Pavlou Jirsovou) a 2021 (vlastní měření). Obnovu smrku jsem rozdělila do čtyř výškových kategorií: (1) do 25 cm, (2) 26-51 cm, (3) 51 cm-1 m, (4) nad 1 m. Do hodnocení jsem zahrнула pouze jedince do dvaceti metrů výšky. Do této výšky jsme se rozhodli považovat jedince za obnovu. Nicméně této podmínce nevyhovoval pouze jeden jedinec s výškou 46 m. Ostatní smrky dosahovaly výšky do 17 m. V programu Statistica jsem vytvořila sloupcový graf s výškovými kategoriemi na ose x a četností jedinců obnovy na ose y.

Pro vyhodnocení spektrálních dat jsme vybrali 3 spektrální indexy NDMI, Wetness a FRI2. Důvodem zvolení právě těchto indexů je jejich časté užití v literatuře pro hodnocení nejen disturbance ale i obnovy lesa (např. Frazier et al., 2015; Kingfield, & de Beurs, 2017;

Hislop et al., 2018; Hamunyela et al., 2020; Loo K., 2020). Index NDMI (*Normalized Difference Moisture Index*) vychází z blízkého (NIR) a středního (SWIR) infračerveného pásma, které odrážejí specifičnost reflektance vegetace, která je v těchto pásmech velmi odlišná od neživých povrchů nebo půdy. Konkrétně index NDMI odráží přítomnost vody na povrchu vegetace a uvnitř jejích pletiv a byl popsán v pracích Gao (1996) a Jin & Sader (2005). Index Wetness je třetí komponentou lineární transformace, která vychází z biofyzikálních vlastností krajinného krytu, zejména vegetace (*Tasseled Cap: Brightness, Greenness, Wetness*) (Kauth & Thomas, 1976). Wetness zahrnuje vliv všech spektrálních pásem družice Landsat, přičemž největší váhu ve výpočtu mají hodnoty středního infračerveného pásma (SWIR – Band 5). Proto je index citlivý na projevy zelené vegetace a zároveň i vlhkosti. Tento index je často používán k popisu disturbancí a obnovy porostu a byl popsán v pracích Kauth & Thomas (1976) a Crist & Cicone (1984). Index FRI2 (*Forrest recovery index*) je index, který byl navržen speciálně pro popis a hodnocení obnovy a jeho podstatou je Z-transformace jednotlivých spektrálních pásem (Morresi et al., 2019).

Spektrální indexy jsem počítala s použitím programu ArcGIS Pro dle následujících vzorců:

a) NDMI

$$NDMI = \frac{(NIR - SWIR1)}{(NIR + SWIR2)}$$

L 4-7: NDMI = (Band 4 – Band 5) / (Band 4 + Band 5)
L 8: NDMI = (Band 5 – Band 6) / (Band 5 + Band 6)

b) Wetness

$$Wetness = B1 \cdot inB1 + B2 \cdot inB2 + B3 \cdot inB3 + B4 \cdot inB4 + B5 \cdot inB5 + B7 \cdot inB7$$

Tabulka 3 Přehled koeficientů jednotlivých kanálů pro výpočet indexu Wetness.

	Coastal Aerosol	Band 1 blue	Band 2 green	Band 3 red	Band 4 NIR	Band 5 SWIR 1	Band 7 SWIR 2	zdroj
Landsat 5 TM	-	0,1509	0,1973	0,3279	0,3406	-0,7112	-0,4572	Crist & Cicone, 1984
Landsat 7 ETM+	-	0,2626	0,2141	0,0926	0,0656	-0,7629	-0,5388	Huang et al., 2002
Landsat 8 OLI	-	0,1511	0,1973	0,3283	0,3407	-0,7117	-0,4559	Baig et al., 2014

L 4-7: Band 1, Band 2, Band 3, Band 4, Band 5, Band 7

L 8: Band 2, Band 3, Band 4, Band 5, Band 6, Band 7

c) FRI2

$$FRI2 = \frac{1}{(IFZ + 1)}$$

L 4-7: Band 1-7

L 8: Band 2-7, Band 10

$$IFZ = \sqrt{\frac{1}{NB} \sum_{i=1}^N \left(\frac{b_i - \bar{b}_i}{SD_i} \right)^2}$$

NB počet kanálů

SD_i směrodatná odchylka

b_i spektrální hodnota pixelu v kanálu

\bar{b}_i průměr

Z výsledné vrstvy byly extrahovány hodnoty indexů našich 15 ploch. Z těchto hodnot (osa y) a jejich závislosti na procentuálním zastoupení porostu na ploše (osa x) zjištěném v roce 2008 a 2021 jsem v programu Statistica vytvořila lineární regrese. Tímto krokem jsem zjišťovala závislost družicových indexů na naměřené obnově.

Dále jsem zjišťovala, zda existuje vztah mezi daty z roku 2008 a 2021. Potvrzení existence vztahu by vypovídalo o tom, že počáteční stav obnovy předurčuje její další vývoj (dle hypotézy 2). Korelaci dat jsem zkoumala s využitím programu Statistica vytvořením grafu s daty obnovy z roku 2008 (osa x) a daty obnovy z roku 2021 (osa y).

Následně jsem v programu Statistica testovala závislost spektrálních indexů NDMI, wetness a FRI2 (osa y) na obnově v roce 2008 (osa x) a poté na obnově v roce 2021 (osa x). Touto analýzou jsem testovala vhodnost spektrálních indexů NDMI, Wetness a FRI2 pro hodnocení přirozené obnovy a také hypotézu č. 1.

Koeficienty determinace spektrálních indexů NDMI, Wetness a FRI2 zjištěné z předchozí analýzy jsem dále použila pro zjištění závislosti hodnot koeficientu determinace R^2 na měsíci v roce. Touto analýzou jsem testovala hypotézu č. 3.

Dále jsem vybrala spektrální index, který dosáhl nejlepších výsledků, a to konkrétně jeho hodnoty, které vycházely nejlépe v analýze závislosti hodnot koeficientu determinace R^2 na měsíci v roce. Hodnoty spektrálního indexu z měsíce květen a říjen jsem použila jako vysvětlující proměnnou (osa x) pro vytvoření mnohorozměrné regrese s použitím hodnot obnovy z roku 2021 jako vysvětlované proměnnou (osa y). Dle této závislosti jsem následně v programu ArcGIS Pro extrapolovala model na celé území dle rovnice:

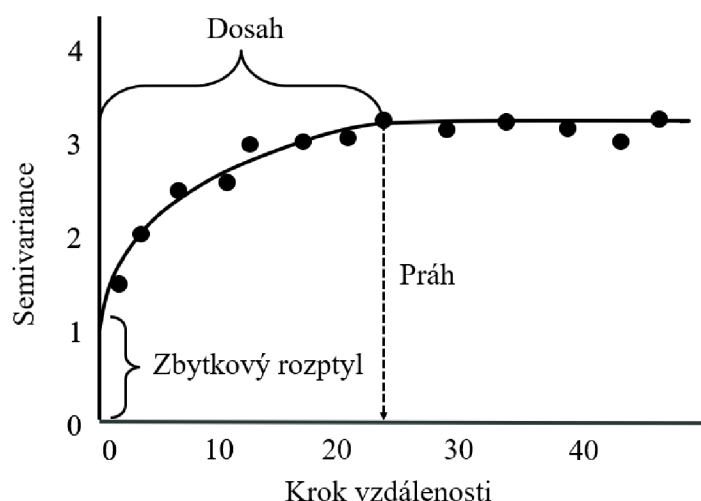
$$y = ax + bz + c$$

$$y = (144,589 * FRI2_{18/05/2020}) + ((-594,340) * FRI2_{10/09/2021}) + 391,836$$

Tím vznikl model obnovy pro celé zájmové území. Tento model bereme jako hypotetickou vrstvu obnovy. Model nebylo možné verifikovat z důvodu malého množství dat.

Dalším krokem bylo testování prostorové autokorelace modelu přirozené obnovy s cílem zjistit, jakým způsobem jsou na sobě data prostorově závislá a jaký je prostorový dosah této závislosti. Pro toto zhodnocení jsem provedla analýzu semivariance v programu ArcGIS Pro. Semivariance (Obrázek 4) je mírou odlišnosti jednotlivých měření (ploch). Podle tohoto principu platí, že s rostoucí vzdáleností mezi plochami roste pravděpodobnost, že budou plochy odlišné. V určité vzdálenosti označované práh („sill“) již variabilita dále neroste, protože dosáhla svého maxima a v tomto maximu i přes dále rostoucí vzdálenost zůstává. Mezi plochami nadále není žádný prostorový vztah. Vzdálenost, ve které semivariance dosáhne prahové hodnoty se nazývá dosah („range“). Dosah je mírou korelace dat. Čím delší rozsah, tím větší míra korelace. Hodnota prahu je potom rovna celkovému rozptylu. Vzdálenost mezi jednotlivými body měření je nazýván krok vzdálenosti („lag“) (Anděl, 1998).

Obrázek 4 Popis analýzy semivariance.



Konkrétně jsem použila sférický model semivariance, který je jedním z často používaných modelů a je vyjádřen vztahem:

$$\gamma(h) = C \cdot \left(\frac{3 \cdot h}{2 \cdot a} - \frac{h^3}{2 \cdot a^3} \right) \quad \left| \begin{array}{l} \text{pro } h \leq a \\ \text{pro } h > a \end{array} \right.$$

$$\gamma(h) = C$$

Práh v rovnici je dán konstantou (C) a dosah je dán konstantou (a). Vzdálenost mezi jednotlivými měřeními body je označena (h).

Poslední analýzou diplomové práce bylo vyhodnocení vlivů vybraných environmentálních proměnných, jejichž výčet je uveden výše v této kapitole, na úspěšnost obnovy. Za tímto účelem jsme v programu ArcGIS Pro provedli náhodný výběr 500 bodů. Tedy takového počtu

bodů, který na jednu stranu dobře pokrývá datový soubor a umožňuje pokrýt heterogenitu celého území, ale na stranu druhou snižuje potenciální vliv zařazení pseudoreplikací do hodnocení. Těmto bodům jsme pak přiřadili hodnoty environmentálních proměnných dané polohy. Protože byly naše proměnné jak kontinuálního (TWI, DEM, HLI, ASRveg, ASR12), tak kategoriálního (půdní kategorie, stupně přirozenosti dle Vrška a Matějky, stupně přirozenosti dle Matějky, edafické kategorie, geologické kategorie, geologické kategorie vzdálenost od 7 a 8, suché/vlhké oblasti.) charakteru, vytvořili jsme v programu Statistica obecný lineární model (GLM – General linear model), který umožňuje kombinovat v analýze data obojího charakteru. Hodnotila jsem nejdříve nezávislý vliv každé environmentální proměnné zvlášť. Předpokládali jsem, že některé proměnné použité v nezávislých testech jsou spolu korelované, a proto jsem následně hodnotila také kumulativní vliv environmentálních proměnných dohromady metodou postupného výběru (forward selection).

5 VÝSLEDKY

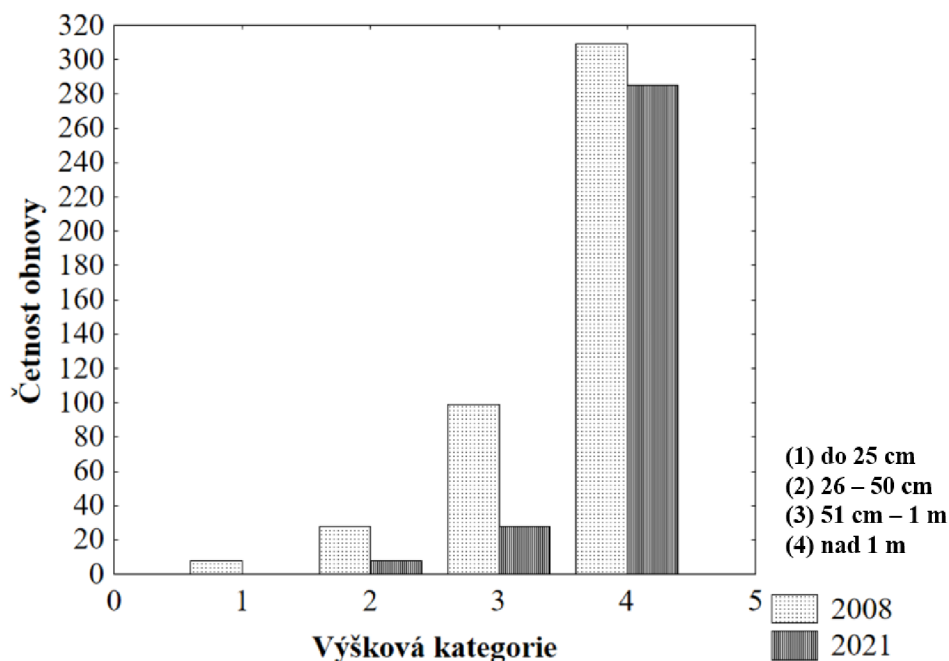
1) Porovnání výškové struktury

Analýza porovnání výškové struktury obnovy mezi lety 2008 a 2021 na 15 námi vybraných plochách, ukázala pokles počtu jedinců ve všech výškových kategoriích (Tabulka 4, Graf 1). Tento výsledek byl v rozporu s našim předpokladem, který očekával vzrůst počtu jedinců ve vyšších výškových kategoriích. Největší rozdíl v počtu jedinců mezi lety 2008 a 2021 se ukázal ve výškové kategorii 51 cm – 1 m, kdy došlo k rapidnímu snížení počtu jedinců zjištěných v roce 2021.

Tabulka 4 Zjištěné počty obnovy jedinců smrku ztepilého v daných výškových kategoriích v letech 2008 a 2021.

Výšková kategorie	2008	2021
1: do 25 cm	8	0
2: 26 až 50 cm	28	8
3: 51 cm – 1 m	99	28
4: nad 1 m	309	285

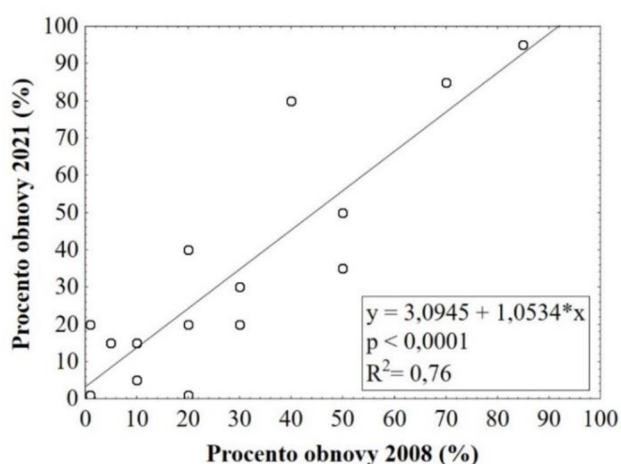
Graf 1 Sloupcový graf četnosti obnovy smrku ztepilého v letech 2008 (tečkovaný sloupec) a 2021 (pruhovaný sloupec) ve zvolených výškových kategoriích.



2) Vztah procenta obnovy v roce 2008 a 2021

Graf (Graf 2) ukazuje vztah procenta přirozené obnovy v roce 2008 (osa x) a v roce 2021 (osa y) pro 15 námi vybraných ploch. Z výsledků je patrné, že obnova v roce 2008 koresponduje s obnovou v roce 2021, což podporuje hypotézu 2. Směrnice (a), která nabývá hodnoty 1,05 ukazuje, že procento obnovy se prakticky nezvýšilo. Směrnice je však ovlivněna body s vysokým procentem obnovy, které se blíží svojí maximální hodnotě. Rozptyl hodnot v grafu vykazuje značnou variabilitu, a to jak u nízkých hodnot procenta obnovy, tak u těch vyšších.

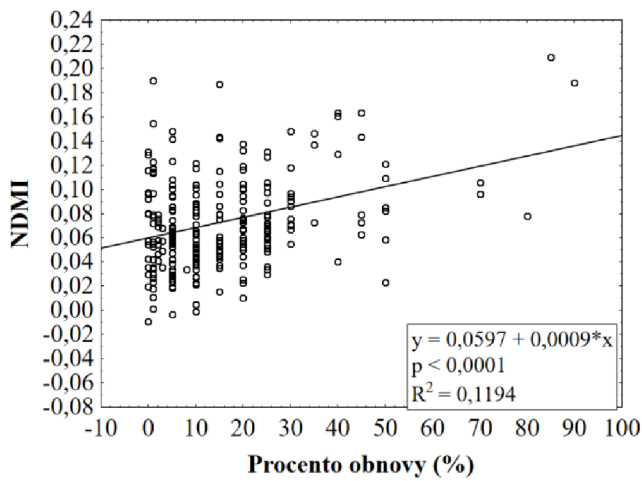
Graf 2 Vztah procenta přirozené obnovy v letech 2008 (osa x) a v roce 2021 (osa y).



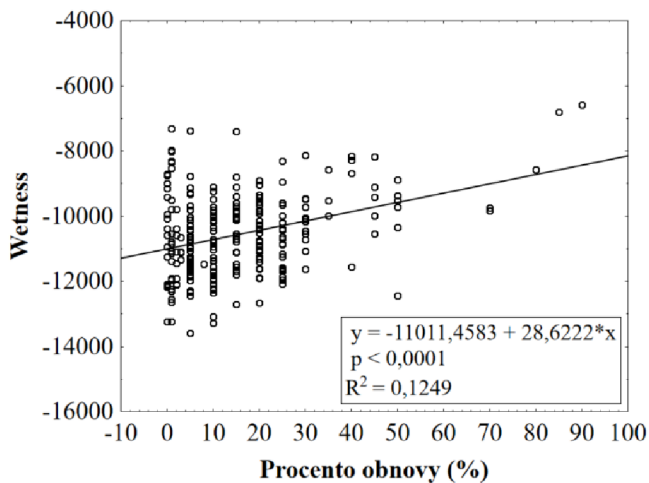
3) Závislost spektrálních indexů z roku 2008 na obnově v roce 2008

Níže uvedené grafy ukazují závislost spektrálních indexů NDMI (Graf 3), Wetness (Graf 4) a FRI2 (Graf 5) vypočtených ze snímku Landsat pořízeného dne 28. 7. 2008 na obnově v roce 2008. Výsledky ukazují, že v terénu naměřená data procenta obnovy jsou ve vztahu se spektrálními daty pořízenými družicí Landsat. Výsledky také korespondují s hypotézou č. 3. Indexy NDMI a Wetness byly průkazné ($p < 0,05$) hladině významnosti. Index FRI2 v tomto případě signifikantně nevyšel ($p > 0,05$). Z grafů je jednoznačně patrná značná variabilita dat indexů NDMI (Graf 3) a Wetness (Graf 4), o něco menší, ale stále výrazná variabilita dat indexu FRI2 (Graf 5). Výsledky nekorrespondují s dodatkem hypotézy 1, protože z grafů není patrný pokles variability hodnot spektrálních indexů se vzrůstajícím procentem obnovy. V některých případech má lineární vztah podobu nepřímé úměrnosti.

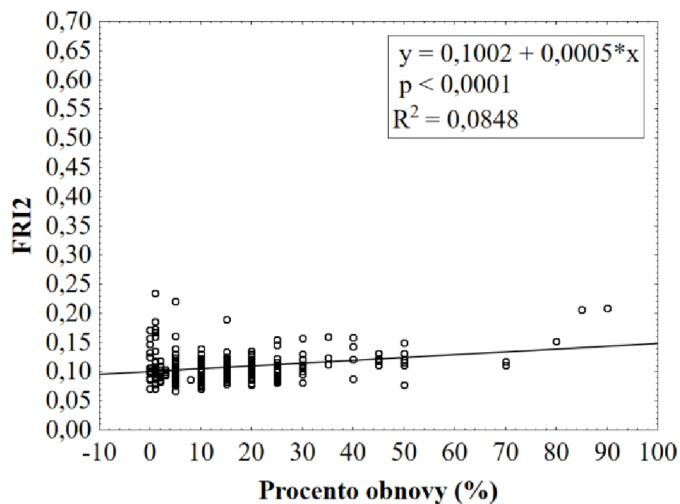
Graf 3 Závislost spektrálního indexu NDMI z 01. 09. 2009 (osa y) na procentu obnovy v roce 2008 (osa x).



Graf 4 Závislost spektrálního indexu Wetness z 01. 09. 2009 (osa y) na procentu obnovy v roce 2008 (osa x).



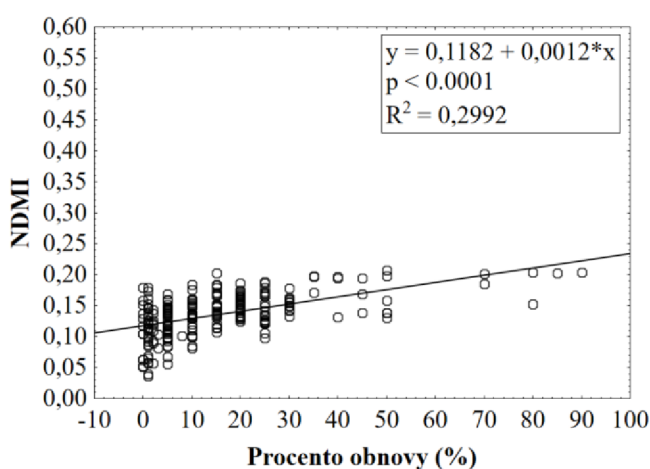
Graf 5 Závislost spektrálního indexu FRI2 z 01. 09. 2009 (osa y) na procentu obnovy v roce 2008 (osa x).



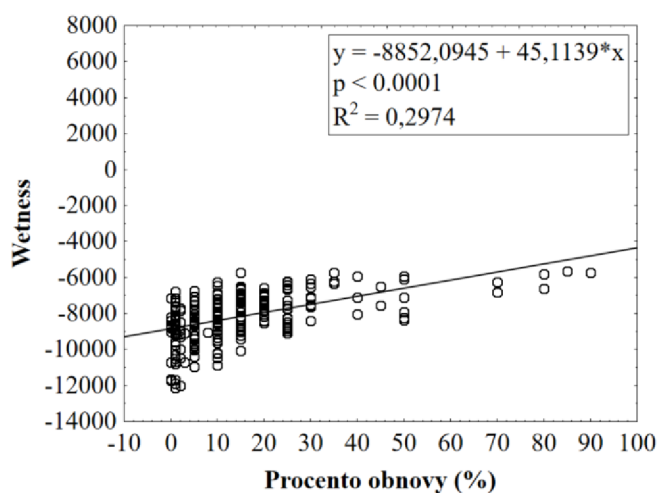
4) Závislost spektrálních indexů z roku 2020 na obnově v roce 2008

Niže uvedené grafy ukazují závislost spektrálních indexů NDMI (Graf 6), Wetness (Graf 7) a FRI2 (Graf 8) vypočtených ze snímku Landsat pořízeného dne 15. 9. 2020 na procentu obnovy zjištěném v roce 2008. Výsledky ukazují, že obnova v roce 2008 má prokazatelný vliv na hodnoty spektrálních indexů v roce 2020. Tyto výsledky korespondují s hypotézou 2. Regresní vztahy mezi spektrálními indexy NDMI, Wetness i FRI2 a hodnotou procenta obnovy byly průkazné ($p < 0,0001$).

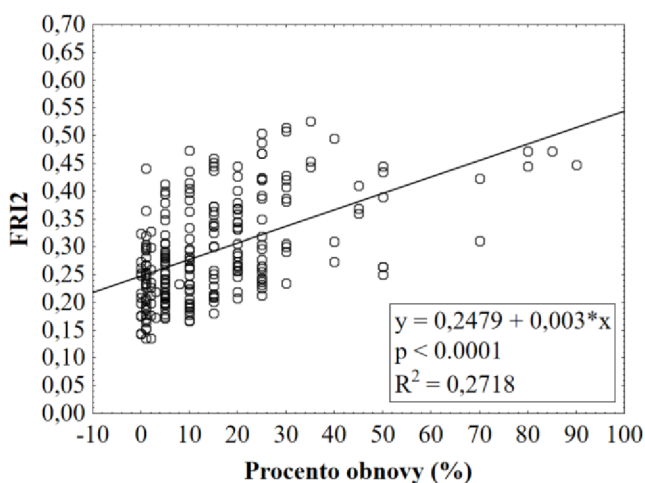
Graf 6 Závislost spektrálního indexu NDMI z 15. 9. 2020 (osa y) na procentu obnovy v roce 2008 (osa x).



Graf 7 Závislost spektrálního indexu Wetness z 15. 9. 2020 (osa y) na procentu obnovy v roce 2008 (osa x).



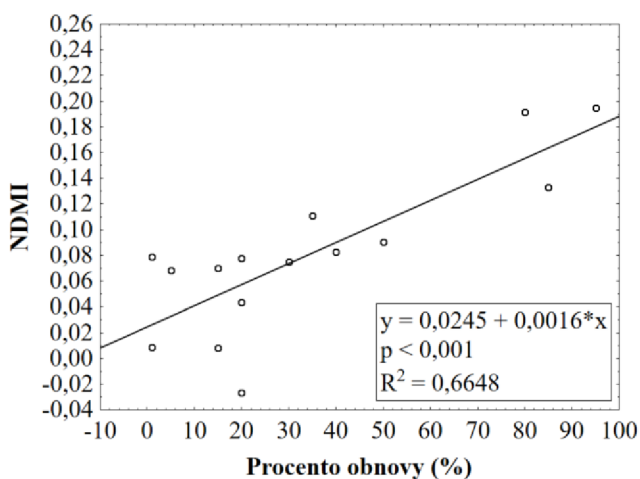
Graf 8 Závislost spektrálního indexu FRI2 z 15. 9. 2020 (osa y) na procentu obnovy v roce 2008 (osa x).



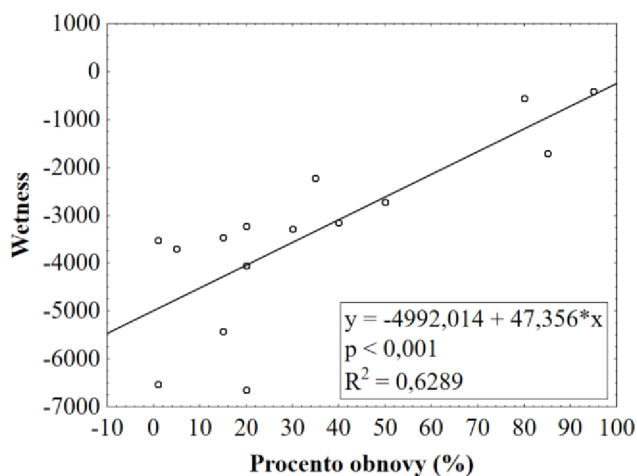
5) Závislost spektrálních indexů z roku 2020 na obnově v roce 2021

Níže uvedené grafy ukazují závislost spektrálních indexů NDMI (Graf 9), Wetness (Graf 10) a FRI2 (Graf 11) vypočtených ze snímku Landsat pořízeného dne 18. 5. 2020 na procentu obnovy zjištěném v roce 2021. Z grafů vyplývá závislost hodnot spektrálních indexů vypočtených z distančních dat a dat obnovy lesa zjištěných v terénu. Výsledky korespondují s hypotézou 1. Index NDMI, Wetness i FRI2 vycházejí průkazně ($p < 0,001$). Nejlepších výsledků dosahoval index FRI2. Graf FRI2 (Graf 11) ukazuje, že variabilita dat se neliší s měnícím se procentem obnovy. Tento výsledek je na rozdíl od výsledků indexů NDMI a Wetness v rozporu s dodatkem hypotézy 1, který říká, že se vzrůstajícím procentem obnovy bude klesat variabilita hodnot spektrálního indexu.

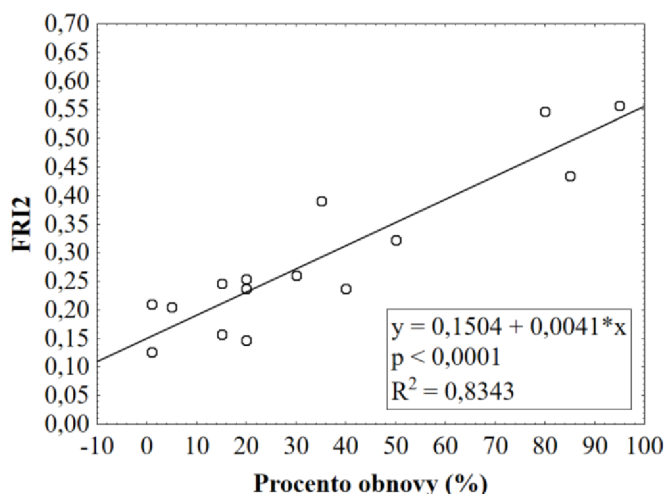
Graf 9 Závislost spektrálního indexu NDMI z 18. 5. 2020 (osa y) na procentu obnovy v roce 2021 (osa x).



Graf 10 Závislost spektrálního indexu Wetness z 18. 5. 2020 (osa y) na procentu obnovy v roce 2021 (osa x).



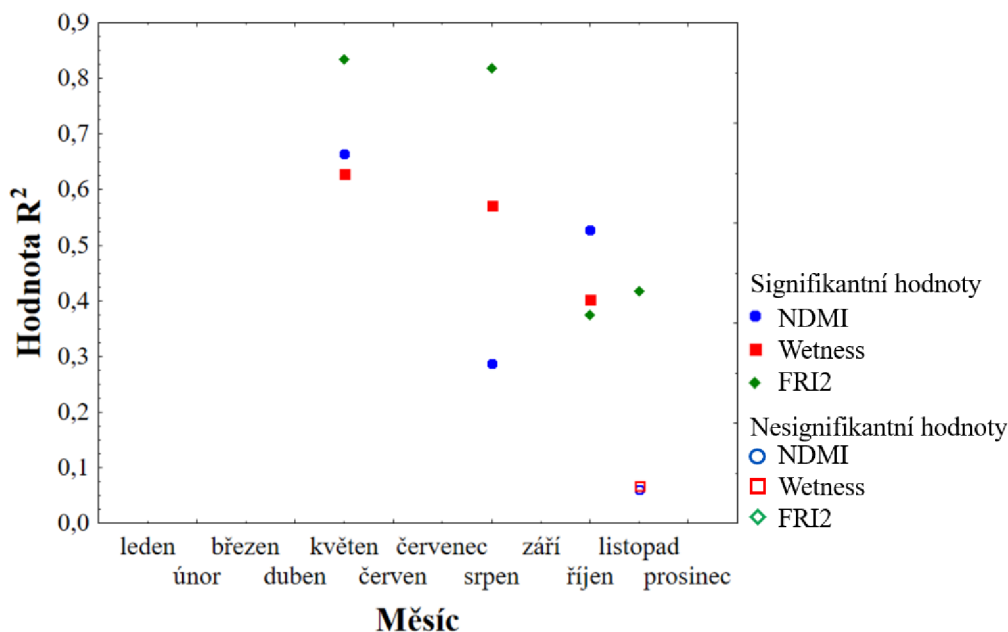
Graf 11 Závislost spektrálního indexu FRI2 z 18. 5. 2020 (osa y) na procentu obnovy v roce 2021 (osa x).



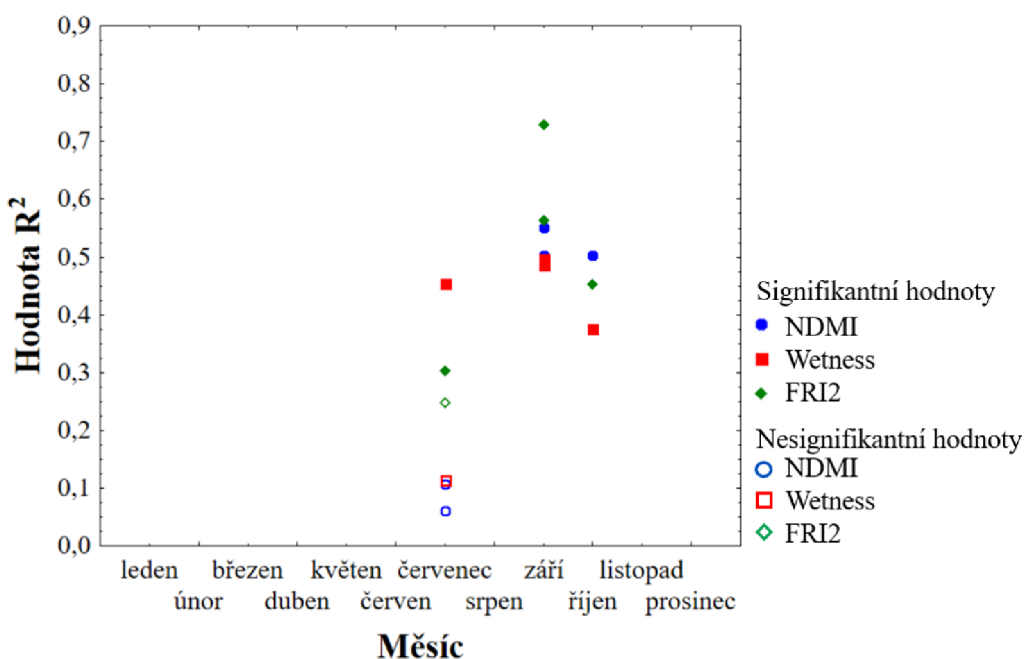
6) Závislost hodnot koeficientu determinace R^2 na měsíci v roce

Následující dva grafy (Graf 12, Graf 13) ukazují závislost hodnot koeficientu determinace R^2 na měsíci v roce. Tato analýza testuje hypotézu č. 3 a zároveň ukazuje, který z vybraných indexů je nejlepší pro hodnocení přirozené obnovy lesa. Z grafů vyplývá, že nejlepších hodnot bylo dosaženo v květnu a také v srpnu a v září, tedy v jarních termínech a na konci léta. Tyto výsledky jsou v souladu s literaturou a také korespondují s hypotézou 3. V analýze chybí data z brzkého jara, která by podle hypotézy 3 měla též dosahovat dobrých výsledků. V jarním období byl však v oblasti zájmového území stále sníh a družicová data byla proto nepoužitelná.

Graf 12 Závislost hodnot koeficientu determinace R^2 dat pořízených v roce 2020 na měsíci v roce 2020. Za hranici signifikance byla považována hodnota $p = 0,05$.



Graf 13 Závislost hodnot koeficientu determinace R^2 dat pořízených v roce 2021 na měsíci v roce 2020. Za hranici signifikance byla považována hodnota $p = 0,05$.

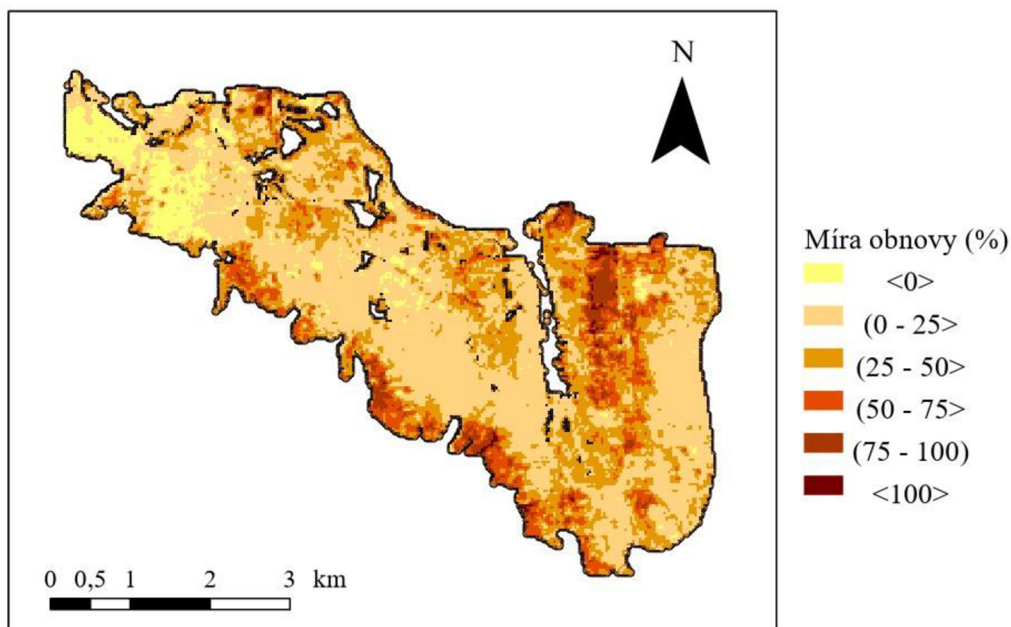


7) Analýza prostorové struktury obnovy

Jedním z cílů diplomové práce bylo provedení analýzy prostorové struktury obnovy. Pro splnění tohoto cíle jsme vytvořili extrapolovaný model obnovy (Obrázek 5), který vypovídá o míře obnovy v jednotlivých částech zájmového území. Nejúspěšněji obnova probíhala

v oblasti Mokřůvek a také v příhraničních oblastech zájmového území. Naopak nejnižší hodnoty obnovy byly naměřeny v severozápadní oblasti zájmového území.

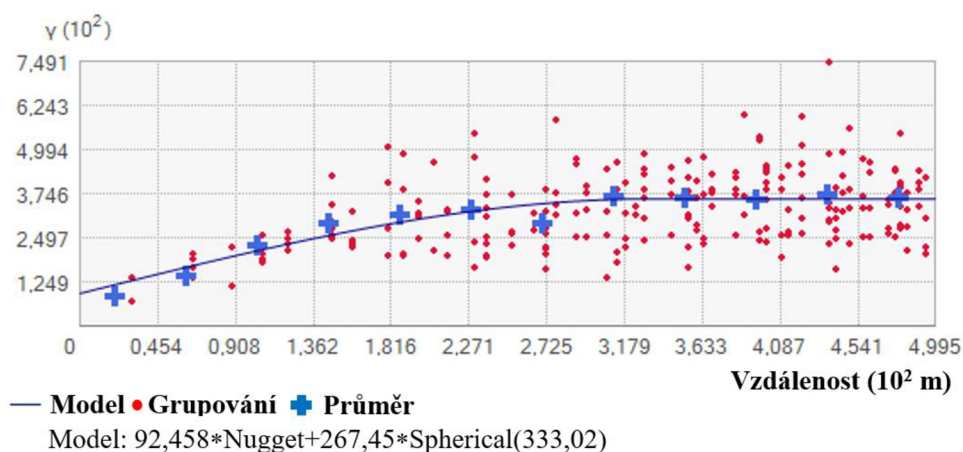
Obrázek 5 Model obnovy v zájmovém území v oblasti Březníku v roce 2021.



8) Analýza semivariance

Pro určení prostorové závislosti dat byla provedena analýza semivariance s použitím sférického modelu (Graf 14). Výsledky ukazují, že do 333,02 m průměru plochy se uplatňuje prostorová závislost.

Graf 14 Sférický model semivariance provedený v programu ArcGIS Pro.



9) Vyhodnocení vlivů environmentálních proměnných

Výsledky analýzy vyhodnocení nezávislých vlivů environmentálních proměnných (Tabulka 5) ukázaly průkazný vliv proměnné Stupně přirozenosti dle Matějky, Geologické

kategorie, HLI, Edafické kategorie, Půdní kategorie a nadmořská výška. Podíl vysvětlené variability obecným lineárním modelem (GLM) kumulativních vlivů provedeného metodou postupného výběru byl 31 %. Jako průkazné se projeví proměnné DEM, Stupně přirozenosti dle Matějky, Geologické kategorie, Edafické kategorie a TWI (Tabulka 6-10).

Tabulka 5 Vyhodnocení nezávislých vlivů environmentálních proměnných na úspěšnost obnovy.

Environmentální proměnná	R ² adj.	F	p
TWI	0,00	1,44	0,23
Nadmořská výška	0,01	7,76	<0,01**
HLI	0,09	47,05	<0,0001***
ASR12	0,01	5,70	0,02
Půdní kategorie	0,03	4,52	<0,01**
Stupně přirozenosti dle Matějky	0,13	24,49	<0,0001***
Edafické kategorie	0,06	5,22	<0,0001***
Geologické kategorie	0,11	9,41	<0,0001***
Geologické kategorie vzdálenost od 7a8	0,00	0,08	0,78
Suché/vlhké oblasti	0,00	0,09	0,77

Tabulka 6 GLM model – Forward selection – model.

Environmentální proměnná	Df	F	p	R ² adj.
Stupně přirozenosti dle Matějky	3	24,45	<0,0001	0,13

Tabulka 7 GLM model – Forward selection – model 2.

Environmentální proměnná	Df	F	p	R ² adj.
Stupně přirozenosti dle Matějky	3	22,45	<0,0001	0,21
Geologické kategorie	7	8,64	<0,0001	

Tabulka 8 GLM model – Forward selection – model 3.

Environmentální proměnná	Df	F	p	R ² adj.
DEM	1	35,00	<0,0001	0,27
Stupně přirozenosti dle Matějky	3	23,02	<0,0001	
Geologické kategorie	7	12,21	<0,0001	

Tabulka 9 GLM model – Forward selection – model 4.

Environmentální proměnná	Df	F	p	R ² adj.
DEM	1	45,14	<0,0001	0,31
Stupně přirozenosti dle Matějky	3	25,87	<0,0001	
Geologické kategorie	7	8,75	<0,0001	
Edafické kategorie	7	4,75	<0,0001	

Tabulka 10 GLM model – Forward selection – model 5 – výsledný model.

Environmentální proměnná	Df	F	p	R² adj.
DEM	1	45,25	<0,0001	0,31
TWI	1	5,33	<0,05	
Stupně přirozenosti dle Matějky	3	27,37	<0,0001	
Geologické kategorie	7	8,75	<0,0001	
Edafické kategorie	7	4,55	<0,0001	

6 DISKUSE

Míra obnovy zjištěná terénním mapováním koresponduje s indexy vypočítanými ze spektrálních dat. Klesající variabilita hodnot spektrálního indexu se vzrůstajícím procentem obnovy se ukázala jen v menšině případů. Nejvyšších hodnot koeficientu determinace R^2 bylo dosaženo ve třech měsících (květen, srpen a září). V našich analýzách dosáhl nejlepších hodnot koeficientu determinace R^2 index FRI2. Výsledky analýzy vztahu procenta obnovy mezi lety 2008 a 2021 ukazují jen nepatrný rozdíl mezi mírou obnovy zjištěnou v roce 2008 a 2021. Lze tedy předpokládat, že založený stav obnovy lesa pokračuje do budoucna v zásadě v nezměněném stavu. Nejvyšší míra obnovy byla zjištěna na západních svazích Mokřůvek a také na osluněných svazích jihozápadní oblasti zájmového území. Z mé práce vyplývá, že úspěšnost obnovy podmiňuje dostatek světelného záření, orientace svahu, dostatek vlhkosti a také přirozenost porostu. Ukázalo, že v míře obnovy v zájmové oblasti se uplatňuje prostorová závislost v dosahu několika set metrů.

Naše výsledky analýzy porovnání výškové struktury obnovy mezi lety 2008 a 2021 ukazují pokles počtu semenáčků ve všech výškových kategoriích. To je v rozporu s výsledky jiných prací (Čížková & Hubený, 2021; Čížková, 2022) které ukazují vzrůst počtu jedinců ve vyšších výškových kategoriích. Důvodem námi zjištěného poklesu počtu jedinců v kategoriích nízké obnovy by mohla být mortalita způsobená kompetičním vyloučením bylinnou vegetací (převážně travami a keříky rodu *Vaccinium*) (Berkowitz et al., 1995; Grime, 1979; Nilsson et al., 2002; Jonášová & Prach, 2008; Čížková et al., 2020). Mortalita ve vyšších kategoriích pak mohla být způsobena okusem spárkatou zvěří (Čížková et al., 2020; Kupferschmid et al. 2019). Čížková et al. (2020) uvádí výškovou třídu 0,51-1 m jako kategorii nejnáchylnější k okusu terminálních a bočních výhonů zvěří, což souhlasí s našimi výsledky, které ukazují největší pokles počtu semenáčků právě výškové kategorie 0,51-1 m. To potvrzuje i práce Renaud et al. (2003), která zaznamenala nejintenzivnější okus ve výšce odpovídající kohoutkové výšce zvěře (srnčí zvěř 75 cm, jelení zvěř 90-130 cm). Na druhou stranu je smrk literaturou považován za zvěří okusovaný jen minimálně a v případě nouze (Motta, 2003). Na plochách se mohla uplatnit také vnitrodruhová kompetice mezi jedinci smrku (Castagneri et al., 2008; Després et al., 2017). Námi zjištěné rozdíly v počtu semenáčků mezi lety 2008 a 2021 však nejsou příliš vysoké a zjištěný pokles ve všech kategoriích mohl být způsoben nepřesností při identifikaci ploch. S tímto tvrzením v rozporu je ale výsledek prostorové analýzy i poznatky zjištěné v terénu, které potvrzují, že jedna plocha reprezentuje

širší území, takže nepřesnost v lokalizaci ploch v řádu metrů by neměla způsobit podstatný rozdíl.

V práci jsme použili indexy NDMI, Wetness a FRI2. Stejně tak hodnotili obnovu lesního porostu pomocí Tasseled Cap indexů v práci Frazier et al. (2015), která též dokládá jejich vhodnost k hodnocení obnovy lesa. Index NDMI byl úspěšně použit například v pracích Hamunyela et al. (2020), Aljahdali et al. (2021) a Ticman et al. (2021). Při srovnání indexů vykázal nejvyšší hodnoty koeficientu determinace index FRI2. Za nejvhodnější pro hodnocení obnovy lesa ho označuje také práce Morresi et al. (2019). Dobré výsledky indexu FRI2 v mé diplomové práci jsou v souladu s tím, že byl tento index navržen právě pro hodnocení obnovy lesa na rozdíl od jiných indexů, které mají širší využití (Gilabert et al. 2010; Xue, & Su, 2017). Analýza vztahu procenta obnovy ukázala prakticky nezvýšené procento obnovy mezi lety 2008 a 2021. Výsledky podporují hypotézu 2, která předpokládá, že založený stav obnovy bude do budoucna pokračovat v zásadě v nezměněném stavu, tedy že obnova v roce 2008 ovlivňuje obnovu v roce 2021. Tuto hypotézu podporují i výsledky práce Svoboda et al. (2010) a Bače et al. (2015), které ukázaly, že již složení a struktura porostu před disturbancí předurčuje stav, který se vyvine z regenerace po disturbanci a tento stav zůstává v zásadě neměnný. Podstatou jsou mechanismy jako je v podrostu přežívající obnova (tzv. advanced regeneration), mikrohabitaty (Wild et al., 2014) a limitace světlem či kompetičním vyloučením (Nilsson et al., 2002; Jonášová & Prach, 2008). Analýzy závislosti spektrálních indexů na obnově prokázaly průkaznou regresi, což je v souladu s hypotézou č. 1, která předpokládá vztah mezi hodnotami přirozené obnovy a hodnotou spektrálního indexu. V některých případech byly výsledky i v souladu s dodatečnou hypotézou, která předpokládá klesající trend variability hodnot spektrálního indexu se vzrůstajícím procentem obnovy. Zvýšená variabilita hodnot spektrálního indexu u malého procentuálního podílu obnovy, může být dle mého názoru způsobena tím, že obnova na plochách nebyla příliš rozvinutá a na ploše se projevil vliv různých jednotek krajinného krytu, včetně rostlin bylinného patra. S probíhající obnovou v čase pak vzrůstá spektrální projev vegetace, stromy rostou a zahušťují se a variabilita klesá. V některých případech však měl lineární vztah klesající tendenci, tedy podobu nepřímé úměrnosti, což mohlo být způsobeno tím, že došlo k projevení nějakého efektu, který při zobrazení dat nebylo možné rozpoznat. Tímto efektem by mohl být vliv vlhkosti a námrazy. Vlhkost i námraza mohou být pozitivně korelovány s nadmořskou výškou. V tom případě se vzrůstající výškou vzrůstá pravděpodobnost i intenzita námrazy, popřípadě míra vlhkosti. Naopak se ale může v tomto vztahu projevit i negativní korelace v případě, že nastane v oblasti inverze v nižších nadmořských výškách, kde se pak může projevit námraza.

Testovali jsme vliv termínu pořízení družicových dat v průběhu vegetační sezóny na úspěšnost hodnocení obnovy lesního porostu s tím, že jsme předpokládali nejlepší schopnost detekce obnovy na jaře a na podzim, kdy není vegetace ve fázi vzrůstu, díky čemuž je obnova lépe odlišitelná od ostatních typů povrchu. Tento předpoklad hypotézy č. 3 byl v zásadě potvrzen s nejlepšími výsledky pro měsíce květen, srpen a září. Je však nutné zmínit, že tyto výsledky nejsou založené na velkém souboru dat. Omezení využívání družicových dat je totiž právě v limitovaném počtu snímků, ze kterých lze data získat, a hlavně pak v kvalitě těchto snímků, která je odvozená od míry oblačnosti. Nicméně výsledky byly i přes malý datový soubor signifikantní.

Z hodnot indexů FRI2, který v analýzách dosáhl nejlepších výsledků, konkrétně hodnot z měsíců květen a září byl pomocí mnohorozměrné lineární regrese vytvořen model obnovy extrapolovaný na celé zájmové území. Nebylo možné testovat validitu modelu, protože jsme neměli k dispozici verifikační plochy. Pokud jsme část z našich 15 ploch použili jako plochy verifikační, měl model malou výpovědní hodnotu, protože množství dat nebylo dostatečné. Navíc plochy byly vybrány tak, aby byly rozložené na gradientu obnovy a v případě odebrání některé z nich by model nebyl relevantní. Nelze tedy ověřit výpovědní hodnotu modelu, nicméně díky dobrému vztahu mezi terénními a distančními daty má model výpovědní hodnotu danou právě vztahem dat. Model byl následně testován na míru prostorové závislosti. Dosah prostorové závislosti se uplatňuje zhruba do 333 m průměru plochy, což odpovídá našim zkušenostem z terénu, kde se potvrdilo, že plocha odráží stav většího území v okolí. Vznikají tak místa, kde je porost rozvolněný se značně rozvinutým bylinným patrem a naopak plochy, kde došlo k rozvinutí hustého lesního porostu (Hubený, 2015). Potvrzená prostorová závislost dat také eliminuje závažnost nepřesné lokalizace ploch. Pokud se naše lokalizace při terénním měření lišila od monitoringu v roce 2008, není tento rozdíl právě díky této prostorové závislosti významný a výsledky budou podobné.

Model obnovy lesa byl také testován na citlivost k různým environmentálním proměnným. Byl potvrzen nezávislý vliv proměnných stupně přirozenosti dle Matějky, geologické kategorie, HLI, edafické kategorie, půdní kategorie a nadmořská výška, ale je třeba přihlídnout k faktu, že data environmentálních proměnných mají určitou míru přesnosti, která může být menší, než je prostorová závislost našich dat. Navíc je problematické určit vliv jednotlivých environmentálních indexů v případě tak komplikovaného jevu, jako je obnova celého ekosystému. Proměnné půdní kategorie, edafické kategorie, geologické kategorie a geologické kategorie vzdálenost od 7a8 pravděpodobně v našem případě odrážejí především vlhkostní charakteristiku plochy. V terénu i z extrapolovaného modelu vyplývá, že obnova

probíhala neúspěšněji na jihozápadních svazích. To odpovídá i zjištěnému významnému vlivu proměnné HLI (heat load index). Nicméně práce Casady et al., 2009 ukazuje nejrychleji probíhající obnovu porostu na východních svazích, což přisuzuje větší dostupnosti vody. Východní svahy jsou osluněné v dopoledních hodinách, kdy jsou teploty nižší a nedochází proto k tak vysoké míře evapotranspirace. Výsledky GLM modelu provedeného metodou postupného výběru ukázaly kumulativní vliv proměnných nadmořská výška, stupně přirozenosti dle Matějky, geologické kategorie, TWI a edafické kategorie. V souladu s našimi výsledky, které potvrdily signifikantní vliv nadmořské výšky na míru obnovy lesního porostu, je výsledek práce Čížková et al. (2020). Tato práce vliv nadmořské výšky též potvrdila, s tím že množství jedinců zmlazení signifikantně klesá s rostoucí nadmořskou výškou. Naopak práce Casady et al. (2009) mluví o pozitivním vlivu nadmořské výšky na míru obnovy. Důvodem je dle práce to, že s do určité míry vzrůstající nadmořskou výškou klesá teplota a evapotranspirace a zároveň roste množství srážek, takže se zvyšuje vlhkost stanoviště, což má pozitivní vliv na úspěšnost obnovy. Nicméně vliv nadmořské výšky není dán lineárním vztahem, ale spíše optimem v rámci ekologické valence daného druhu. V naší zájmové oblasti se vliv nadmořské výšky projevil i přesto, že rozsah nadmořské výšky v oblasti není velký. Vliv nadmořské výšky ale i vlhkosti na úspěšnost obnovy lesa potvrzuje i práce Dodson & Root, H. T. (2013) a Stevens-Rumann & Morgan (2019). Mnoho dalších prací ve svých výsledcích též potvrzuje, mimo jiných proměnných jako je například vzdálenost stanoviště ke zdroji semen nebo dostupnost živin, podstatný vliv vlhkosti stanoviště na úspěšnost obnovy (Clarke et al., 2005; Röder et al., 2008; Casady et al. 2009; Kemp et al., 2015). Práce Busby et al. (2020) pak potvrzuje vliv topografického vlhkostního indexu (TWI) a indexu HLI na míru obnovy smrku, což je v souladu s našimi výsledky.

7 ZÁVĚŘ

Cílem této práce bylo zhodnotit míru přirozené obnovy lesa po třinácti letech od posledního hodnocení v bezzásahovém území v oblasti Březníku, provést analýzu prostorové struktury přirozené obnovy, otestovat potenciál dat družice Landsat pro hodnocení míry přirozené obnovy, zhodnotit vhodnost vybraných spektrálních indexů pro hodnocení obnovy lesa a také najít optimum v průběhu vegetační sezóny pro hodnocení obnovy lesa těmito indexy.

Výsledky analýzy ukazují, že mezi hodnotami v terénu naměřené míry obnovy a hodnotami spektrálních indexů NDMI, Wetness a FRI2 lze najít vztah, a proto soudíme, že data družice Landsat a z ní vypočtené indexy jsou vhodné pro hodnocení míry přirozené obnovy. Ukázalo, že s vyvíjející se obnovou lesa v čase se zvyšuje průkaznost lineární regrese mezi mírou obnovy a hodnotami spektrálních indexů, což vysvětlujeme tím, že v průběhu růstu se porost zahušťuje a zvyšuje se spektrální projev vegetace. Dle našich výsledků je nejvhodnějším indexem pro hodnocení míry přirozené obnovy index FRI2. Optimum pro hodnocení obnovy nastává v měsících květen (na sklonku jara) a srpen-září (konec vegetační sezóny), tedy v době, kdy nejsou námrazy a sníh, ale zároveň je nižší vliv bylinného patra na hodnotu spektrální odrazivosti.

Hodnocení míry přirozené obnovy v bezzásahovém území v oblasti Březníku, které bylo provedeno s třináctiletým odstupem od posledního hodnocení, ukázalo, že obnova se vyvíjela za základního založeného stavu přibližně stejným směrem v zásadě v nezměněném stavu. Celkové počty jedinců obnovy se mezi lety příliš nezměnily. Na některých plochách došlo k nárůstu počtu semenáčků oproti stavu v roce 2008 a na některých naopak k poklesu. Analýza srovnání počtu semenáčků v jednotlivých výškových kategoriích však ukázala mírné snížení počtu jedinců ve všech výškových kategoriích, což může značit určitou mortalitu, která mohla být způsobena vnitrodruhovou či mezidruhovou kompeticí, okusem zvěří, nebo mikroklimatickými podmínkami. Obnova v rámci zájmového území probíhala nejlépe na západních svazích Mokrůvek a také na jihozápadně orientovaných svazích při hranici zájmového území a německého národního parku Bavorský les. Úspěšnou obnovu v naší zájmové oblasti podmiňuje dostatek světla, jihozápadní orientace svahu, přirozenost porostu a dostatek vlhkosti. Dle mikrostanovištních podmínek se pak vytvářejí oblasti, které mají podobnou míru obnovy a odráží určité environmentální podmínky. To potvrdila i provedená analýza semivariance, která ukázala prostorovou závislost do 300 m průměru plochy.

8 ZDROJE

Aljahdali, M. O., Munawar, S., & Khan, W. R. (2021). Monitoring mangrove forest degradation and regeneration: Landsat time series analysis of moisture and vegetation indices at Rabigh Lagoon, Red sea. *Forests*, 12(1), 52. doi:10.3390/f12010052

Alvey, A. A. (2006). Promoting and preserving biodiversity in the urban forest. *Urban Forestry & Urban Greening*, 5(4), 195–201. doi:10.1016/j.ufug.2006.09.003

Anderson-Teixeira, K. J., Snyder, P. K., Twine, T. E., Cuadra, S. V., Costa, M. H., & DeLucia, E. H. (2012). Climate-regulation services of natural and agricultural ecoregions of the Americas. *Nature Climate Change*, 2(3), 177–181. doi:10.1038/nclimate1346

Anděl, J. (1998). *Statistické metody*. MatfyzPress, 1998. ISBN 80-85863-27-8.

Ansink, E., Hein, L., & Hasund, K. P. (2008). To value functions or services? An analysis of ecosystem valuation approaches. *Environmental Values*, 17(4), 489–503. doi:10.3197/096327108x368502

Bače, R., Svoboda, M., Janda, P., Morrissey, R. C., Wild, J., Clear, J. L. ... Donato, D.C. (2015). Legacy of pre-disturbance spatial pattern determines early structural diversity following severe disturbance in montane spruce forests. *Plos One*, 10(9). doi:10.1371/journal.pone.0139214

Banskota, A., Kayastha, N., Falkowski, M. J., Wulder, M. A., Froese, R. E., & White, J.C. (2014). Forest monitoring using Landsat time series data: a review. *Can. J. Remote Sensing*, 362–384. <https://doi.org/10.1080/07038992.2014.987376>

Bentz, B. J., Régnière, J., Fettig, C. J., Hansen, E. M., Hayes, J. L., Hicke, J. A., ... Seybold, S. J. (2010). Climate change and bark beetles of the Western United States and Canada: direct and indirect effects. *BioScience*, 60(8), 602–613. doi:10.1525/bio.2010.60.8.6

Bernier, N., & Ponge, J. F. (1994). Humus form dynamics during the sylvogenetic cycle in a mountain spruce forest. *Soil Biology and Biochemistry*, 26(2), 183–220. doi:10.1016/0038-0717(94)90161-9

Berkowitz, A. R., Canham, C. D., & Kelly, V. R. (1995). Competition vs. facilitation of tree seedling growth and survival in early successional communities. *Ecology*, 76(4), 1156–1168. doi:10.2307/1940923

- Betts, R. A.** (2000). Offset of the potential carbon sink from boreal forestation by decreases in surface albedo. *Nature*, 408(6809), 187–190. doi:10.1038/35041545
- Beven, K. J., & Kirkby, M. J.** (1979). A physically based, variable contributing area model of basin hydrology. *Hydrological Sciences Bulletin*, 24(1), 43–69. doi:10.1080/02626667909491834
- Bonan, G. B.** (2008). Forests and climate change: forcings, feedbacks, and the climate benefits of forests. *Science*, 320(5882), 1444–1449. doi:10.1126/science.1155121
- 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. doi:10.1139/x11-041
- Botkin, D., Simpson, L., & Nisbet, R.** (1993). Biomass and carbon storage of the North American deciduous forest. *Biogeochemistry*, 20(1). doi:10.1007/bf00002803
- Busby, S. U., Moffett, K. B., & Holz, A.** (2020). High-severity and short-interval wildfires limit forest recovery in the Central Cascade Range. *Ecosphere*, 11(9). doi:10.1002/ecs2.3247
- Calder, I. R., Reid, I., Nisbet, T. R., & Green, J. C.** (2003). Impact of lowland forests in England on water resources: Application of the Hydrological Land Use Change (HYLUC) model. *Water Resources Research*, 39(11). doi:10.1029/2003wr002042
- Carey, S. K., & Woo, M.** (2001). Spatial variability of hillslope water balance, wolf creek basin, subarctic yukon. *Hydrological Processes*, 15(16), 3113–3132. doi:10.1002/hyp.319
- Carter V. A., Chiverrell R. C., Clear J. L., Kuosmanen N., Moravcová A., Svoboda M., ... Kuneš P.** (2018). Quantitative palynology informing conservation ecology in the bohemian/bavarian forests of central Europe. *Frontiers in Plant Science*: 1–14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02268>
- Casady, G. M., van Leeuwen, W. J. D., & Marsh, S. E.** (2009). Evaluating post-wildfire vegetation regeneration as a response to multiple environmental determinants. *Environmental Modeling & Assessment*, 15(5), 295–307. doi:10.1007/s10666-009-9210-x
- Castagneri, D., Vacchiano, G., Lingua, E., & Motta, R.** (2008). Analysis of intraspecific competition in two subalpine Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) stands in Paneveggio

(Trento, Italy). *Forest Ecology and Management*, 255(3-4), 651–659. doi:10.1016/j.foreco.2007.09.041

Clarke, P. J., Knox, K. J. E., Wills, K. E., & Campbell, M. (2005). Landscape patterns of woody plant response to crown fire: disturbance and productivity influence sprouting ability. *Journal of Ecology*, 93(3), 544–555. doi:10.1111/j.1365-2745.2005.00971.x

Crist, E. P. (1985). A TM Tasseled Cap equivalent transformation for reflectance factor data. *Remote Sensing of Environment*, 17(3), 301–306. doi:10.1016/0034-4257(85)90102-6

Crist, E. P. & Cicone, R. C. (1984). A physically-based transformation of Thematic Mapper data - the TM Tasseled Cap, *IEEE Transactions on Geosciences and Remote Sensing*. GE-22, 256-263. doi: 10.1109/TGRS.1984.350619.

Cromack, K. (1981). Below-Ground Processes in Forest Succession. In: West, D.C., Shugart, H.H., Botkin, D.B. (eds) *Forest Succession*. Springer Advanced Texts in Life Sciences. Springer, New York, NY. https://doi.org/10.1007/978-1-4612-5950-3_22

Cooke, B.J., Nealis, V.G. & Regniere, J. (2007). Insect defoliators as periodic disturbances in northern forest ecosystems. *Plant Disturbance Ecology: the Process and the Response*. Elsevier, Burlington, MA, pp. 487–525.

Coyea, M. R., & Margolis, H. A. (1992). Factors affecting the relationship between sapwood area and leaf area of balsam fir. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(11), 1684–1693. doi:10.1139/x92-222

Čermák, J., & Nadezhdina, N. (2000). Water relations in mixed versus pure stands. Proceedings of the international conference forest ecosystem restoration, Ecological and economical impacts of restoration processes in secondary coniferous forests. Vienna, pp 70–76

Čížková P. & Hubený P. (2021). Jaký les vytvářejí spontánní procesy na Šumavě?. *Ochrana přírody*. 2021(3), 2-5.

Čížková P. (2022). Bezzásahové území Modrava – stav živého stromového patra a zmlazení v 1. cyklu biomonitoringu ke konci roku 2019.

Čížková P., Červenka J. & Hubený P. (2020). Monitoring of tree regeneration in non-intervention area of Šumava National park. *Silva Gabreta*. Vimperk, 2020(26), 81-97.

- Després, T., Vítková, L., Bače, R., Čada, V., Janda, P., Mikoláš, M., ... Svoboda, M.** (2017). Past disturbances and intraspecific competition as drivers of spatial pattern in primary spruce forests. *Ecosphere*, 8(12). doi:10.1002/ecs2.2037
- Dobrovolný, P.** (1998). Dálkový průzkum Země. Digitální zpracování obrazu. Masarykova univerzita. ISBN 9788021018129.
- Dodson, E. K., & Root, H. T.** (2013). Conifer regeneration following stand-replacing wildfire varies along an elevation gradient in a ponderosa pine forest, Oregon, USA. *Forest Ecology and Management*, 302, 163–170. doi:10.1016/j.foreco.2013.03.050
- Drury, W., & Nisbet, I.** (1973). Succession. *Journal of the Arnold Arboretum*, 54(3), 331-368.
- Edburg, S. L., Hicke, J. A., Brooks, P. D., Pendall, E. G., Ewers, B. E., Norton, U., ... Meddens, A. J.** (2012). Cascading impacts of bark beetle-caused tree mortality on coupled biogeophysical and biogeochemical processes. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 10(8), 416–424. doi:10.1890/110173
- 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. doi:10.1603/022.038.0202
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations).** (2000). Global forest resources assessment. FAO Forestry Paper 140.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations).** (2007). The State of the World's Forests.
- Field-Map** [online]. © IFER 1994 - 2021 [cit. 2021-03-26]. URL: <https://field-map.com/>
- Finegan, B.** (1984). Forest succession. *Nature*, 312(5990), 109–114. doi:10.1038/312109a0
- Fischer, H. S., Winter, S., Lohberger, E., Jehl, H., & Fischer, A.** (2013). Improving transboundary maps of potential natural vegetation using statistical modeling based on environmental predictors. *Folia Geobotanica*, 48(2), 115–135. doi:10.1007/s12224-012-9150-0

- Frazier, R. J., Coops, N. C., & Wulder, M. A.** (2015). Boreal shield forest disturbance and recovery trends using Landsat time series. *Remote Sensing of Environment*, 170, 317–327. doi:10.1016/j.rse.2015.09.015
- Frelich, L. E.** (2008). *Forest dynamics and disturbance regime*. Cambridge University Press. ISBN 9780521052474.
- Gadgil, P.D., & Bain, J.** (1999). Vulnerability of planted forests to biotic and abiotic disturbances. *New Forests* 17, 227–238. <https://doi.org/10.1023/A:1006546917313>
- Gao, B.** (1996). NDWI—A normalized difference water index for remote sensing of vegetation liquid water from space. *Remote Sensing of Environment*, 58(3), 257–266. doi:10.1016/s0034-4257(96)00067-3
- Geiger, R., Aron R. H., & Todhunter P.** (2003). *The climate near the ground*. Sixth edition. USA - Lanham, Maryland: Rowman and Littlefield Publishers. ISBN 0-7425-1857-4.
- Gibson, F., & W. Deacon, J.** (1988). Experimental study of establishment of ectomycorrhizas in different regions of birch root systems. *Transactions of the British Mycological Society*, 91(2), 239–251. doi:10.1016/s0007-1536(88)80211-0
- Gibson, I. A. S., & T.M. Jones.** (1977). Monoculture as the origin of major pests and diseases. 139-161, *Origins of pest, parasite, disease and weed problems*.
- Gilbert, M. A., Gonzalez-Piqueras, J., & Martinez, B.** (2010). Theory and application of vegetation indices. Maselli, F., M. Menenti & P.A. Brivio. *Remote Sensing Optical Observations of Vegetation Properties*. Kerala, India: Research signpost, s. 1-43. ISBN 978-81-308-0421-7
- Gill, R. M. A.** (1990). Monitoring the status of European and North American cervids. GEMS Information Series No. 8. Global Environment Monitoring System, United Nations Environment Programme. 277 pp.
- Gill, R. M. A.** (1992). A review of damage by mammals in north temperate forests: 3. impact on trees and forests. *Forestry*, 65(4), 363–388. doi:10.1093/forestry/65.4.363-a
- Graham, R. L., & Cromack, Jr., K.** (1982). Mass, nutrient content, and decay rate of dead boles in rain forests of Olympic National Park. *Canadian Journal of Forest Research*, 12(3), 511–521. doi:10.1139/x82-080

- Grime, J. P.** (1979) Plant strategies and vegetation processes. 2nd Edition. John Wiley & Sons, ISBN 978-0471996958
- Gromtsev, A.** (2002). Natural disturbance dynamics in the boreal forests of European Russia: a review. *Silva Fennica*, 36(1). <https://doi.org/10.14214/sf.549>
- Hais, M., Jonášová, M., Langhammer, J., & Kučera, T.** (2009). Comparison of two types of forest disturbance using multitemporal Landsat TM/ETM+ imagery and field vegetation data. *Remote Sensing of Environment*, 113(4), 835–845. doi:10.1016/j.rse.2008.12.012
- Hall, R.J. & Skakun, R. & Arsenault, E.** (2006). Remotely sensed data in the mapping of insect defoliation. 10.1201/9781420005189.ch4.
- Hamunyela, E., Brandt, P., Shirima, D., Do, H. T. T., Herold, M., & Roman-Cuesta, R. M.** (2020). Space-time detection of deforestation, forest degradation and regeneration in montane forests of Eastern Tanzania. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 88, 102063. doi:10.1016/j.jag.2020.102063
- Harmon, M. E., & Franklin, J. F.** (1989). Tree seedlings on logs in Picea-Tsuga forests of Oregon and Washington. *Ecology*, 70(1), 48–59. doi:10.2307/1938411
- Harmon, M. E., Franklin, J. F., Swanson, F. J., Sollins, P., Gregory, S. V., Lattin, J. D., ... Cummins, K. W.** (1986). Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems. *Advances in Ecological Research: Classic Papers*, 59–234. doi:10.1016/s0065-2504(03)34002-4
- Heinselman, M.** (1973). Fire in the virgin forests of the Boundary Waters Canoe Area, Minnesota. *Quaternary Research*, 3(3): 329-382. doi: 10.1016/0033-5894(73)90003-3
- Hislop, S., Jones, S., Soto-Berelov, M., Skidmore, A., Haywood, A., & Nguyen, T.** (2018). Using Landsat spectral indices in time-series to assess wildfire disturbance and recovery. *Remote Sensing*, 10(3), 460. doi:10.3390/rs10030460
- Hladilin, V.** (1996). Péče o lesní ekosystémy Národního parku Šumava. *Silva Gabreta*, 1, 227–230.
- Holt, B. R.** (1972). Effect of arrival time on recruitment, mortality, and reproduction in successional plant populations. *Ecology*, 53(4), 668–673. doi:10.2307/1934781

Hubený, P. (2015). Po kůrovci... (20 let poté). *Ochrana přírody: Péče o přírodu a krajinu*. 2015(2), 18-21.

Huryna, H., & Pokorný, J. (2016). The role of water and vegetation in the distribution of solar energy and local climate: a review. *Folia Geobotanica*, 51(3), 191–208. doi:10.1007/s12224-016-9261-0

Huryna, H., Brom, J., & Pokorný, J. (2013). The importance of wetlands in the energy balance of an agricultural landscape. *Wetlands Ecology and Management*, 22(4), 363–381. doi:10.1007/s11273-013-9334-2

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

Chazdon, R. L. (2014). *Second growth: the promise of tropical forest regeneration in an age of deforestation*. Chicago, USA: The University Of Chicago Press. ISBN 9780226118079.

Christiansen, E. (1985). Ips Ceratocystis - infection of Norway spruce: what is a deadly dosage? *Zeitschrift Für Angewandte Entomologie*, 99(1-5), 6–11. doi:10.1111/j.1439-0418.1985.tb01952.x

Christiansen, E., & Ericsson, A. (1986). Starch reserves in *Picea abies* in relation to defence reaction against a bark beetle transmitted blue-stain fungus, *Ceratocystis polonica*. *Canadian Journal of Forest Research*, 16(1), 78–83. doi:10.1139/x86-013

Christiansen, E., Waring, R. H., & Berryman, A. A. (1987). Resistance of conifers to bark beetle attack: Searching for general relationships. *Forest Ecology and Management*, 22(1-2), 89–106. doi:10.1016/0378-1127(87)90098-3

Intribus, R. (1964). *Klíma v lesnom hospodárství*. Bratislava: SVPL.

IPCC. (2007). *Climate change: The physical science basis. Contribution of working group I to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change*. 1–996. Cambridge University Press, Cambridge, UK.

Iverson, L. R., Graham, R. L., & Cook, E. A. (1989). Applications of satellite remote sensing to forested ecosystems. *Landscape Ecology*, 3(2), 131–143. doi:10.1007/bf00131175

Jablonská, J., Löw, J., Novák, J., Dohnal, T. (2001): *Krajina Národního parku Šumava – vsi, jejich struktura a vývoj*. Správa Národního parku a Chráněné krajinné oblasti Šumava. 270s.

- Jakuš, R.** (1998). Patch level variation on bark beetle attack (Col., Scolytidae) on snapped and uprooted trees in Norway spruce primeval natural forest in endemic condition: effects of host and insolation. *Journal of Applied Entomology*, 122(1-5), 409–421. doi:10.1111/j.1439-0418.1998.tb01521.x
- Jonášová, M., & Prach, K.** (2004). Central-European mountain spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) forests: regeneration of tree species after a bark beetle outbreak. *Ecological Engineering*, 23(1), 15–27. doi:10.1016/j.ecoleng.2004.06.010
- Jonášová, M., & Prach, K.** (2008). The influence of bark beetles outbreak vs. salvage logging on ground layer vegetation in Central European mountain spruce forests. *Biological Conservation*, 141(6), 1525–1535. doi:10.1016/j.biocon.2008.03.013
- Jönsson, A. M., Harding, S., Krokene, P., Lange, H., Lindelöw, Å., Økland, B., ... Schroeder, L. M.** (2011). Modelling the potential impact of global warming on *Ips typographus* voltinism and reproductive diapause. *Climatic Change*, 109(3-4), 695–718. doi:10.1007/s10584-011-0038-4
- Jucker, T., Hardwick, S. R., Both, S., Elias, D. M. O., Ewers, R. M., Milodowski, D. T., ... Coomes, D. A.** (2018). Canopy structure and topography jointly constrain the microclimate of human-modified tropical landscapes. *Global Change Biology*. doi:10.1111/gcb.14415
- Käärik, A. A.** (1974). Decomposition of wood. 129-174. *Biology of Plant Litter Decomposition*. Vol. 1. New York: Academic Press.
- Kauth, R. J. & Thomas, G. S.** (1976). The tasseled cap: a graphic description of the spectral-temporal development of agricultural crops as seen by Landsat, in: Proc. the Symposium on Machine Processing of Remotely Sensed Data.
- Kemp, K. B., Higuera, P. E., & Morgan, P.** (2015). Fire legacies impact conifer regeneration across environmental gradients in the U.S. northern Rockies. *Landscape Ecology*, 31(3), 619–636. doi:10.1007/s10980-015-0268-3
- Kingfield, D. M., & de Beurs, K. M.** (2017). Landsat identification of tornado damage by land cover and an evaluation of damage recovery in forests. *Journal of Applied Meteorology and Climatology*, 56(4), 965–987. doi:10.1175/jamc-d-16-0228.1
- König, E. & Baumann, B.** (1990). The influence of roe deer browse on the natural regeneration in mixed-conifer stands. *Allgemeine Forst- und Jagdzeitung*, 161, 170-176.

Krokene, P. (2015). Conifer defense and resistance to bark beetles. *Bark Beetles*, 177–207. doi:10.1016/b978-0-12-417156-5.00005-8

Kruml, F. (1968). Historický průzkum lesů pro lesní závod Prachatice. ÚHÚL Brandýs nad Labem.

Kupferschmid, A. D., Bütikofer, L., Hothorn, T., Schwyzer, A., & Brang, P. (2019). Quantifying the relative influence of terminal shoot browsing by ungulates on tree regeneration. *Forest Ecology and Management*, 446, 331–344. doi:10.1016/j.foreco.2019.05.009

Laurent, L., Mårell, A., Balandier, P., Holveck, H., Saïd, S. (2017). Understory vegetation dynamics and tree regeneration as affected by deer herbivory in temperate hardwood forests. *iForest* 10: 837-844. – doi: 10.3832/ifor2186-010

Lindenmayer, D. B., Franklin, J. F., & Fischer, J. (2006). General management principles and a checklist of strategies to guide forest biodiversity conservation. *Biological Conservation*, 131(3), 433–445. doi:10.1016/j.biocon.2006.02.019

Loo, K. (2020). Monitoring with vegetation indices how vegetation recovers on landslides in Dominican tropical forest.

Lüscher, P. & Zürcher, K. (2003). Flood protection in Forests. Report of the Bavarian State Institute of Forestry, Report No. 40. Freising: Bavarian State Institute of Forestry

Mace, G. M., Norris, K., & Fitter, A. H. (2012). Biodiversity and ecosystem services: a multilayered relationship. *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1), 19–26. doi:10.1016/j.tree.2011.08.006

Macek, M., Wild, J., Kopecký, M., Červenka, J., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., ... Fischer, A. (2017). Life and death of *Picea abies* after bark-beetle outbreak: ecological processes driving seedling recruitment. *Ecological Applications*, 27(1), 156–167. doi:10.1002/eap.1429

Matějka, K. (2014a). Forest altitudinal zones with dominant Norway spruce in the Czech Republic. URL: http://www.infodatasys.cz/public/Lesnik21_2014km.pdf.

Matějka, K. (2014b). Evaluation of naturalness of forests in the Šumava National Park, Report for the Ministry of Environment. Ministry of Environment: Prague, Czech Republic, 2014.

- Mayer, E.** (2013). Popis velkého plavebního zařízení na panství krumlovském v Čechách.
- McCune, B.** (2007). Improved estimates of incident radiation and heat load using non-parametric regression against topographic variables. *Journal of Vegetation Science*, 18(5), 751–754. doi:10.1111/j.1654-1103.2007.tb02590.x
- McCune, B., & Keon, D.** (2002). Equations for potential annual direct incident radiation and heat load. *Journal of Vegetation Science*, 13(4), 603–606. doi:10.1111/j.1654-1103.2002.tb02087.x
- Millar, C. I., & Stephenson, N. L.** (2015). Temperate forest health in an era of emerging megadisturbance. *Science*, 349(6250), 823–826. doi:10.1126/science.aaa9933
- Morresi, D., Vitali, A., Urbinati, C., & Garbarino, M.** (2019). Forest spectral recovery and regeneration dynamics in stand-replacing wildfires of Central Apennines derived from Landsat time series. *Remote Sensing*, 11(3), 308. doi:10.3390/rs11030308
- Morris, J. L., Cottrell, S., Fettig, C. J., Hansen, W. D., Sherriff, R. L., Carter, V. A., ... Seybold, S. J.** (2016). Managing bark beetle impacts on ecosystems and society: priority questions to motivate future research. *Journal of Applied Ecology*, 54(3), 750–760. doi:10.1111/1365-2664.12782
- Motta, R.** (2003). Ungulate impact on rowan (*Sorbus aucuparia* L.) and Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) height structure in mountain forests in the eastern Italian Alps. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2), 139–150. doi:10.1016/s0378-1127(03)00128-2
- Müller, J., Bußler, H., Goßner, M., Rettelbach, T., & Duelli, P.** (2008). The European spruce bark beetle *Ips typographus* in a national park: from pest to keystone species. *Biodiversity and Conservation*, 17(12), 2979–3001. doi:10.1007/s10531-008-9409-1
- Nilsson, U., Gemmel, P., Johansson, U., Karlsson, M., & Welanders, T.** (2002). Natural regeneration of Norway spruce, Scots pine and birch under Norway spruce shelterwoods of varying densities on a mesic-dry site in southern Sweden. *Forest Ecology and Management*, 161(1-3), 133–145. doi:10.1016/s0378-1127(01)00497-2
- Niu, Z.** (2012). Use of MODIS and Landsat time series data to generate high-resolution temporal synthetic Landsat data using a spatial and temporal reflectance fusion model. *Journal of Applied Remote Sensing*, 6(1), 063507. doi:10.1117/1.jrs.6.063507

- Norris, C., Hobson, P., & Ibisch, P. L.** (2011). Microclimate and vegetation function as indicators of forest thermodynamic efficiency. *Journal of Applied Ecology*. doi:10.1111/j.1365-2664.2011.02084.x
- Noss, R. F.** (1999). Assessing and monitoring forest biodiversity: A suggested framework and indicators. *Forest Ecology and Management*, 115(2-3), 135–146. doi:10.1016/s0378-1127(98)00394-6
- Nováková, M. H., & Edwards-Jonášová, M.** (2015). Restoration of Central-European mountain Norway spruce forest 15 years after natural and anthropogenic disturbance. *Forest Ecology and Management*, 344, 120–130. doi:10.1016/j.foreco.2015.02.010
- Ohlson, M., & Zackrisson, O.** (1992). Tree establishment and microhabitat relationships in north Swedish peatlands. *Canadian Journal of Forest Research*, 22(12), 1869–1877. doi:10.1139/x92-244
- Oliver, C. D.** (1978). The development of Northern red oak in mixed stands in Central New England. *Yale School of the Environment Bulletin*. https://elischolar.library.yale.edu/yale_fes_bulletin/8
- Oliver, C. D.** (1981). Forest development in North America following major disturbances. *Forest Ecology and Management*, 3, 153–168. doi:10.1016/0378-1127(80)90013-4
- Oliver, Ch. D. & Larson, B. A.** (1996). *Forest stand dynamics*. New York: John Wiley & Sons. ISBN 9780471138334.
- Pelc, Z., et. al.** (1994). Český geologický ústav. Geologická mapa ČR: list 32–11 Kvilda. [1: 50 000]. 1st Edition. Praha: Český Geologický Ústav.
- Petrík, M., Havlíček, V., Uhrecký, I.** (1986): *Lesnícka bioklimatológia. Príroda*. Bratislava.
- Phillips, O. L., Hall, P., Gentry, A. H., Sawyer, S. A., & Vasquez, R.** (1994). Dynamics and species richness of tropical rain forests. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 91(7), 2805–2809. doi:10.1073/pnas.91.7.2805
- Plzeňský lesoprojekt, a.s. – Straka F.** (1998). *Obnovní potenciál, Správa Národního parku a chráněné krajinné oblasti Šumava*.
- Ponge, J.-F., André, J., Zackrisson, O., Bernier, N., Nilsson, M.-Ch. & Gallet, Ch.** (1998). The forest regeneration puzzle. *BioScience*. 48. 523-530. 10.2307/1313314.

- Quit E.** (1971). *Klimatické oblasti Československa*. Praha, Academia, 73pp.
- Raffa, K. F., & Berryman, A. A.** (1983). The role of host plant resistance in the colonization behavior and ecology of bark beetles (Coleoptera: Scolytidae). *Ecological Monographs*, 53(1), 27–49. doi:10.2307/1942586
- Raffa, K., & Berryman, A.** (1987). Interacting selective pressures in conifer-bark beetle systems: a basis for reciprocal adaptations?. *American Naturalist*. 129. doi: 10.1086/284633
- Raffa, K. F., Aukema, B., Bentz, B. J., Carroll, A., Erbilgin, N., Herms, ... Daniel A.** (2009). A literal use of "forest health" safeguards against misuse and misapplication. *Journal of Forestry*. 107(5): 276-277.
- Reif, A., & Przybilla, M.** (1998). Regeneration der Fichte in den Hochlagen des NP Bayerischer Wald. *Allgemeine Forst Zeitschrift* 8, 400–403.
- Renaud, P. C., Verheyden-Tixier, H., & Dumont, B.** (2003). Damage to saplings by red deer (*Cervus elaphus*): effect of foliage height and structure. *Forest Ecology and Management*, 181(1-2), 31–37. doi:10.1016/s0378-1127(03)00126-9
- Röder, A., Hill, J., Duguay, B., Alloza, J., & Vallejo, R.** (2008). Using long time series of Landsat data to monitor fire events and post-fire dynamics and identify driving factors. A case study in the Ayora region (eastern Spain). *Remote Sensing of Environment*, 112(1), 259–273. doi:10.1016/j.rse.2007.05.001
- Romme, W. H., Knight, D. H., & Yavitt, J. B.** (1986). Mountain Pine beetle outbreaks in the Rocky mountains: regulators of primary productivity? *The American Naturalist*, 127(4), 484–494. doi:10.1086/284497
- Rose, S. L., Perry, D. A., Pilz, D., & Schoeneberger, M. M.** (1983). Allelopathic effects of litter on the growth and colonization of mycorrhizal fungi. *Journal of Chemical Ecology*, 9(8), 1153–1162. doi:10.1007/bf00982218
- Rykiel, E. J., Coulson, R. N., Sharpe, P. J. H., Allen, T. F. H., & Flamm, R. O.** (1988). Disturbance propagation by bark beetles as an episodic landscape phenomenon. *Landscape Ecology*, 1(3), 129–139. doi:10.1007/bf00162739
- Sekercioglu, C. H.** (2010). *Ecosystem functions and services*. Sodhi, N. J. & P. R. Ehrlich. *Conservation Biology for All*. Oxford University Press, s. 45-126. ISBN 978-0-19-955423-2.

- Senf, C., Müller, J., & Seidl, R.** (2019). Post-disturbance recovery of forest cover and tree height differ with management in Central Europe. *Landscape Ecology* <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00921-9>
- Senf, C., Seidl, R., & Hostert, P.** (2017). Remote sensing of forest insect disturbances: Current state and future directions. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 60, 49–60. doi:10.1016/j.jag.2017.04.004
- Scherer-Lorenzen, M., Ch. Körner, E.-D. Schulze.** (2005). *Forest diversity and function: Temperate and boreal systems*. Berlin: Springer, ISBN 978-3-540-26599-3.
- Schneider, J., Holušová K. a kolektiv.** (2016) *Ekosystémové služby a funkce lesů*. Mendelova univerzita v Brně. ISBN 978-80-7509-469-8.
- Schubert, J.** (1900). *Der Jährliche Gang der Luft – u. Bodentemperatur im Freien und in Waldungen*. Berlin.
- Schulze, E.-D., Chapin, F. S., & Gebauer, G.** (1994). Nitrogen nutrition and isotope differences among life forms at the northern treeline of Alaska. *Oecologia*, 100(4), 406–412. doi:10.1007/bf00317862
- Skuhrový, V.** (2002). *Lýkožrout smrkový (Ips typographus L.) a jeho kalamity*. Praha: Agrospoj. ISBN 80-7084-238-5.
- Snyder, P. K., Delire, C., & Foley, J. A.** (2004). Evaluating the influence of different vegetation biomes on the global climate. *Climate Dynamics*, 23(3-4), 279–302. doi:10.1007/s00382-004-0430-0
- Stevens-Rumann, C. S., & Morgan, P.** (2019). Tree regeneration following wildfires in the western US: a review. *Fire Ecology*, 15, 15. <https://doi.org/10.1186/s42408-019-0032-1>
- Stone, L., Gabric, A., & Berman, T.** (1996). Ecosystem resilience, stability, and productivity: seeking a relationship. *The American Naturalist*, 148(5), 892–903. doi:10.1086/285961
- Svoboda, M., Fraver, S., Janda, P., Bače, R., & Zenáhlíková, J.** (2010). Natural development and regeneration of a Central European montane spruce forest. *Forest Ecology and Management*, 260(5), 707–714. doi:10.1016/j.foreco.2010.05.027

- Svobodová H., Reille M. & Goeury C.** (2001). Past vegetation dynamics of Vltavský luh, upper Vltava river valley in the Šumava mountains, Czech Republic. *Vegetation History and Archaeobotany*, 10, 185–199. <https://doi.org/10.1007/PL00006930>
- Swank, W., Swift, L.W., & Douglass, J.** (1988). Streamflow changes associated with forest cutting, species conversions, and natural disturbances.
- Swanson, M. E., Franklin, J. F., Beschta, R. L., Crisafulli, C. M., DellaSala, D. A., Hutto, R. L., ... Swanson, F. J.** (2011). The forgotten stage of forest succession: early-successional ecosystems on forest sites. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 9(2), 117–125. doi:10.1890/090157
- Tang, L., & Shao, G.** (2015). Drone remote sensing for forestry research and practices. *Journal of Forestry Research*, 26(4), 791–797. doi:10.1007/s11676-015-0088-y
- Tarrant R. F. & Miller R. E.** (1963). Accumulation of organic matter and soil nitrogen beneath a plantation of red alder and Douglas fir. *Soil Science Society of America Proceedings* 27: 231-234.
- Temperli, C., Bugmann, H., & Elkin, C.** (2013). Cross-scale interactions among bark beetles, climate change, and wind disturbances: a landscape modeling approach. *Ecological Monographs*, 83(3), 383–402. doi:10.1890/12-1503.1
- Thom, D., Rammer, W., & Seidl, R.** (2017a). The impact of future forest dynamics on climate: interactive effects of changing vegetation and disturbance regimes. *Ecological Monographs*, 87(4), 665–684. doi:10.1002/ecm.1272
- Thompson, I., Mackey, B., McNulty, S., & Mosseler, A.** (2009). Forest resilience, biodiversity and climate change: a synthesis of the biodiversity/resilience/stability relationship in forest ecosystems. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal. Technical Series no. 43. 1-67.
- Ticman, K. V., Salmo, S. G., Cabello, K. E., Germentil, M. Q., Burgos, D. M., et al.** (2021). the international archives of photogrammetry, remote sensing and spatial information sciences; Gottingen Sv. XLVI-4/W6-2021: 295-301. Gottingen: Copernicus GmbH. doi:10.5194/isprs-archives-XLVI-4-W6-2021-295-2021
- Tilman, D.** (1988). Plant strategies and the dynamic and function of plant communities. Princeton University Press, Princeton

Tománek, J. (1966). *Meteorologia a klimatologia dla leśników*. Varšava: PWRiL.

Tomášek, M., et al. (1996). *Český geologický ústav. Půdní mapa ČR: list 32–11 Kvilda*. [1:50 000]. 1st edition. Kutná Hora: Label.

Tucker, C. J. (1979). Red and photographic infrared linear combinations for monitoring vegetation. *Remote Sensing of Environment*, 8(2), 127–150. doi:10.1016/0034-4257(79)90013-0

Tunset, K., Nilssen, A. C., & Andersen, J. (1993). Primary attraction in host recognition of coniferous bark beetles and bark weevils (Col., Scolytidae and Curculionidae). *Journal of Applied Entomology*, 115(1-5), 155–169. doi:10.1111/j.1439-0418.1993.tb00375.x

Twine, T. E., Kucharik, C. J., & Foley, J. A. (2004). Effects of land cover change on the energy and water balance of the Mississippi river basin. *Journal of Hydrometeorology*, 5(4), 640–655. doi:10.1175/1525-7541(2004)005<0640:eolcco>2.0.co;2

Vacek, S. & Podrázský, V. (2003). Forest ecosystems of the Šumava Mts. and their management. *Journal of Forest Science*. 49(7), 291-301. doi:10.17221/4703-JFS

Verma, M., Singh, R., & Negandhi, D. (2017). Forest ecosystem: functions, value and management. *Ecosystem Functions and Management*, 101–121. doi:10.1007/978-3-319-53967-6_6

Vrška, T. & Hort, L. (2003). *Základní kritéria a parametry pro hodnocení „přirozenosti“ lesních porostů*. Brno: AOPK ČR, 2003

Wang, X. Y., Zhao, Y., & Horn, R. (2010). Soil wettability as affected by soil characteristics and land use. *Pedosphere*, 20(1), 43–54. doi:10.1016/s1002-0160(09)60281-2

Wang, C., Zhao, C., Xu, Z., Wang, Y., & Peng, H. (2013). Effect of vegetation on soil water retention and storage in a semi-arid alpine forest catchment. *Journal of Arid Land*, 5(2), 207–219. doi:10.1007/s40333-013-0151-5

Waring, R. H. & Running, S. W. (2007). *Forest ecosystems: analysis at multiple scales*. 3rd edition. USA: Elsevier Academic Press. ISBN 9780123706058.

White, P. S. (1979). Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. *The Botanical Review*, 45(3), 229–299. doi:10.1007/bf02860857

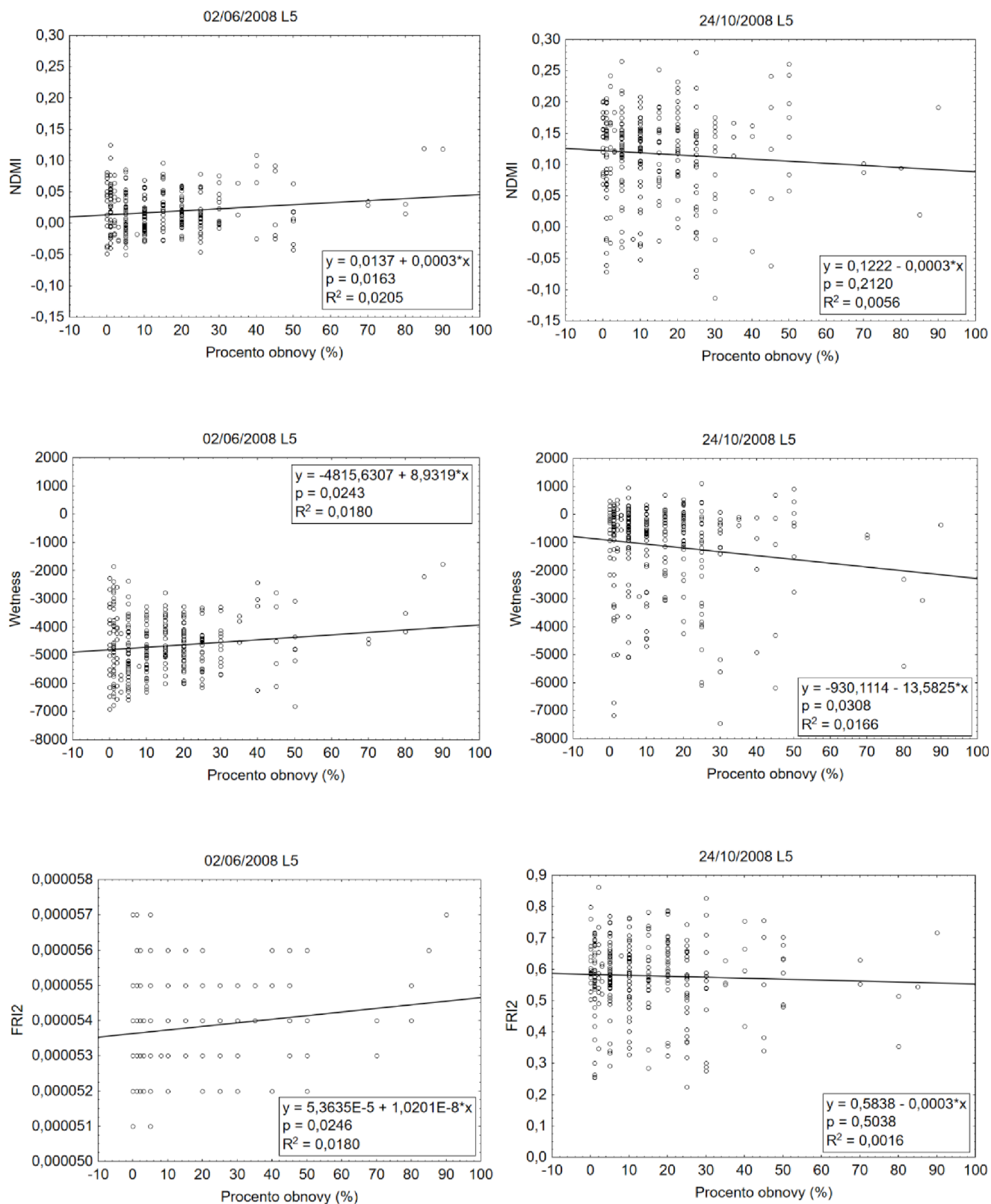
- White, J. C., Wulder, M. A., Hermosilla, T., Coops, N. C., & Hobart, G. W.** (2017). A nationwide annual characterization of 25 years of forest disturbance and recovery for Canada using Landsat time series. *Remote Sensing of Environment*, 194, 303–321. doi:10.1016/j.rse.2017.03.035
- Wild, J., Kopecký, M., Svoboda, M., Zenáhlíková, J., Edwards-Jonášová, M., & Herben, T.** (2014). Spatial patterns with memory: tree regeneration after stand-replacing disturbance in *Picea abies* mountain forests. *Journal of Vegetation Science*, 25(6), 1327–1340. doi:10.1111/jvs.12189
- Wood, D. L.** (1982). The role of pheromones, kairomones, and allomones in the host selection and colonization behavior of bark beetles. *Annual Review of Entomology*, 27(1), 411–446. doi:10.1146/annurev.en.27.010182.002211
- Wulder, M. A., Masek, J. G., Cohen, W. B., Loveland, T. R., & Woodcock, C. E.** (2012). Opening the archive: How free data has enabled the science and monitoring promise of Landsat. *Remote Sensing of Environment*, 122, 2–10. doi:10.1016/j.rse.2012.01.010
- Xue, J., & Su, B.** (2017). Significant remote sensing vegetation indices: a review of developments and applications. *Journal of Sensors*, 2017, 1–17. doi:10.1155/2017/1353691
- Zambarda, A., Černý, M., & Vopěnka, P.** (2010). Field-map-the new technology designed by IFER for the collection and processing of forest inventory data. *Sherwood-Foreste ed Alberi Oggi* 33–38.
- Zellweger, F., Coomes, D., Lenoir, J., Depauw, L., Maes, S. L., Wulf, M., ... De Frenne, P.** (2019). Seasonal drivers of understorey temperature buffering in temperate deciduous forests across Europe. *Global Ecology and Biogeography*. doi:10.1111/geb.12991
- Zellweger, F., De Frenne, P., Lenoir, J., Vangansbeke, P., Verheyen, K., Bernhardt-Römermann, M., ... Coomes, D.** (2020). Forest microclimate dynamics drive plant responses to warming. *Science*, 368(6492), 772–775. doi:10.1126/science.aba6880
- Zhang, W., An, S., Xu, Z., Cui, J., & Xu, Q.** (2011). The impact of vegetation and soil on runoff regulation in headwater streams on the east Qinghai–Tibet Plateau, China. *Catena*, 87(2), 182–189. doi:10.1016/j.catena.2011.05.020

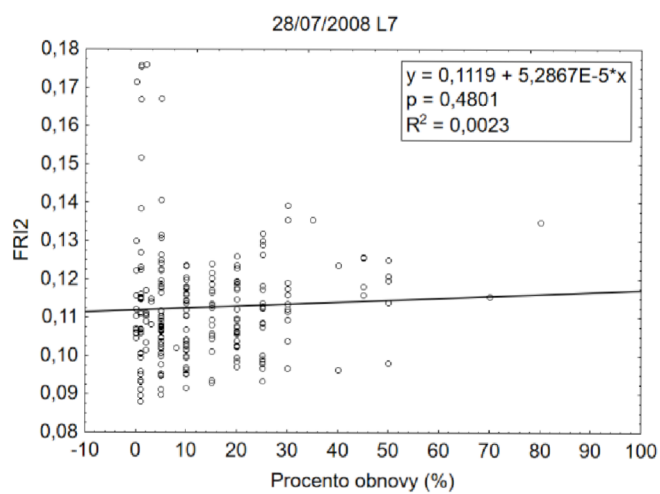
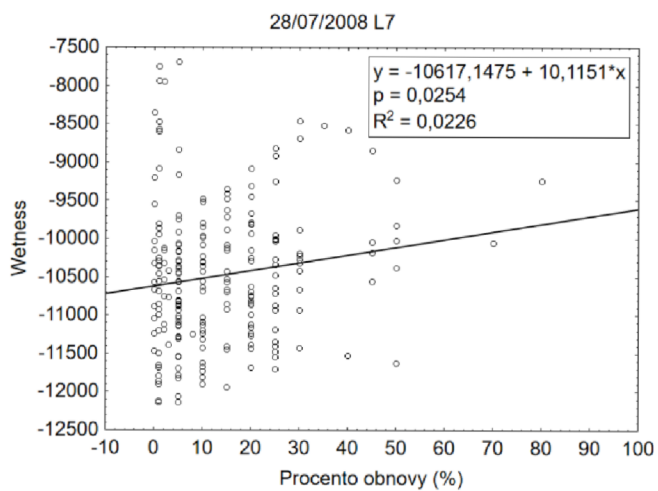
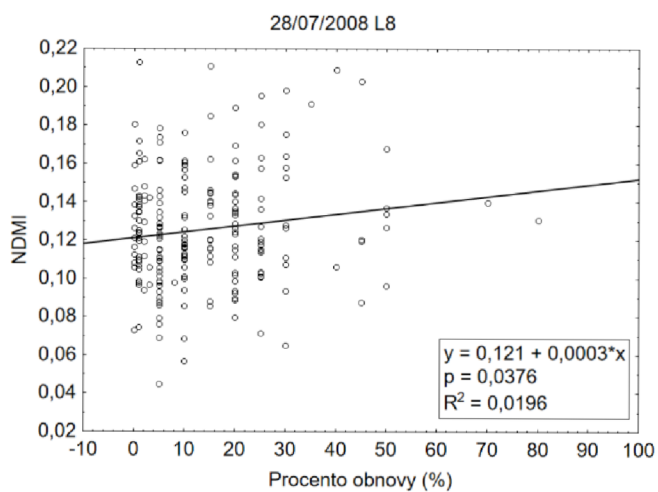
Zheng, H., Chen, F., Ouyang, Z., Tu, N., Xu, W., Wang, X., ... Tian, Y. (2008). Impacts of reforestation approaches on runoff control in the hilly red soil region of Southern China. *Journal of Hydrology*, 356(1-2), 174–184. doi:10.1016/j.jhydrol.2008.04.007

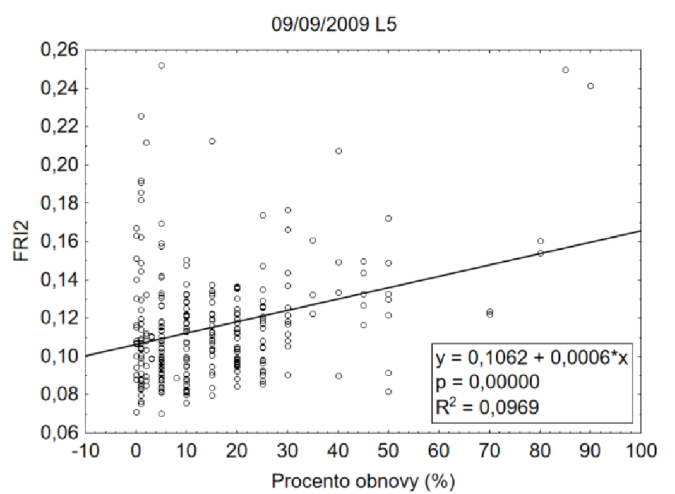
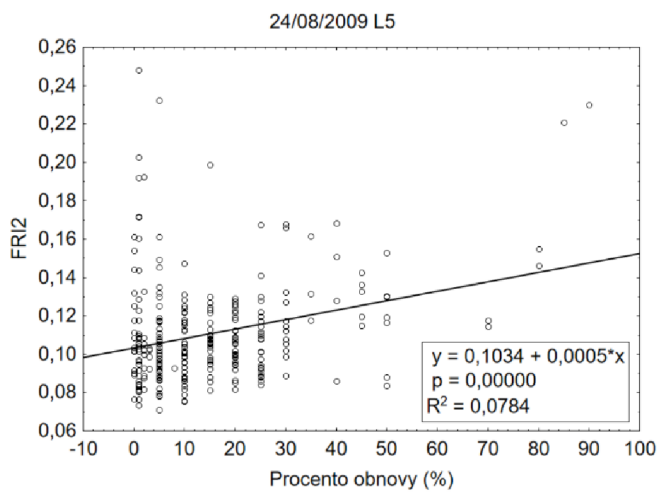
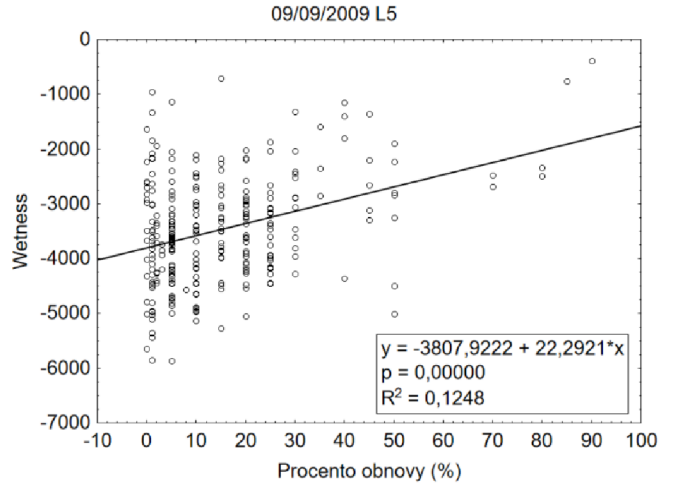
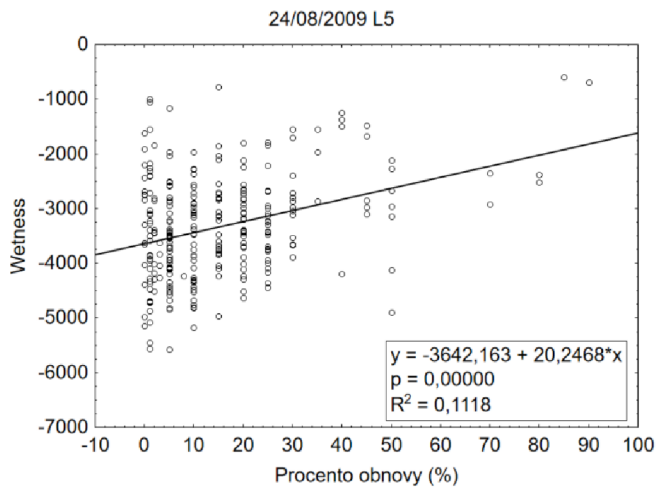
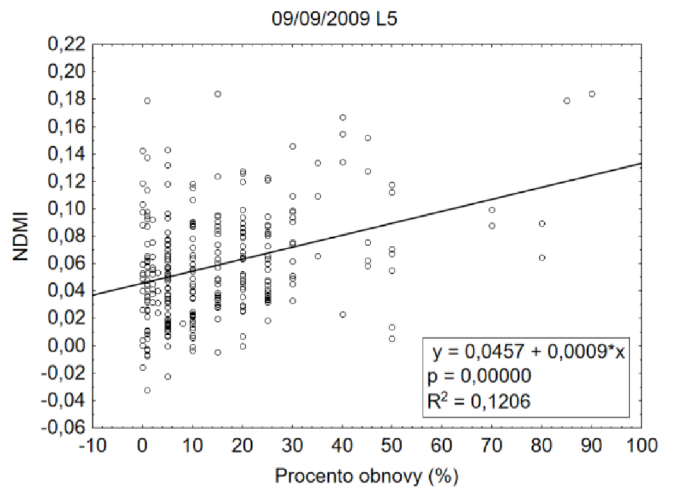
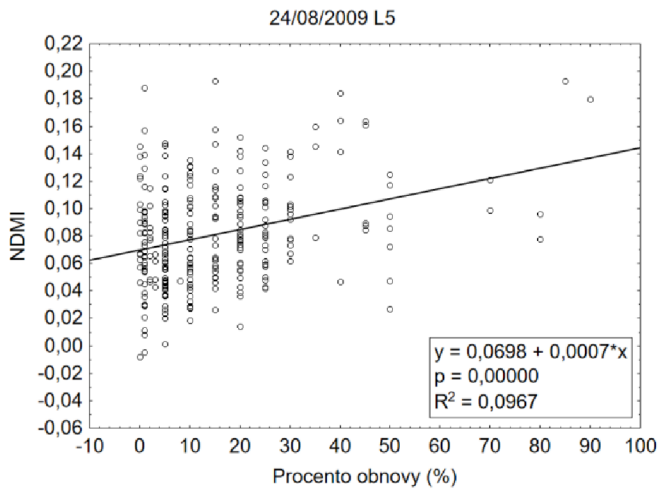
Zielonka, T., & Piątek, G. (2004). The herb and dwarf shrubs colonization of decaying logs in subalpine forest in the Polish Tatra Mountains. *Plant Ecology (formerly Vegetatio)*, 172(1), 63–72. doi:10.1023/b:vege.0000026037.03716.fc

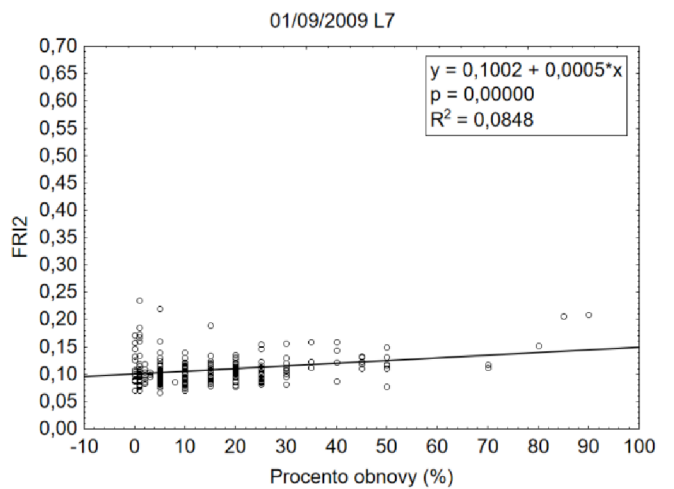
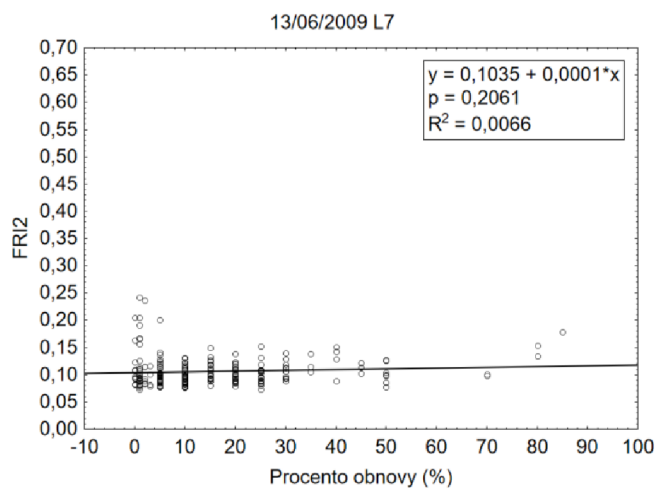
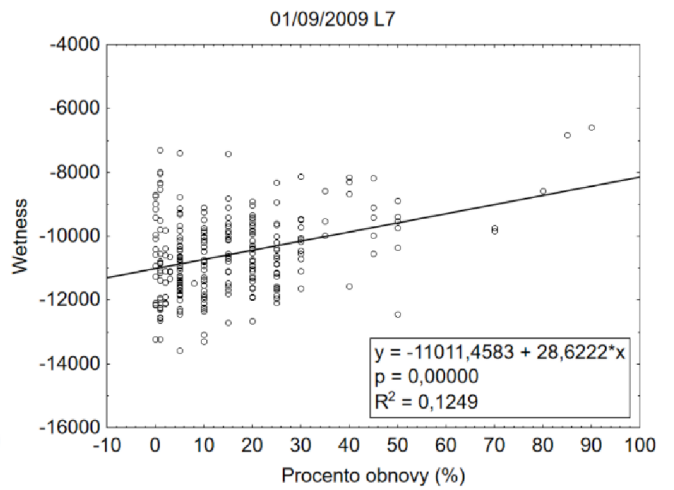
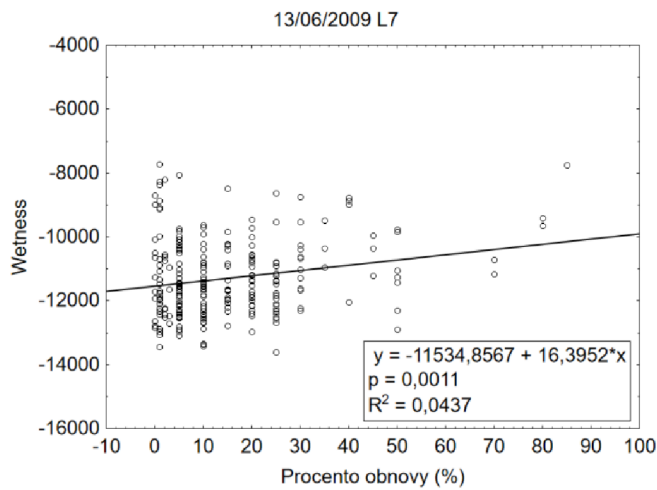
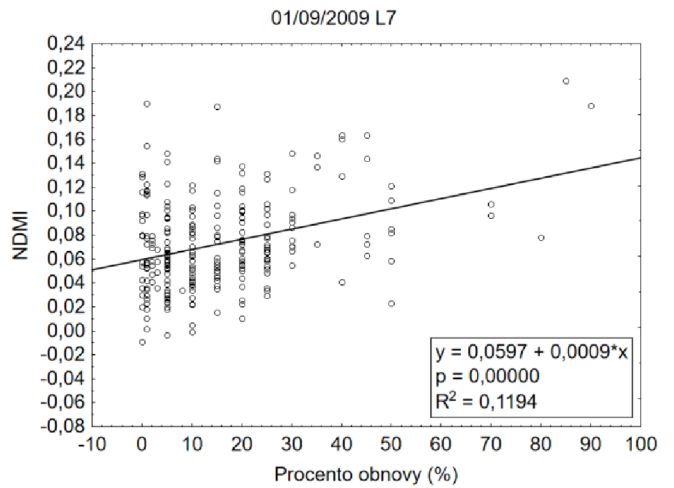
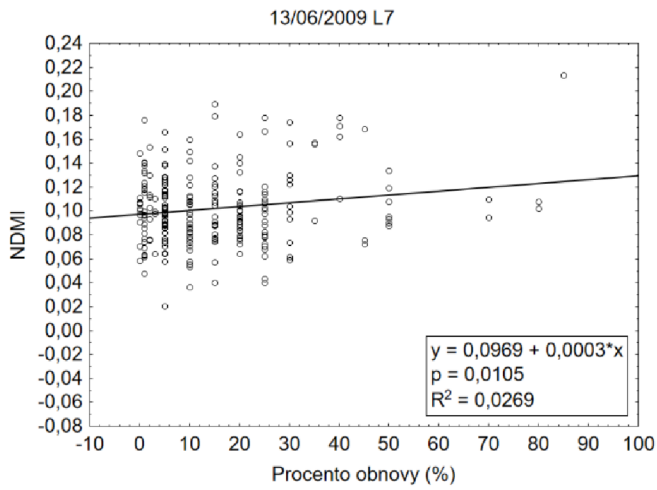
9 PŘÍLOHY

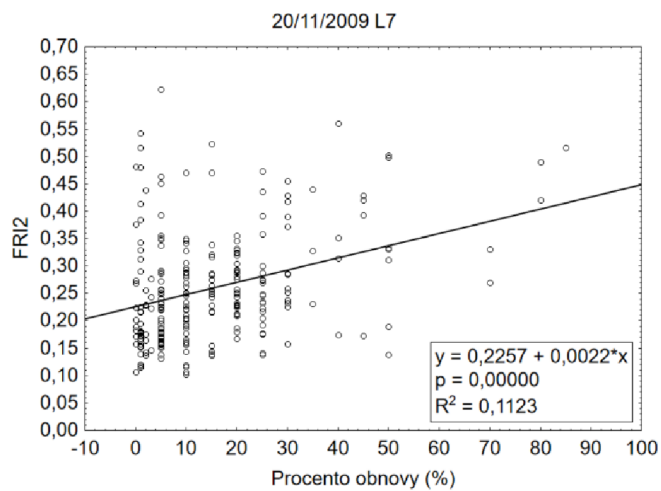
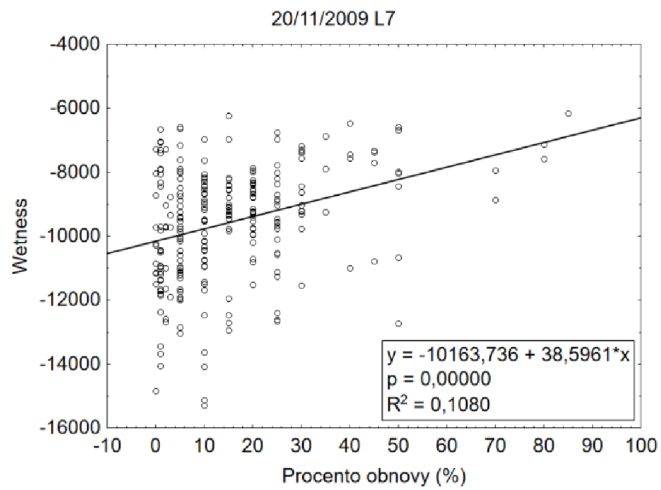
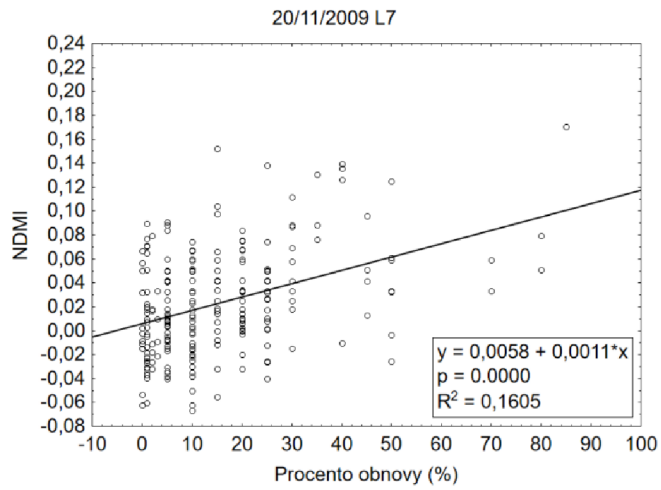
Příloha 1 Grafy v příloze zobrazují závislost spektrálních indexů NDMI, Wetness a FRI2 (vypočtených ze snímků Landsat pořízených v datech uvedených v hlavičce každého grafu) na procentu obnovy naměřeném na 280 plochách v roce 2008.

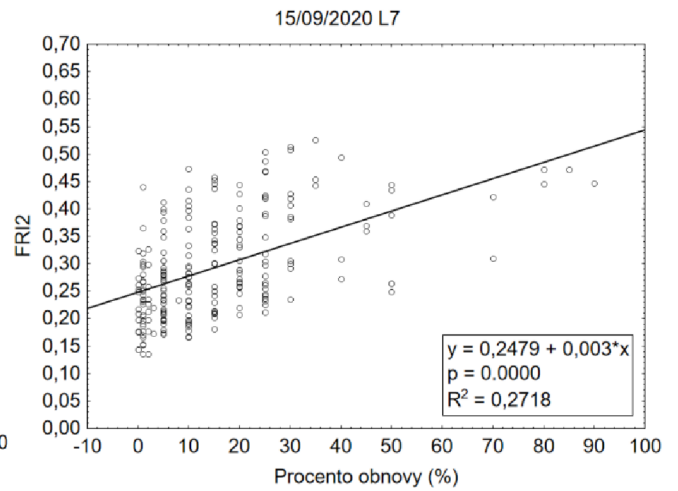
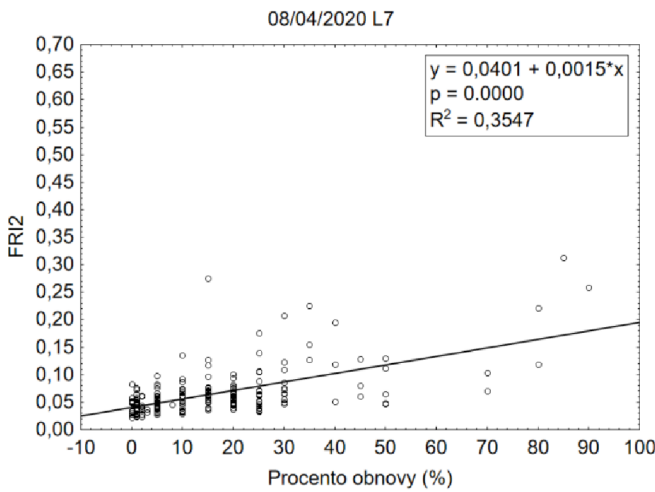
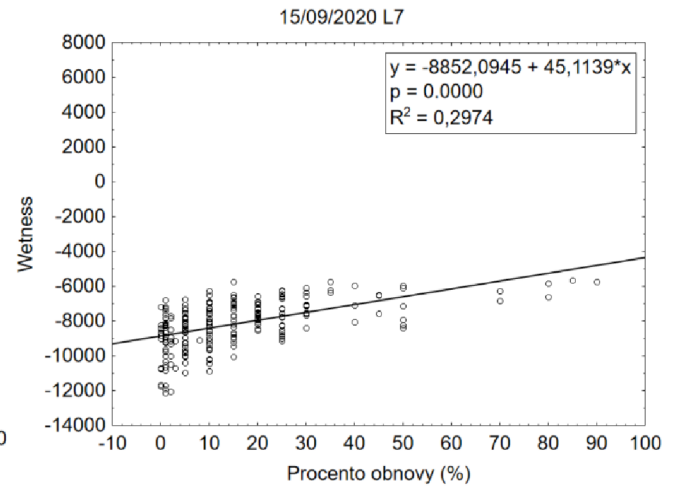
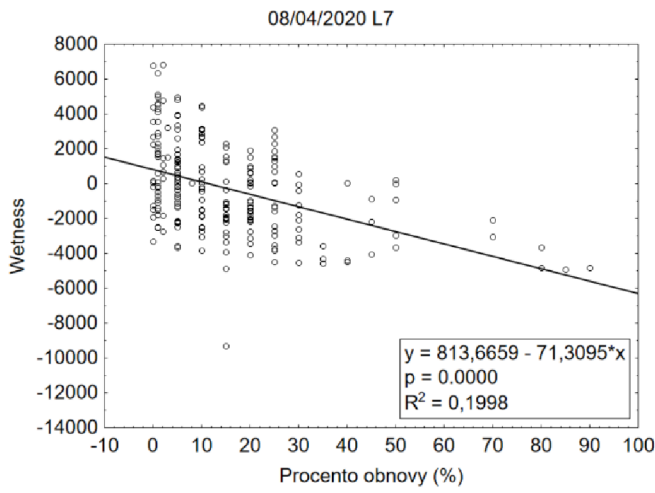
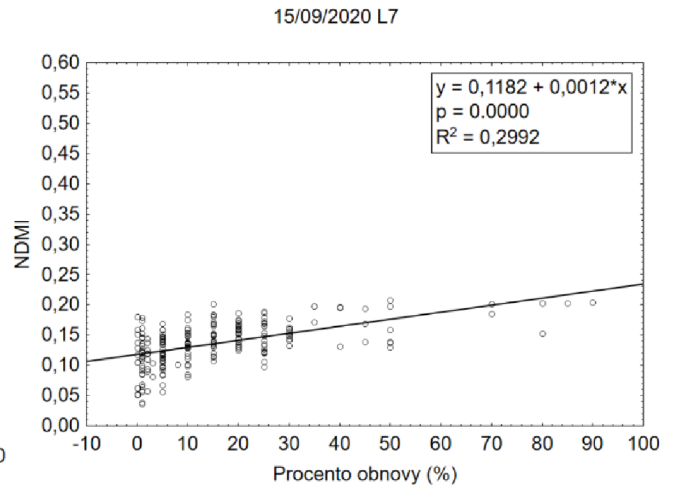
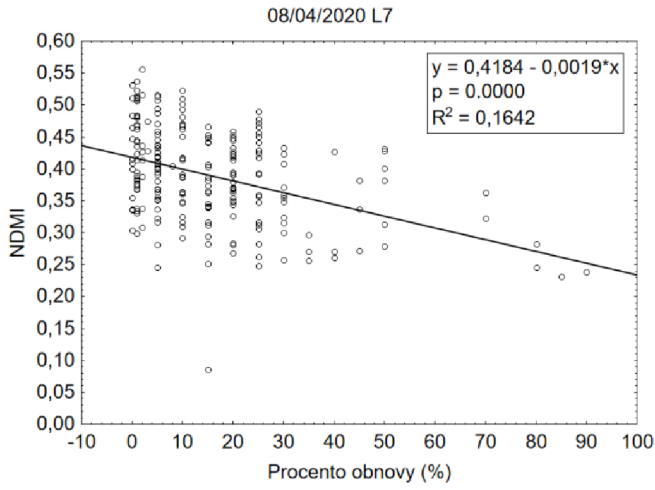


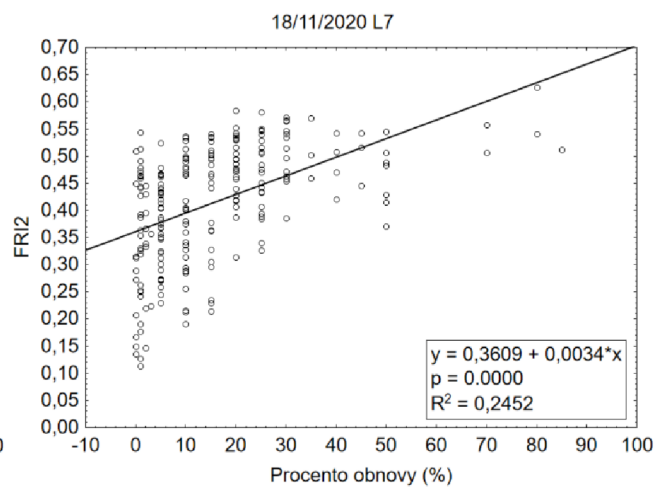
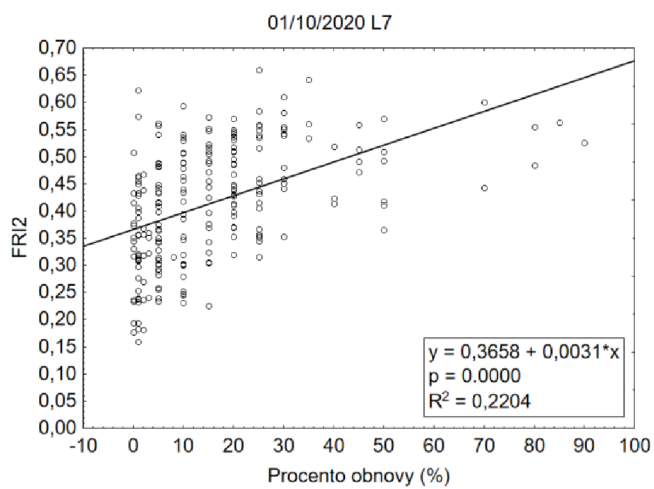
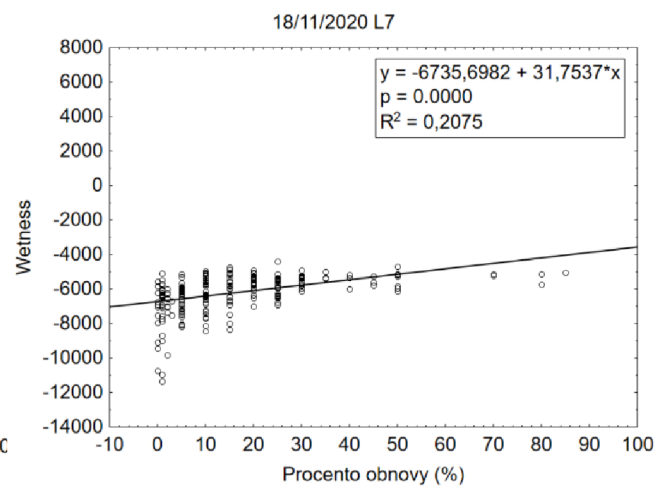
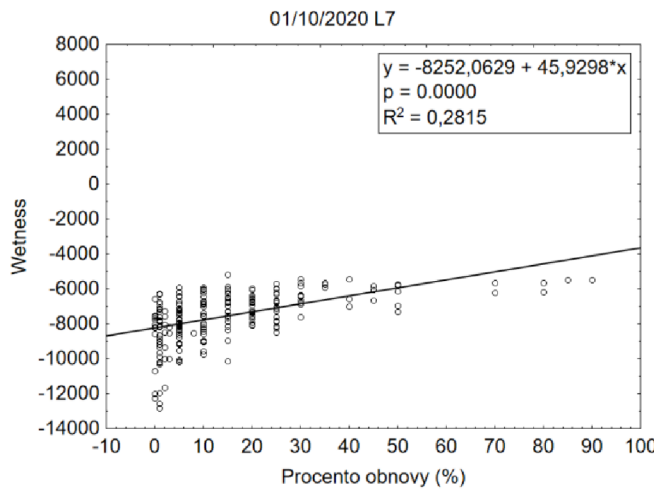
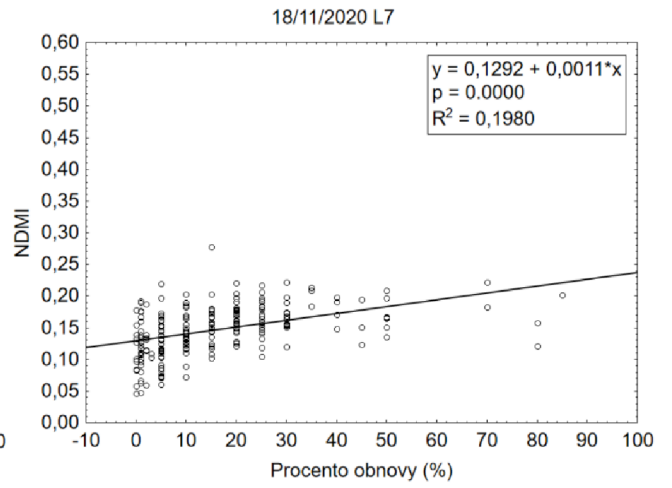
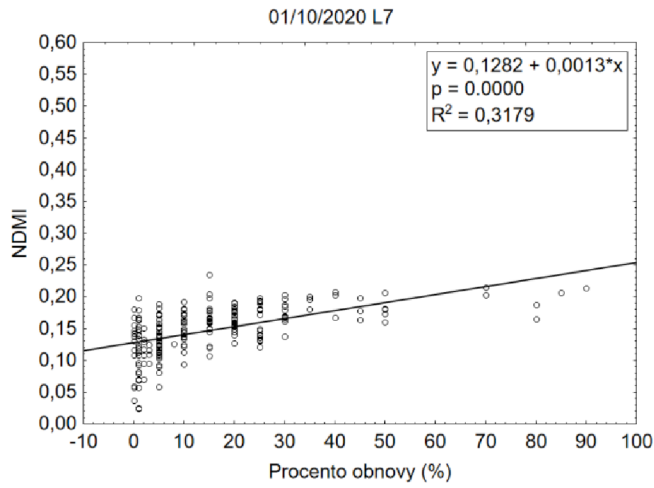


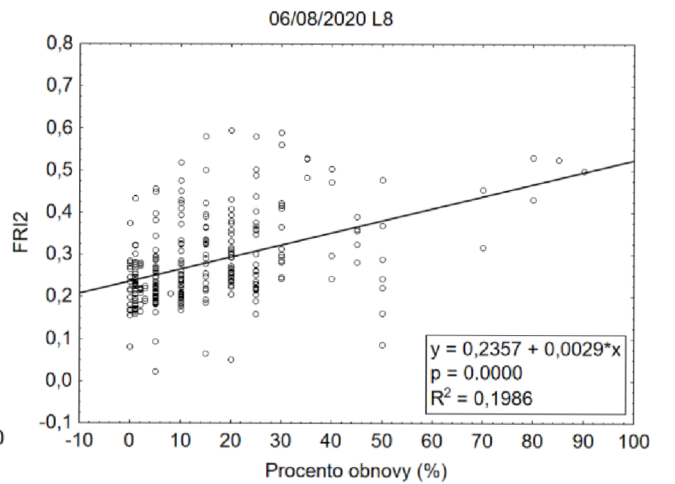
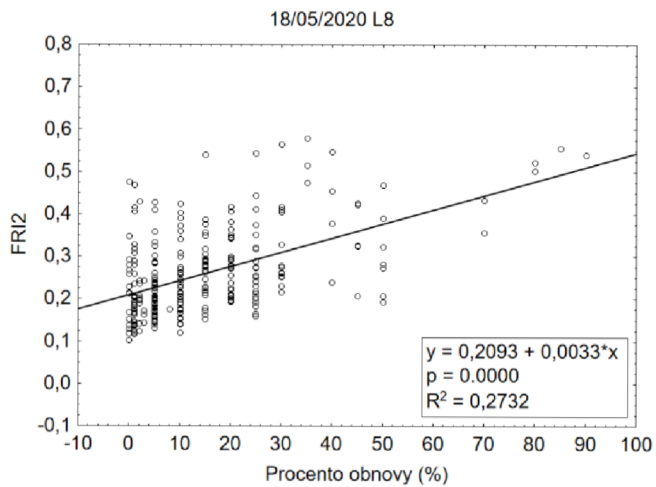
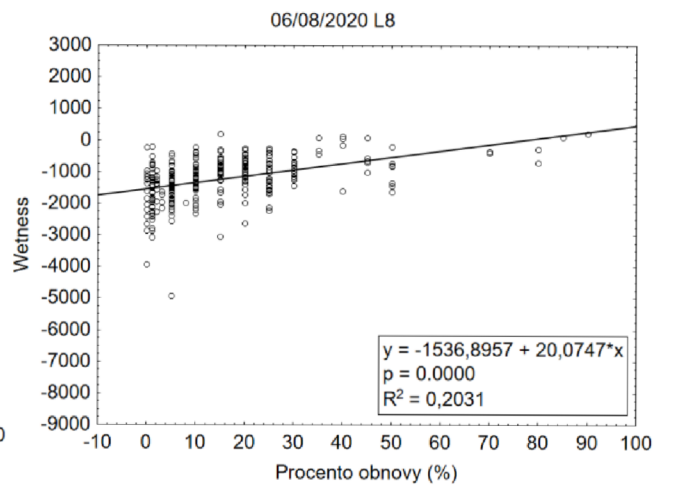
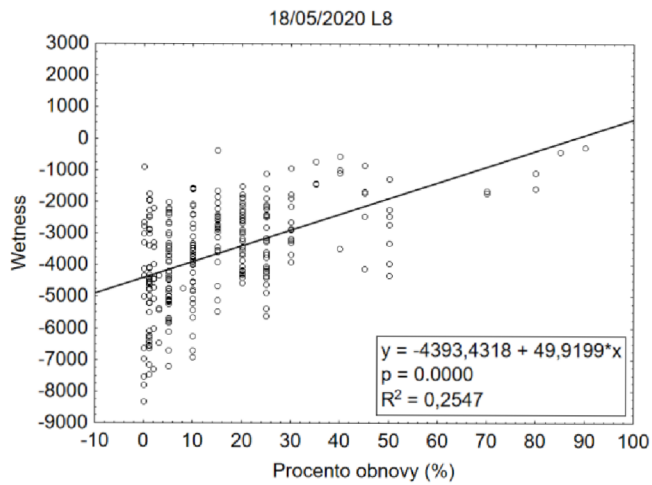
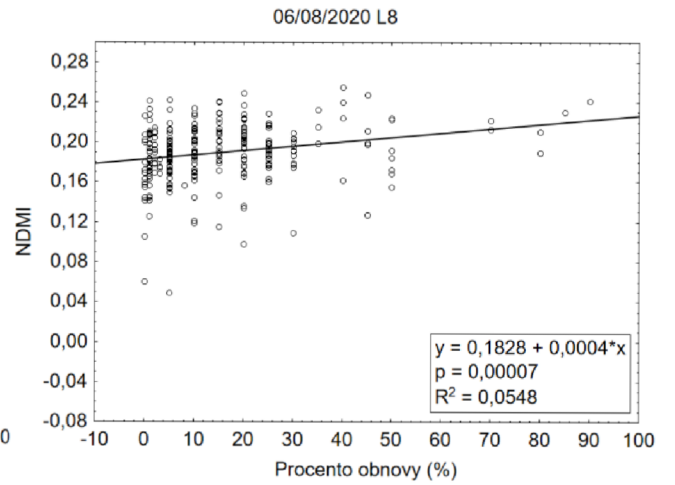
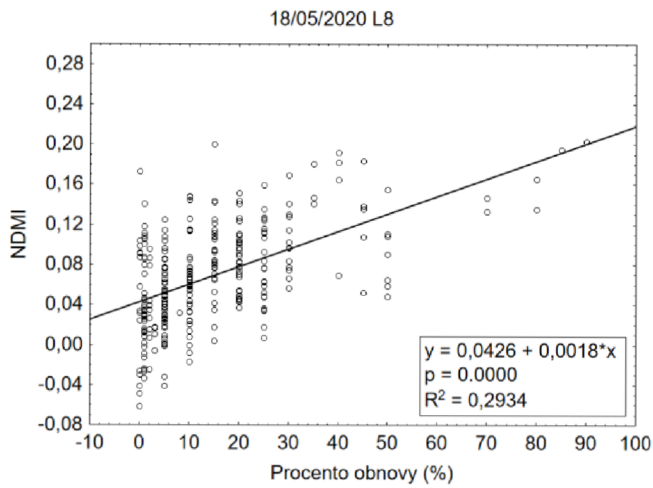


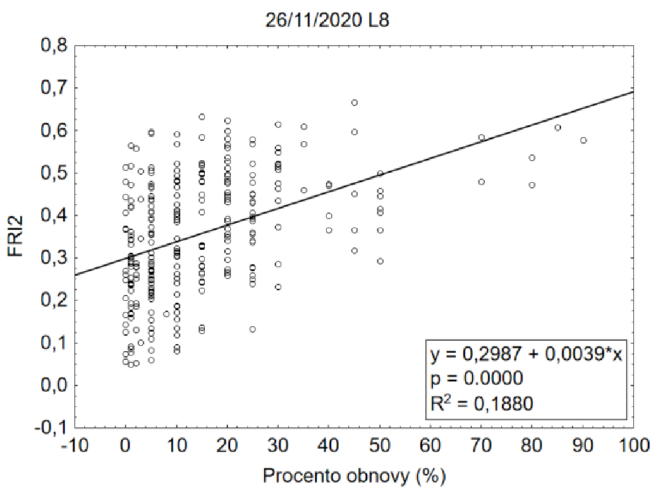
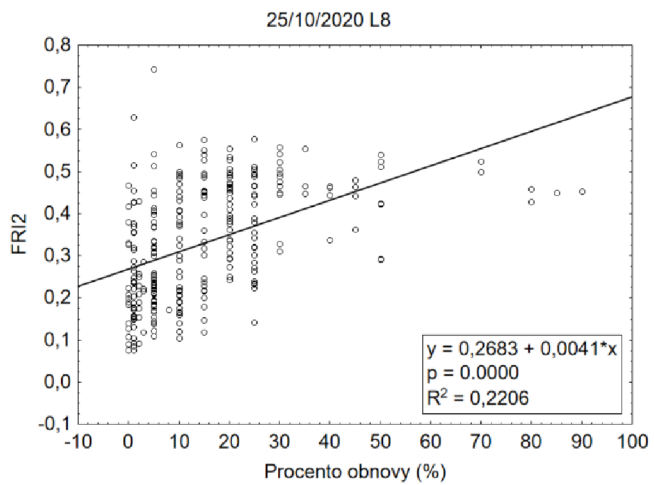
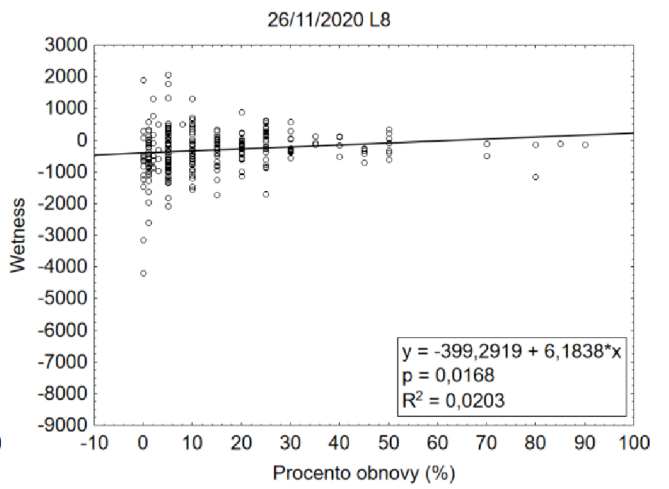
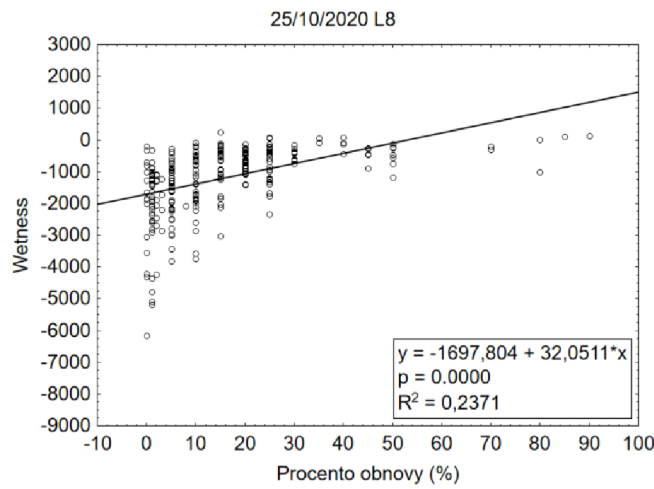
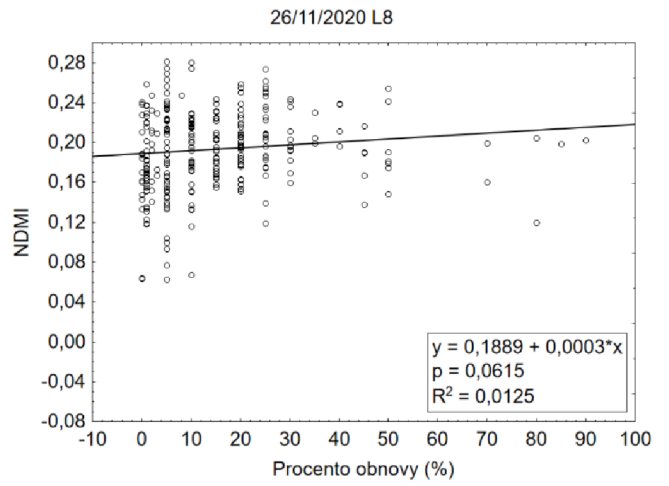
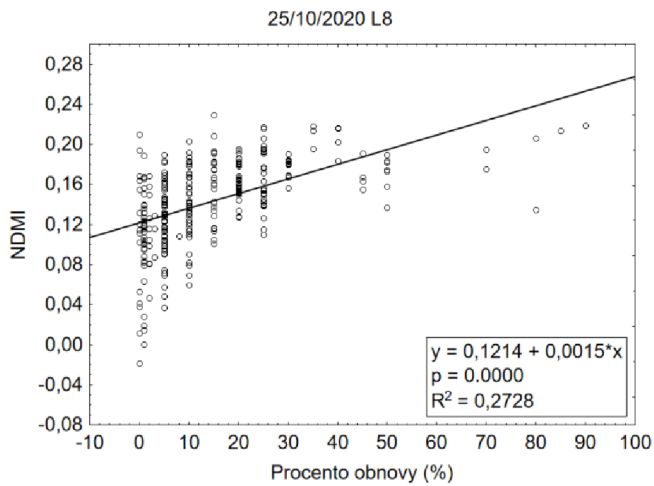












Příloha 2 Grafy v příloze zobrazují závislost spektrálních indexů NDMI, Wetness a FRI2 (vypočtených ze snímků Landsat pořizovaných v datech uvedených v hlavičce každého grafu) na procentu obnovy naměřeném na 15 plochách v roce 2021.

