

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Ekologie a ochrana prostředí (B1601)

Studijní obor: Ochrana životního prostředí (1604R007)



Martina Vesecká

Detekce napadení smrku ztepilého kůrovcem pomocí spektrálních a biofyzikálních dat na různých hierarchických úrovních

Detection of bark beetle attack of Norway spruce using spectral and biophysical data at different hierarchical levels

Bakalářská práce

Vedoucí práce: prof. RNDr. Jana Albrechtová, Ph.D.

Konzultant: Mgr. Zuzana Lhotáková, Ph.D.

Praha, 2022

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracoval/a samostatně a že jsem uvedl/a všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 10.5.2022

.....

Martina Vesecká

Poděkování

Touto cestou bych chtěla poděkovat vedoucí své práce paní prof. RNDr. Janě Albrechtové, Ph.D. za věcné připomínky, poznámky a rady. Velké díky patří rovněž paní Mgr. Zuzaně Lhotákové, Ph.D. a panu prof. RNDr. Pavlu Kindlmannovi, DrSc. za ochotu, konzultace, připomínky a rady k mé práci.

Abstrakt

Byl vytvořen přehled klíčových aspektů pro správné pochopení dynamiky mezi lýkožroutem smrkovým a smrkem ztepilým, zejména pak způsob života brouka a časový průběh jeho životních cyklů. Tomuto je zcela nezbytné porozumět pro včasné a efektivní řešení kůrovcové kalamity. Dále je v textu detailně rozebrána vzájemná interakce brouka a stromu. Velký důraz je kladen na popis obranných mechanismů smrku a důsledků, které napadení kůrovcem obnáší. Zejména pak biofyzikální změny v jehlicích, které způsobují změnu spektrálního chování listů a potažmo i celého lesního porostu. S využitím senzorů, schopných měřit odrazivost povrchů je možné odhalit kůrovcem napadený strom podstatně dříve, než by změny v jehlicích mohly být zaznamenány pouhým okem a odstranit ho ještě ve chvíli, kdy je broukem kolonizován, a ještě se nešíří na další okolní stromy. To je klíčové pro zvládnutí nejen současné kalamity. V práci je uveden přehled případových studií, kde bylo využití spektrálních metod na různých hierarchických úrovních aplikováno a bylo dosaženo uspokojivé přesnosti v identifikaci časně napadených stromů.

Klíčová slova:

smrk ztepilý, kůrovec, kůrovcová kalamita, kůrovcová gradace, sucho, zvýšené teploty, spektrální křivka, měření odrazivosti, včasná detekce napadení, zelená fáze napadení

Abstract

There was created an overview of key aspects for a correct understanding of the dynamics between bark beetle and Norway spruce, especially the way of life of the beetle and the time course of its life cycles. It is absolutely essential to understand this interaction for a timely and effective solution to the bark beetle calamity. Furthermore, the mutual interaction of beetle and tree is discussed in detail in the text. Great emphasis is placed on the description of the spruce's defense mechanisms and the consequences of the attack. In particular, biophysical changes in the needles, which cause a change in the spectral behaviour of the leaves and thus the entire forest stand. Using sensor capable of measuring the reflectance of surfaces, it is possible to detect a bark beetle-infested tree much earlier than changes in the needles could be detected by the naked eye and remove it while it is still colonized by the beetle and not spreading further into surrounding trees. This is key to managing not only the current bark beetle calamity. An overview of case studies is given in the thesis, where the use of spectral methods at different hierarchical levels was applied and satisfactory accuracy in the identification of early infested trees was achieved.

Key words:

Norway spruce, bark beetle, bark beetle calamity, bark beetle gradation, drought, elevated temperatures, spectral curve, reflectance measurement, early detection of infestation, green attack phase

Obsah

1	Úvod	1
2	Úvod do kůrovcové problematiky.....	3
	2.1 Charakteristika lýkožrouta smrkového.....	3
	2.1.1 Morfologie	3
	2.1.2 Způsob života.....	4
	2.1.3 Pohyb a migrace	5
	2.1.4 Další druhy kůrovců v Česku	6
	2.2 Ochrana smrku před napadením, vznik kůrovcových gradací	7
	2.3 Kůrovcové kalamity ve střední Evropě v minulosti a dnes.....	8
	2.4 Vliv současné klimatické změny na kůrovcové gradace.....	9
	2.5 Současný způsob boje proti kůrovcové kalamitě	11
	2.5.1 Těžba dřeva.....	12
	2.5.2 Lapáky	13
	2.5.3 Feromonové lapače a antiatraktanty	13
	2.5.4 Možné využití patogenů lýkožroutů	14
	2.5.5 Insekticidy	14
3	Reakce smrku ztepilého na napadení lýkožroutem smrkovým	15
	3.1 Hlavní stresové faktory přispívající ke snížené odolnosti smrku.....	15
	3.2 Obranné mechanismy smrku proti napadení kůrovcem.....	16
	3.2.1 Konstitutivní obranné mechanismy.....	17
	3.2.2 Indukované obranné mechanismy	19
	3.3 Následky napadení kůrovcem na fyziologickém stavu smrku.....	21
	3.3.1 Biofyzikální změny v jehlicích smrku ztepilého po napadení kůrovcem	23
4	Spektrální metody monitorování fyziologického stavu smrku ztepilého	25
	4.1 Případové studie detekce napadení smrku ztepilého kůrovcem na úrovni laboratorní spektroskopie	26
	4.2 Případové studie detekce napadení smrku ztepilého kůrovcem na úrovni DPZ.....	30
5	Závěr	35
6	Citovaná literatura	36
7	Seznam použitých obrázků	43

1 Úvod

Smrky a kůrovci se bok po boku vyvíjejí po miliony let. Z tu dobu obě si obě strany dokázaly vytvořit velice propracované útočné i obranné mechanismy, kterými se snaží jeden druhého překonat. Mezi broukem a stromem byla tak miliony let udržována dynamická rovnováha. Dnes jsme však svědky zcela zásadní změny, kdy se smrkům nedaří útokům kůrovců dostatečně dobře čelit a dochází k velkoplošnému hynutí smrků po celém světě. Příčinou je probíhající klimatická změna, v jejímž důsledku velké množství smrků strádá nedostatkem vody, což činí daný strom podstatně zranitelnějším a zároveň v důsledku mírnějších zimních teplot nedochází z redukcí počtu přezimujících jedinců kůrovců. Tyto a další aspekty mají za následek to, že dnes čelíme největší kůrovcové kalamitě v historii. K obrovským hospodářským, a tedy i ekonomickým škodám dochází zejména ve smrkových monokulturách vysázených v nižších nadmořských výškách, než je pro výskyt smrku přirozené. Napadení smrku kůrovcem je možné v základu rozdělit do třech fází. Na počátku, kdy brouk strom napadá a strom se útoku začíná bránit, hovoříme o tzv. zelené fázi. V této fázi mimo jiné dochází k metabolickým a mikroskopickým změnám v jehlicích smrku. Tyto změny jsou neviditelné pouhým okem, ale jsou detekovatelné využitím spektrálních metod. Druhou fází napadení je červená fáze, kdy už jsou změny v pigmentaci jehlic zaznamenatelné pouhým okem. Poslední fází je fáze šedivá, kdy dochází opadu jehlic a úmrtí stromu.

V dnešní době se kůrovcem napadené stromy kácí nejčastěji v červené nebo šedé fázi zejména proto, že napadené stromy jsou vyhledávány lesními pracovníky, kteří napadený strom identifikují na základě běžného terénního pozorování. Takový strom je sice v hospodářských lesích určen k pokácení, ale na zastavení kůrovcové kalamity už kácení takového stromu nemá velký vliv. Kůrovec totiž v daném stromu již většinou dokončil svůj vývoj a strom opustil. Toto počínání nemá potenciál zastavit masivní šíření kůrovce a v důsledku dochází akorát k rozšiřování plochy holosečí, což způsobuje i rozsáhlé ekologické škody.

Proto je pro zvládnutí kůrovcové kalamity zcela klíčové napadený strom identifikovat a odstranit ještě dříve, než z něj nová generace lýkožroutů vyletí. I za tímto účelem probíhá intenzivní výzkum využití spektrálních metod pro monitorování fyziologického stavu smrku, s jejichž využitím je možné napadený strom identifikovat již v zelené fázi napadení. Poslední studie ukazují, že s využitím měření spektrálních vlastností jak jednotlivých jehlic, tak celkového porostu jsme s poměrně velkou přesností identifikovat napadené stromy již v zelené fázi napadení. Toto je zcela klíčové zjištění, které umožní včas daný strom identifikovat, pokácet, tím

pádem zabránit rozvoji kůrovcové gradace a zamezit tak hospodářským, ekonomickým i ekologickým škodám.

Cílem bakalářské práce je popsat základní charakteristiky lýkožrouta smrkového, nezbytné pro správné pochopení průběhu a projevu interakce mezi smrkem a kůrovcem. Dalším cílem je vytvořit přehled biofyzikálních změn v jehlicích smrku ztepilého po napadení kůrovcem (obsah vody, fotosyntetických pigmentů, dusíku), které mají spektrální projev, a mohou tak sloužit jako parametry pro detekci stromů napadených v raném stadiu metodami dálkového průzkumu. Posledním cílem práce je na případových studiích představit různé přístupy DPZ nebo laboratorní spektroskopie, které pro identifikaci stromů v časně fázi napadení využívají spektrální data.

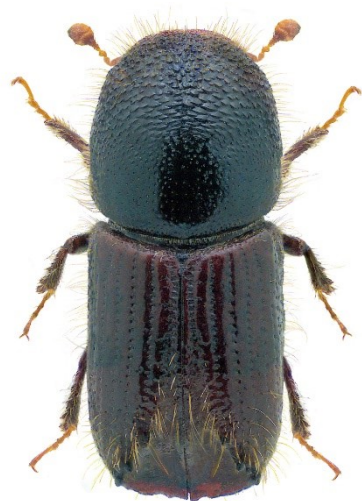
2 Úvod do kůrovcové problematiky

Lýkožrout smrkový je malý brouk se zcela zásadním vlivem na lesní biotopy. Jedná se o přirozenou a velmi důležitou součást těchto ekosystémů. Lýkožrouti totiž napadají a hubí staré či nemocné jedince a napomáhají rozkladu již mrtvých stromů. Zajišťují tak koloběh látek v přírodě a vytváří prostor pro nové jedince stromových druhů nebo dokonce pro druhy úplně jiné. Důvod, proč je ale směrem ke kůrovcovitým broukům upíráno tolik pozornosti je ten, že často dochází k přemnožení tohoto hmyzu a vzniku rozsáhlých kalamit, které pro lidstvo znamenají velké ekonomické škody zejména v hospodářských lesích. Porozumění chování, životním cyklům a vazbám mezi broukem a napadeným stromem může pomoci k efektivnímu zabránění vzniku gradací a způsobení hospodářských ztrát.

2.1 Charakteristika lýkožrouta smrkového

2.1.1 Morfologie

Lýkožrouta smrkového (*Ips typographus*) nyní řadíme do čeledi kůrovcovitých brouků (*Scolytidae Coleoptera*), proto je spolu s dalšími lýkožrouty souhrnně označován jako kůrovci a tento termín budu v práci v tomto smyslu nadále používat. Ale až do roku 1894 byl popisován jako zástupce čeledi kožojedovitých (*Dermestes*) a proto můžeme mnohdy za jeho druhovým jménem vidět (L.), což značí jeho historickou příslušnost k jiné čeledi (Skuhřavý V. , 2002).



Obrázek 1: Lýkožrout smrkový (*Ips typographus*) – dospěllec
(Photo: U. Schmidt, 2005)

Jedná se o velmi malého brouka, dospělý jedinec dosahuje velikosti kolem 5 mm, ale v případě, že během vývojového cyklu nemá larva dostatek potravy, může se jeho velikost v dospělém stádiu pohybovat pouze kolem 3,9 mm. Tělo je válcovitého tvaru, hlava směřuje směrem dolů, je z části kryta předním okrajem štítu a zakončena krátkými tykadly, které slouží k orientaci brouka v chodbičkách, viz. Obrázek 1. Důležitou součástí hlavy jsou rovněž mohutná kusadla, kterými brouk hloubí dutiny pod kůrou (Wood Stephen L., 1992).

Krátce po vylíhnutí z kukly jsou brouci bílí a až postupem času jejich krovky tmavou, jak brouci pohlavně dozrávají. Dospělci mají tmavě hnědé až černé lesklé tělo, intenzivně pokryté drobnými chloupky, i proto se na první pohled mohou jevit jako zcela matní (Pfeffer, 1989). Lýkožrout smrkový patří do skupiny lýkožroutů, vyznačujících se čtyřmi páry zoubků na konci krovek. Třetí zoubek bývá obvykle u

samců větší. Oproti tomu samice se vyznačují větší hustotou chloupků v přední části hrudního článku. Ve středu čela mívají obě pohlaví malý hrbolek.

2.1.2 Způsob života

Lýkožrout smrkový je schopen v podmínkách střední Evropy v nižších nadmořských výškách vytvářet zpravidla dvě generace během jednoho roku a ve vyšších nadmořských výškách pak většinou pouze jednu. Pokud jsou ale podmínky během roku příznivé a je tepleji, může se vyskytnout o jedno pokolení navíc. Jedinci přezimují nejčastěji v půdě, anebo pod kůrou stromů (Zahradník & Geráková, 2010). To, jaký způsob přezimování brouk zvolí je částečně specifické pro jednotlivé druhy, ale velkou roli zde hraje i to, jak rychle stihne lýkožrout dokončit své předposlední vývojové stádium. Ti jedinci, kteří stihnou dospět do stádia dospělce ještě před nástupem zimy, nejčastěji přezimují v půdě, a to ve vzdálenosti do 2 m od matečného stromu. Ti, kteří vývoj dokončit nestihnou zůstávají přes zimu pod kůrou stromu nejčastěji ve stádiu kukly a vylétají až na jaře (Skuhřavý V. , 2002).

Své zimoviště opouštějí ve chvíli, kdy denní teploty dosáhnou rozmezí 16,5-18 °C (Wermelinger, 2004), v nižších polohách toto nastává nejčastěji na přelomu dubna a května, ve větších nadmořských výškách to bývá přibližně o měsíc později. Během jarního rojení první vylétají samci, kteří vyhledají vhodný strom, do jehož borky začnou hloubit otvor, kterým se dostanou do pod borku nacházejícího se lýka (floému), kde vyhloubí snubní komůrku, do které pomocí feromonů lákají samice. Jeden samec obvykle kopuluje s 2-4 samicemi. Ty poté začnou ve floému hloubit matečnou, vertikálně orientovanou, chodbičku, do které průběžně kladou malá bílá vajíčka v jemném obalu. Jedna samice je schopna naklásť až 50 vajíček do jedné chodby. Z těch se poté líhnou larvy, které se začínají intenzivně živit floémem, do kterého hloubí vodorovné chodbičky, které se postupně rozšiřují, jak larva roste. Na konci pak larva vybuduje tzv. kukelní komůrku, ve které přečkává stádium kukly. Tyto kůrovcem vyhloubené dutiny se mnohdy označují jako požerek (viz. Obrázek 2) a jsou svým uspořádáním charakteristické pro jednotlivé druhy kůrovců (Skuhřavý V. , 2002). Stejně tak i oblast kmene, kterou brouk tradičně napadá, je poměrně druhově specifickou záležitostí, jelikož s výškou se mění tloušťka, rozpraskání a



Obrázek 2: Požerek lýkožrouta smrkového
Foto: Kamila Antošová

částečně i složení borky (Wermelinger, 2004). Lýkožrout smrkový nejčastěji napadá střední a spodní části kmene.

Celkový proces vývoje od počátečního rojení, hloubení komůrek a chodbiček, přes stádium larvy, kukly až k novému dospělému jedinci trvá většinou 6-10 týdnů a je velmi závislý na okolních podmínkách, zejména na teplotě (Skuhravý V. , 2002). Obvykle 2-3 týdny po prvním jarním rojení dochází k tzv. sesterskému rojení. V praxi se jedná o to, že dospělé samice, po dokončení kladení vajíček na jednom stromě, hromadně stromy opouští a dochází k přesunu buď na jinou část původního stromu anebo na stromy jiné, kde vyhloubí nové matečné komůrky a pokračují v kladení vajíček, oplodněných buď v rámci prvotní kopulace anebo může docházet k další kopulaci s jiným samečkem (Zahradník & Knížek, 2010). Přibližně od poloviny června do začátku srpna nastává letní rojení, kdy pohlavně dozrává nová generace lýkožroutů, kteří zahajují celý proces rozmnožování nanovo.

Obvykle se líhne přibližně stejný počet samců a samic. Ale některé studie ukazují, že poměr pohlaví se z jisté části mění v průběhu kalamity. Z počátku, kdy gradace kůrovců sílí, tvoří větší část populace samice, později se zastoupení pohlaví postupně vyrovnává a kolem 4-7 roku kalamity začínají převažovat samci (Lobinger, 1996).

2.1.3 Pohyb a migrace

Ačkoliv kůrovci tráví většinu života pod kůrou hostitelského stromu, je pro ně schopnost letu a migrace jednou ze zcela klíčových dovedností a fází životního cyklu. Dospělci musí po vylíhnutí buď rekolonizovat matečný strom nebo ho opustit s cílem vyhledat nového hostitele. Možnosti šíření kůrovce jsou ale ovlivněny celou řadou biotických i abiotických faktorů. Důležitou roli hraje celková hmotnost brouka, množství svalů, velikost křídel, pohlaví a celkový zdravotní stav jedince. Kromě těchto morfologických faktorů velkou roli hraje i stav okolního prostředí, kdy zcela zásadní je intenzita a rychlost větru, dále pak teplota, vlhkost a krajinný ráz. V neposlední řadě také populační dynamika má významný vliv na šíření kůrovců v krajině (Kelsey L. Jones, 2019).

Ve volném prostranství (např. nad loukou, polem či nad korunami stromů) je kůrovec schopný uletět až 6 km, každopádně při dálkovém transportu brouků volnou krajinou klíčovou roli hraje rychlost a směr větru, jelikož se jím brouci často nechávají volně unášet, ve snaze najít nové vhodné stanoviště. Tím, že brouci vyletují z lesů, si značně rozšiřují areál výskytu. Ne zdaleka všichni jedinci ale migrují na větší vzdálenosti. Většina jedinců se pohybuje v rámci souvislého lesního porostu. Při přesunu uvnitř lesa broukům obvykle stačí uletět pár desítek maximálně stovek metrů, než najdou vhodný hostitelský strom (Skuhravý V. , 2002). Lýkožrout smrkový

vyhledává zejména staré nebo oslabené smrky, ať už vlivem sucha, napadením jinými organismy, znečištění anebo polámané či vyvrácené stromy (Wermelinger, 2004). V okamžiku, kdy jedinec takový strom objeví, začne uvolňovat do ovzduší tzv. agregační feromony, tedy látky lákající další jedince. K úplnému zahubení jednoho stromu je potřeba v kolem 1000 jedinců, ale toto číslo je velmi proměnlivé v závislosti na fyziologickém stavu a velikosti stromu (Skuhravý V. , 2002). Aby nedošlo k přílišnému zahlcení stromu a tím pádem k vnitrodruhové konkurenci, začínají brouci s jistým zpožděním vypouštět antiagregační feromony, které jednak regulují rozmístění jedinců po kmenech a následně usměrňují nálety jedinců nových (Schlyter, 1985).

Dalším, dnes již velmi častým způsobem migrace kůrovců, je migrace pasivní. Ta je intenzivně umocněna činností člověka, zejména pak obchodem se surovým dřevem přes hranice států či dokonce přes hranice kontinentů. Tímto velmi pohodlným způsobem se dokáže kůrovec šířit na velké vzdálenosti a kolonizovat nové habitaty (Kelsey L. Jones, 2019). Vzniká tak velké riziko zavlečení nových invazních druhů. Příkladem takového kolonizátora zavlečeného do Evropy by mohl být velmi agresivní asijský kůrovec modřínový (*Ips subelongatus*), který se od evropského kůrovce modřínového liší zejména geografickým původem, ale i některými morfologickými znaky (Lawrence R. Kirkendall, 2010).

2.1.4 Další druhy kůrovců v Česku

Kromě lýkožrouta smrkového najdeme v České republice ještě pět dalších, přirozeně se vyskytujících, druhů kůrovců. Mezi zástupce napadající zejména smrky patří spolu s již zmíněným lýkožroutem smrkovým také lýkožrout severský (*Ips duplicatus*), lýkožrout menší (*Ips amitinus*) a lýkožrout lesklý (*Pityogenes chalcographus*).

Lýkožrout severský je zástupce pocházející původně ze skandinávských zemí, avšak v důsledku rozsáhlé výsadby smrku se l. severský rozšířil i do nižších poloh střední Evropy, a to jednak přirozenou migrací, ale také pasivně. Dnes už se tak jedná o běžného zástupce, rozšířeného po celém území ČR. Lýkožrout severský napadá nejčastěji smrky ve stáří 40–80 let, u kterých většinou napadá vrchní část kmene nebo silnější větve (Jeger, Bragard, Caffier, Candresse, & Chatzivassiliou, 2017). Lýkožrout menší je naopak druh kůrovce, který se přirozeně vyskytuje v jižní a střední Evropě, a stejně jako l. severský se zaměřuje na starší stromy, jejich vrchní části a silné větve (Jeger, a další, 2017).

Lýkožrout lesklý je druh vyskytující se téměř po celé Evropě. Najdeme ho zejména v oblastech oslabených vlivem znečištění ovzduší (okolí velkých měst či průmyslových oblastí). L. lesklý stejně jako předchozí druhy napadá zejména horní části stromu. Specifické pro tento druh je ale to, že zcela běžně napadá i mladší stromy (Zahradník P. , 2007).

Nejen smrky jsou v Česku ohroženy napadením kůrovci. Občas je možné, že již zmíněné druhy mohou napadat i jiné stromy, nejčastěji borovice, méně často pak modřiny. Jedním ze zástupců, specializujících se zejména na borovice, je lýkožrout vrcholkový (*Ips acuminatus*). Jedná se o jeden z nejvýznamnějších druhů kůrovců, jelikož jeho gradace bývají intenzivní a rozsáhlé, což způsobuje značné hospodářské škody. L. vrcholkový osidluje zejména teplejší slunné lokality, ale rozšířený je téměř po celé Evropě. Napadá vrchní části kmenů s tenkou kůrou (Colombari Fernanda, 2013).

Posledním, z u nás přirozeně se vyskytujícími zástupci, je lýkožrout modřínový (*Ips cembrae*). Jedná se o druh, který se úzce specializuje na modřiny, ale při přemnožení může napadat i smrky. Specifické pro tento druh je také to, že napadá zejména středové až spodní části kmene, podobně jako lýkožrout smrkový (Jeger, Bragard, Caffier, Candresse, & al., 2017).

2.2 Ochrana smrku před napadením, vznik kůrovcových gradací

Kůrovci se mohou na stromě usadit a vyvíjet pouze tehdy, je-li strom oslaben anebo je-li množství pionýrských brouků (tzv. „první linie brouků“ napadajících strom) tak velké, že se jim podaří překonat obranný systém smrku, který bude blíže popsán v kapitole 3.2. *Obranné mechanismy smrku proti napadení kůrovcem*. Strom se totiž proti napadení brání celou řadou strategií (Skuhravý V. , 2002). Brouk navíc ve většině případů není jediným nepřítelem smrku. Lýkožrouti totiž téměř vždy na strom útočí spolu se svými mikrobiálními symbionty (často se jedná o modré ophiostomatoidní houby), tyto houby částečně degradují smrkové toxiny, brání transportu vody, cukrů a dalších živin a pomáhají tak snížit obranyschopnost smrku (Netherer, a další, 2021).

Obecně ale platí, že má-li strom dostatek živin a vody, je obvykle schopen se náletu ubránit. Z tohoto důvodu kůrovci primárně cílí na nemocné, staré, jiným způsobem oslabené jedince nebo přímo na uhynulé popadané stromy, které se útoku ubránit nedovedou (Hietz, a další, 2005). Existují však druhy, které jsou schopné napadat a ničit i zdravé stromy. Tyto druhy, mezi něž patří i lýkožrout smrkový, označujeme za agresivní druhy. Dojde-li k přemnožení těchto brouků, dochází k obrovským kalamitám, kdy jsou kůrovci schopni zničit rozsáhlá lesní území. Jednotlivé stromy pak odumírají z důvodu mnohočetného přerušení floému, tedy uschnou. Jak již bylo výše zmíněno, kůrovcové napadení je také mnohdy doprovázeno napadením stromu houbami, plísněmi či jinými mikroorganismy, které se do jádra stromu dostávají skrze otvory v kůře po vstupu kůrovce (Franceschi, Krokene, Christiansen, & Krekling, 2005).

2.3 Kůrovcové kalamity ve střední Evropě v minulosti a dnes

Pro kůrovce jsou typické cyklické gradace, tedy rychlé nárůsty populační hustoty střídající se s obdobími, kdy je jeho početnost relativně malá (Kindlmann, Matějka, & Doležal, 2012). To, jakou populační hustotu škůdce považujeme za normální stav a to, co už se bere jako kalamita je specifikováno v zákoně (konkrétně ve vyhlášce Ministerstva zemědělství č. 101/1996 Sb.). Jako základní stav je označován nízký stav populace škůdce, při kterém nevznikají hospodářsky významné škody a nehrozí přemnožení kůrovce v další generaci v témže nebo v následujícím roce. Zvýšeným stavem se rozumí taková populační hustota škůdců, kdy stále nedochází k hospodářsky významným škodám, ale hrozí možnost vzniku hospodářských škod v následující generaci brouka. Jako stav s nejvyšší populační hustotou označujeme kalamitní stav. Jedná se o situaci, kdy dochází k vzniku hospodářsky významných škod na lesních porostech, ohrožení plnění funkcí lesa nebo rozvrácení lesních porostů. O kalamitě hovoříme ve chvíli, kdy objemem kůrovcového dříví přesáhne míru 5 m³ na 5 ha smrkových porostů (Zákon č. 289/1995 Sb. o lesích a o změně některých zákonů, 2018).

Zcela zásadním faktorem pro vznik kůrovcových gradací je nadbytek dostupné potravy, jelikož hledání nového hostitelského stromu je tím těžší, čím menší je procentuální zastoupení napadnutelných stromů v okolním porostu. Čím rychleji a snáze brouk najde vhodný hostitelský strom, tím menší je pravděpodobnost, že při procesu hledání brouk zahyne a tím větší je pravděpodobnost vzniku gradace (Kindlmann, Matějka, & Doležal, 2012). Nejvíce ohroženými lesními porosty jsou smrkové monokultury, které byly vysazovány z ekonomických důvodů velmi intenzivně i mimo areál svého přirozeného prostředí u nás i v dalších zemích hustě osídlené Evropy. Smrkové monokultury jsou vysazovány ve stejný čas a dostávají se do „napadnutelné“ fáze, tedy patřičného stáří, ve stejný okamžik. Velmi častým spouštěčem gradací jsou rozsáhlé větrné polomy, které vytváří vhodné prostředí pro pomnožení lýkožrouta, jehož populace tím nabyde na síle a je schopna napadat více stromů a dále se krajinou šířit (Skuhravý V., 2002). Ke vzniku gradací také do značné míry přispívá vývoj počasí v daném roce, zejména vyšší teploty a dlouhotrvající sucha zapříčiněná nedostatkem dešťových i sněhových srážek. Proti vzniku gradace může ale do jisté míry působit přítomnost a početnost parazitů, predátorů a chorob napadajících lýkožrouty.

Kůrovcové kalamity se v historii stále opakují. První záznamy o rozsáhlejší kůrovcové gradaci máme z konce 15. století z Německa. Už tehdy byla snaha proti kůrovci zasahovat a napadené stromy kácet a z lesa odvážet. Podstatně více údajů o kůrovcových kalamitách ale máme až z 20. století. Počátkem tohoto století probíhalo několik menších kalamit v zemích

střední Evropy, z nichž největší byla v letech 1918-1924 zaznamenána v Polsku, kde bylo zničeno téměř 1,2 mil. m³ dřeva (Liberak, 1924). Poté v letech 1947-1949 následovala série kalamit v podstatě napříč Evropou z důvodu sucha, vysokých teplot a částečně i zanedbáním péče ve válečném období. V Německu bylo celkově zasaženo okolo 21 mil. m³ dřeva, v Polsku a na území dnešního Slovenska to bylo kolem 3mil. m³ a v Rakousku a na českém území to bylo kolem 2,5 mil m³ kůrovcového dřeva (Skuhřavý V. , 2002). V průběhu dalších let následovala série menších lokálních gradací, v Polsku se pak kůrovec ve velkém přemnožil v 80. letech. Ve stejné době gradoval také v Česku, kde došlo ke zničení cca 5mil. m³ dřeva (Skuhřavý & Šrot, 1988). K obrovským škodám také došlo po roce 1990, kdy v důsledku rozsáhlých polomů způsobených sérií orkánů bylo v Rakousku zničeno asi 8 mil. m³ dřeva, na Slovensku 5 mil., v Německu a v Česku přibližně 4 mil. Počátkem nového tisíciletí započala mohutná kůrovcová gradace způsobená vlivem sucha a dále velmi umocněná orkány Kyrill (2007) a Emma (2008). Touto dlouhotrvající kalamiou byly zastiženy všechny nejen střeoevropské země. Jen v Česku orkány způsobily polomy v celkové výši 13 mil. m³ dřeva, což vedlo k velkému nárůstu populace kůrovce, který v následujících letech zničil dalších přibližně 6 mil. m³. Současná velká kůrovcová gradace na našem území byla zprvu zapříčiněna rekordně teplým rokem 2015, ale rozsáhlá sucha i vlny extrémně vysokých teplot pokračovaly i v dalších letech (Zahradník & Zahradníková, 2019). Do roku 2020 již bylo zasaženo přes 66 mil. m³ dřeva, což z této kůrovcové gradace dělá největší kalamiu na našem území v historii (Ministerstvo zemědělství ČR, 2021). Na Slovensku bylo v posledních letech zasaženo přes 17 mil. m³ (Moravčík, a další, 2021), v Polsku přes 9 mil m³ (Jaworski, Jabłoński, Skrzecz, & Grodzki, 2021), v Rakousku téměř 19 mil m³ (Hoch & Steyrer, 2021) a v Německu přes 100 mil. m³ dřeva (Destatis, 2021). Nutno zároveň dodat, že data z roku 2021 ještě nejsou kompletně k dispozici a že kalamiu stále není u konce. Celkové škody budou tedy ještě vyšší. Nyní podle současných dat se zdá, že kalamiu je na ústupu: Za období 09/2020-09/2021 došlo proti období 09/2019-09/2020 v celorepublikovém měřítku k poklesu kalamitních těžeb (z 50 000 ha na 46 000 ha) i celkové plochy vyhodnocených souší (z 15 000 ha na 10 500 ha) (kůrovcovamapa.cz, 2022). Nicméně, bude záležet na konkrétních meteorologických podmínkách této a následujících sezón.

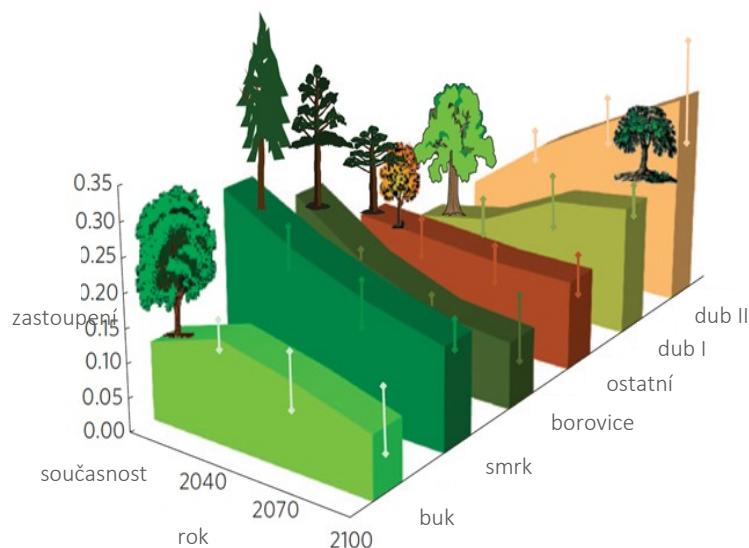
2.4 Vliv současné klimatické změny na kůrovcové gradace

Kůrovcové gradace jsou v posledních letech v mnoha lesích po celém světě silnější a častější. Příčinou jsou stále běžnější extrémní výkyvy počasí – sucha, vlny veder, dlouhodobý nedostatek srážek a častější výskyt extrémních meteorologických jevů. Zároveň bude pro smrky

stále obtížnější získat dostatek vody z půdy, jelikož vzhledem k nedostatku srážek jí ve svrchní vrstvě bude méně a smrky se svými poměrně mělkými kořeny do spodních vrstev nedosáhnou. To povede k celkovému oslabování smrkových porostů (Gandhi & Hofstetter, 2021). Celkově změny ve vodním režimu stanoviště vytváří stále nepříznivější podmínky pro smrkovou populaci zejména v nižších polohách, kde byl dříve smrk uměle vysazován a není původní dřevinou pro dané ekosystémy (Seidl, a další, 2016). V důsledku klimatické změny se předpokládá, že kůrovcové gradace budou stále častější, a ještě více intenzivní než kdy dřív. Ostatně to už potvrzují některé nedávné studie, např. (Netherer, Panassiti, Pennerstorfer, & Matthews, 2019), která poukazuje na to že kombinace dostatečné dostupnosti hostitelů, příznivých teplotních podmínek pro vývoj kůrovce a akutní dispozice stromů k napadení způsobenému stresem ze sucha, může zintenzivnit růst populace a s největší pravděpodobností vést k masovému propuknutí kalamity kůrovce v nepřítomnosti závažného abiotického narušení. Pěstování smrku se tak v současné době a při nynějších vyhlídkách na budoucí vývoj klimatu stává takřka neudržitelné (Seidl, a další, 2016). Jen v České republice, která se v poslední době stala v podstatě epicentrem kůrovcové gradace ve střední Evropě, se míra napadání smrkových porostů zvýšila mezi lety 2017-2019 na 3,1-5,4 % ročně, oproti letům 2003-2016, kdy tato míra byla pouze 0,2- 1,4 %. Zároveň bylo prokázáno, že hlavní příčinou tohoto nárůstu je dlouhotrvající sucho (Hlasny, a další, 2021).

Rostoucí teplota nejenom že neprospívá smrku, ale zároveň vytváří lepší životní podmínky pro kůrovce. Čím teplejší jsou zimy, tím větší je pravděpodobnost, že většina kukel a dospělců dokáže zimu přečkat (Bentz, a další, 2010). Čím dříve z jara vzrostou průměrné teploty na 16,5-18 °C, tím dříve brouk dokončí vývoj a tím větší je pravděpodobnost, že stihne více generací během jednoho roku (Jönsson, Appelberg, Harding, & Barring, 2009).

Některé studie a matematické modely ukazují, že vlivem klimatických změn dojde ke snížení smrkové dominance v lesích, kde smrk není původní, což vytvoří prostor pro jiné druhy dřevin a vznikne tak zcela nová heterogenní skladba střeoevropských lesů nižších poloh. Tím dojde ke zvýšení diverzity a obranyschopnosti lesů (Sommerfeld, a další, 2020). Dominantní zastoupení by v těchto nově vzniklých lesích měl mít podle všeho zejména dub a v menší míře buk (Čermák, Mikita, & Kadavý, 2016). Na Obrázku 3 jsou patrné skupiny lesů s dominantními dřevinami a odhad jejich rozšíření koncem 21. století v modelu pod emisním scénářem A1B (emisní scénáře závisí na vývoji společnosti, byly publikovány IPCC v jeho zprávách, jsou např. popsány v české publikaci vzniklé na základě 4. zprávy IPCC – (Metelka & Tolasz, 2009)).



Obrázek 3: Vývoj podílu plochy hlavních dřevin v Evropě podle scénáře vývoje klimatu A1B do roku 2100

smrk – odpovídá vysoce produktivním jehličnanům

buk – odpovídá lesům se střední produktivitou a dominantní dřevinou *Fagus sylvatica* L.

borovice – odpovídá borům se střední produktivitou, např. *Pinus sylvestris* L.

skupina dub I – odpovídá lesům s duby střední produktivity např. *Quercus petraea* (Matt.) Liebl

skupina dub II – odpovídá lesům mediteránního typu s dominantními středomořskými duby s nízkou až velmi nízkou produktivitou, například *Quercus cerris* L.) a bříza (nízká produktivita *Betula* spp.)

(Hanewinkel, Cullmann, Schelhaas, Nabuurs, & Zimmermann, 2013)

Celkový zdravotní stav lesa a fyziologický stav dřevin má také vliv na jeho „rolí“ v utváření klimatu a další ekosystémových služeb. Má-li les dostatek vody a živin, ekosystém je schopen pohlcovat velké množství uhlíku, zadržovat vodu, zabraňovat půdní erozi a zároveň své okolí ochlazuje. Oproti tomu vyschlý, poškozený les zasažený kůrovcem se stává naopak zdrojem uhlíku a není schopen zadržovat velké množství vody. Velmi často dochází, v rámci boje s kůrovcovou kalamitou, také k úplnému vykáčení lesa. V tu chvíli má vzniklá odlesněná planina zcela minimální schopnost zadržovat vodu, dochází k masivní erozi půdy a celá plocha se ve slunných dnech nadměrně přehřívá.

2.5 Současný způsob boje proti kůrovcové kalamitě

Jedním z preventivních principů ochrany hospodářského lesa proti vzniku kůrovcové kalamity by mělo být udržování dobrého zdravotního stavu lesa, různá skladba dřevin a rozdílné stáří jednotlivých stromů. Takovýto les je odolnější proti vzniku gradací. Samozřejmě že přirozeným disturbancím jako jsou větrné polomy, lámání stromů vlivem velkého množství sněhu či lesní požáry se ani v takovém lese zabránit nedá, ale tyto disturbance jsou zcela přirozenou součástí vývoje lesa a většinou po nich následuje sekundární sukcese. Vznikají tak příležitosti pro nové jedince či druhy a dochází tak ke zmlazování ekosystému, což zaručuje jeho stabilitu. Včasná těžba polámaných a vyvrácených stromů je prevence a předpoklad proti vzniku kůrovcových gradací (Jakuš, a další, 2015).

2.5.1 Těžba dřeva

Pokud už k rozsáhlejšímu výskytu kůrovce dojde, základním opatřením proti šíření lýkožrouta z ohniska napadení je těžba napadených a stále ještě kůrovcem obsazených stromů. Tento způsob boje je ovšem velmi citlivý na důslednost provedení. Je totiž nutné odstranit všechny napadené stromy ještě ve chvíli, kdy v nich probíhá vývoj brouka. Navíc u některých lýkožroutů, jako např. u lýkožrouta severského dochází k hlavnímu napadení ve vrchní části stromu, takže z pozemního šetření jsou stromy velmi špatně detekovatelné. Ale metody dálkového průzkumu, zabírající ve snímcích vrchní, osvětlenou část koruny, v tomto mohou být velmi nápomocné. Těžba stromu, ve kterém již brouk dokončil svůj vývoj a strom opustil, nemá v rámci snahy zastavit kůrovce žádný význam, strom je sice odsouzený k zániku, ale žádní brouci už v něm nesídlí (Kindlmann, Matějka, & Doležal, 2012). Navíc tímto počínáním dochází k prosvětlování lesa a vzniku nových slunných náletových stěn, což vytváří nové ideální podmínky pro další šíření lýkožrouta a oslabuje okolní porosty (Jakuš, a další, 2015). Zcela klíčové je proto včasné identifikování napadených stromů a jejich okamžité odstranění. To v současné době je ale takřka nemožné, protože napadené stromy jsou vyhledávány pracovníky, kteří stromy pozorují ze země a jeví-li strom známky napadení (drtinky či otvory vzniklé závrtem kůrovců nebo masivní ronění prskyřice), strom označí. Tento způsob je velmi zdoluhavý a do jisté míry nepřesný (Lubojacký, Knížek, & Liška, 2018). V dnešních dnech je takovýto management zcela nevyhovující, jelikož se potýkáme s masivní kůrovcovou gradací, která nemá na území ČR v moderní historii obdoby. Množství napadených stromů významně převyšuje pracovní kapacity, ať už pracovníků, kteří stromy vyhledávají, tak i těžařských firem, které se starají o odstranění a asanaci kůrovcového dřeva. Celý postup navíc velmi zpomaluje celá řada administrativních úkonů, jako je například zadávání veřejných zakázek a výběrová řízení v rámci hospodaření ve státních lesích. A jak zde bylo zmíněno již dříve, tak právě přesnost a rychlost zásahu je pro tento způsob boje s kůrovcem zásadní. Na mnoha místech proto takové počínání vede k rozrůstání plochy holin a devastaci biotopu, přičemž zastavení gradace kůrovce se nedaří (Kindlmann, Matějka, & Doležal, 2012).

Nezbytným krokem, následujícím po těžbě napadeného dřeva, je zpracování a asanace stromů. Jedním ze způsobů, jak zabránit tomu, aby se kůrovec dále vyvíjel a šířil z již poraženého dřeva je odkorňování. Jedná se buď o ruční nebo mechanické odlupování kůry z kmene. Odstraněná kůra se v ideálním případě spaluje. Tento způsob je ale využitelný a vhodný pouze pokud se strom pokácí ve vhodném čase, kdy se pod kůrou nachází většina jedinců ještě ve stádiu vajíček nebo larvy. Dospělcům se totiž většinou podaří zmíněný zásah přežít a odletí hledat nový

strom. Stejně tak i u stádia kukly, je velmi časté, že brouk dokáže vývoj dokončit například v hrabance, je-li vývoj teplot příznivý (Jakuš, a další, 2015).

Proto, aby se mohlo pokácené dříví krátkodobě v lese ponechat, zejména z důvodu omezených kapacit dřevozpracovatelského průmyslu, je nutné skládku (hromadu dříví) zabezpečit, proti nechtěnému šíření kůrovce ven. K tomu se používají následující metody: chemický postřik, aplikace insekticidních sítí nebo hermetické uzavření pod plachtami. První z uvedených metod je použitelná pouze na malé skládky, jelikož se postřik musí aplikovat nejlépe jednotlivě na každý kmen. Při postřikání hromady kmenů jako celku totiž postřik neproniká dovnitř skládky a vývoj brouků zde není nikterak omezen. Dalším způsobem je překrytí hromady velmi jemnou sítí, která zabrání úniku jedinců z dříví. Toto je velmi účinná metoda, která funguje v jakémkoli stádiu napadení, navíc síť je při správné manipulaci použitelná opakovaně, což snižuje celkové náklady. Poslední ze zmíněných metod je metoda hermetického uzavření skládky. Jedná se o patentovaný a velmi účinný postup, kdy se celá skládka ze všech stran uzavře a velmi dobře utěsní plachtou, pod kterou dříve či později dojde přirozenými procesy k vyčerpání kyslíku, což zahubí veškeré jedince v jakémkoliv stádiu (Zahradník & Zahradníková, 2018).

2.5.2 Lapáky

Metoda využívání lapáků je velmi stará a tradiční metoda v boji proti šíření kůrovce. Tzv. lapák je pokácený, zdravý, odvětvený strom, který je ponechán v lese na vhodném slunném místě. Po částečném vyschnutí je strom po celé délce přikryt větvemi. Lapáky se zpravidla připravují dva měsíce před předpokládaným zahájením letové aktivity kůrovce, což bývá v nižších polohách přelom února a března, ve vyšších polohách je to komplikovanější, jelikož aby lapáky stihli dostatečně proschnout připravují se již na podzim (je zde ale možné úskalí, že strom zůstane na jaře pokrytý sněhem). Správně připravený strom láká první pionýrské samce uvolňováním sekundárních metabolitů – primárních atraktantů (např. monoterpenů). Po přiletu prvních lýkožroutů lákají oni agregačními feromony další jedince. Tímto způsobem se dochází ke stažení mnoha jedinců do lapáku, který je pravidelně kontrolován a ve vhodném okamžiku je z lesa odstraněn a asanován. Množství připravovaných lapáků se odvíjí od míry kůrovcového napadení v předchozím roce (Jakuš, a další, 2015).

2.5.3 Feromonové lapače a antiatraktanty

Feromonové lapače využívají stejného principu jako agregační feromony lýkožroutů. Jedná se o zařízení, která jsou napuštěna feromony, a ty chemicky přilákají velké množství jedinců. Tito brouci jsou pak v lapači zachyceni a padají do sběrných nádob, odkud jsou pravidelně

lesními pracovníky vybírání. Procento takto lapených brouků z celkové populace bývá ale malé. Každopádně tato metoda velmi dobře slouží pro účely monitorování populační dynamiky lýkožrouta. Úskalím této metody ale je to, že lapače do svého okolí přitahují velké množství jedinců, čímž do jisté míry velmi ohrožují okolní populaci stromů (Kindlmann, Matějka, & Doležal, 2012).

Spolu s feromonovými lapači se v některých případech používají látky, které fungují zcela opačně, tzv. antiatraktanty. Jedná se o zařízení napuštěná těkavými organickými látkami, které jsou uvolňovány z listnatých lesů nebo ze smrků (přesněji z jedinců lýkožrouta), je-li strom plně kolonizován. Takto napuštěná zařízení jsou vhodně situována do určité vzdálenosti od feromonových lapačů, v těchto místech vytvářejí jakousi lineární bariéru, která odpuzuje přilétající hmyz a chrání tak okolní porosty (Jakuš, a další, 2015).

2.5.4 Možné využití patogenů lýkožroutů

Využívání například entomopatogenních hub ve snaze inhibovat nejrůznější škůdce například v zemědělství je už poměrně známá a probádaná metoda. Jejich využití v boji proti kůrovci má při laboratorních experimentech velmi dobré výsledky. Tyto houby jsou schopné infikovat všechna vývojová stádia brouka, což následně vede k jeho usmrcení. V praxi už to ale tak efektivní není. Příčinou jsou zejména ideální podmínky pro mikroorganismy v laboratorním *in vitro* prostředí (stálá teplota, vlhkost...), v reálném prostředí tyto organismy už ale neprosívají do té míry, aby byly schopny nějak zásadně zamezovat šíření lýkožrouta. Navíc ještě mohou interagovat i s jinými necílovými druhy, jejichž inhibice nemusí být chtěná. V současné době se tak stále jedná o obtížně predikovatelný nástroj boje s nejistou efektivitou, který je ovšem předmětem intenzivního výzkumu (Mann & Davis, 2021).

2.5.5 Insekticidy

Metody využívání insekticidů při ochraně lesa jsou různorodé. Tyto látky se mohou aplikovat například na připravené lapáky, mnohdy se umísťují do feromonových lapačů, mohou se využívat v lokálním měřítku bodově anebo při rozsáhlejších gradacích i plošně, a to buď pozemně nebo postřikováním letecky. Využití insekticidů je přísně regulováno a mělo by k němu být přistupováno velmi racionálně, neboť tyto látky mají obrovský negativní vliv na biodiverzitu lesa (Jakuš, a další, 2015). Obvykle totiž nejsou příliš specifické a nehubí pouze chtěné hmyzí druhy, jako je lýkožrout.

3 Reakce smrku ztepilého na napadení lýkožroutem smrkovým

3.1 Hlavní stresové faktory přispívající ke snížené odolnosti smrku

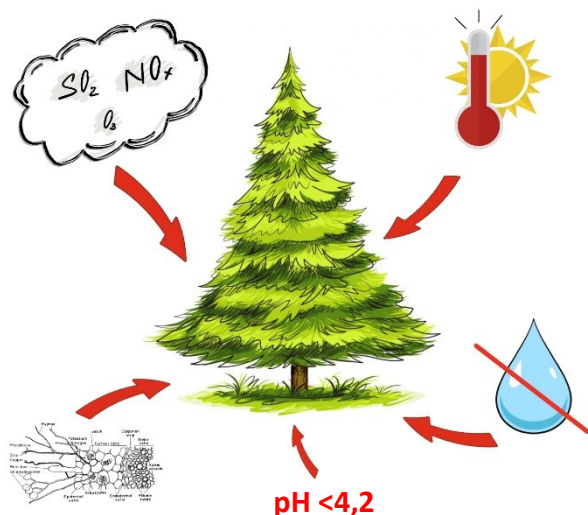
Jak již bylo v předchozí části práce zmíněno, kůrovec nejčastěji napadá oslabené stromy se zhoršeným fyziologickým stavem a s nižším potenciálem náletu odolat anebo přímo stromy mrtvé, například vyvrácené větrem. Právě vítr byl v minulosti hlavní příčinou vzniku kůrovcových gradací. Vliv větru se ale v posledních letech snižuje, zatímco sucho a rostoucí teplota, jedny ze zásadních abiotických stresových faktorů smrku, jsou stále častější příčinou oslabení smrkových porostů (Hlasny, a další, 2021).

Vlivem nedostatku vláhy v půdě může dojít k částečnému nebo úplnému hydraulickému selhání smrku z důvodu dehydratace pletiv a následnou ztrátou funkčnosti xylému. Při snaze stromu zamezit nedostatku vody dochází k přivírání průduchů díky signalizaci ABA, který je hlavní stresový hormon v odpovědi na řadu abiotických stresorů, to omezuje a tlumí průběh fotosyntézy a strom tak přichází o zdroj uhlíku a energie (Adams, Zeppel, Anderegg, & Hartmann, 2017). Vlivem intenzivního nedostatku vláhy dochází k defoliaci a odumírání smrku (Anderegg, a další, 2015).

I zvýšené teploty mají rovněž negativní vliv na fyziologický stav smrku, každopádně poslední studie ukazují že během kůrovcových gradací má větší význam přímý pozitivní vliv zvýšené teploty na lýkožrouta, než negativní vliv vyšší teploty na smrk (Pettit, Voelker, DeRose, & Burton, 2020).

Dalším nepříznivým vlivem prostředí, způsobujícím jak primární, tak i sekundární poškození smrku, je atmosférické znečištění. Koncentrace některých hlavních polutantů v ovzduší jako je SO_2 a NO_x se od 90. let minulého století podařilo významně snížit především v postsocialistických zemích, jako je Česká republika (SO_2 zejména pak povinným odsiřováním tepelných elektráren, u oxidů dusíku ke snížení došlo, ale jejich emise je stále značná, zejména stále intenzivnějším využíváním spalovacích motorů (Engardt, Simpson, Schwikowski, & Granat, 2017)). Tyto a další polutanty mají na smrky přímý vliv zejména poškozováním epikutikulárních vosků na listech, zároveň jsou schopny skrze průduchy pronikat i dovnitř listu, kde mohou narušovat metabolismus. Dále dochází ke snížení vodivosti průduchů a rostlina tak začíná strádat (Čada, a další, 2016). Oxidy dusíku vstupují také do fotoinicované reakce, díky které vzniká troposférický ozon, další stresový faktor rostlin, způsobující zejména oxidativní stres.

Vlivem atmosférické depozice oxidů síry a dusíku dochází k acidifikaci půdy, navíc v podkorunových srážkách jsou tyto polutanty ještě více koncentrované. Vlivem změny pH



Obrázek 4: Kumulace stresových faktorů, hrajících zásadní roli v oslabení smrku a umožňujících snazší napadení kůrovcem

dochází v půdě k chemickým změnám, zejména bazické kationty Ca^{2+} , Mg^{2+} , K^+ , esenciální látky pro výživu stromu, jsou z půd vymývány a stávají se pro strom nedostupné, což strom oslabuje (Albrechtová, Kupková, Campbell, & kol., 2017). Rovněž bylo prokázáno, že tyto změny mají významný negativní vliv na výskyt a složení druhů mykorrhizních hub, což stromu rovněž znesnadňuje čerpání minerálních živin a vody (Kjøller, a další, 2012). Navzdory úspěšnému snížení emisí polutantů v atmosféře zůstává půda poškozena acidifikací ještě dlouhou dobu

poté.

Všechny tyto, a i další stresové faktory, mohou na smrk působit současně (viz Obrázek 4), což strom velmi oslabuje a zhoršuje se tím fyziologický stav stromu. Tím pádem se takový oslabený smrk stává ideálním terčem kůrovcového napadení.

3.2 Obranné mechanismy smrku proti napadení kůrovcem

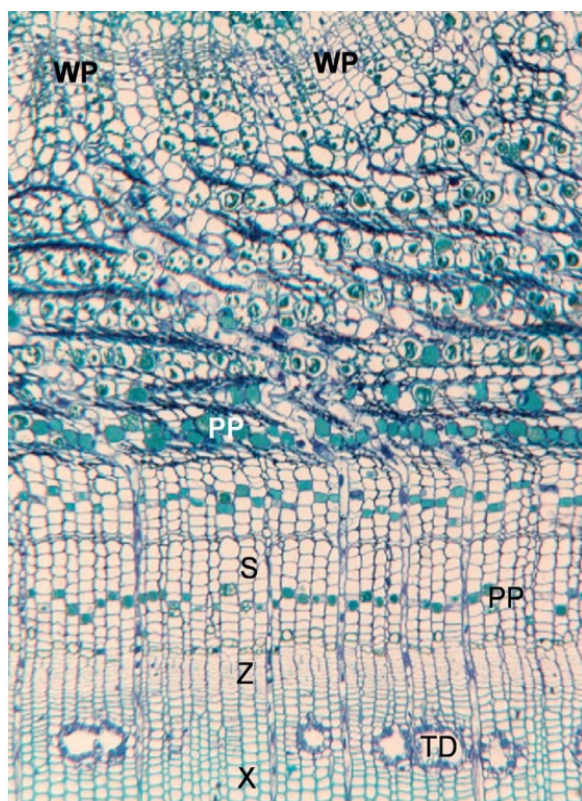
Smrky a lýkožrouti spolu koexistují několik milionů let. Po dobu společné evoluce si obě strany vyvinuly složité mechanismy, jak se dále posunout a jeden druhého překonat (Seybold, Bohlmann, & Raffa, 2000). Dnes je mezi smrkem a kůrovcem udržována dynamická rovnováha, obě strany dovedly své útočné a obranné mechanismy k takové dokonalosti, že úspěšnost jednoho či druhého je více méně určována vnějšími podmínkami.

Obranné mechanismy smrku jsou velmi komplexní a složité. V základu by se způsoby jeho obrany daly rozdělit na konstitutivní a indukované řešení. Protože budování těchto propracovaných mechanismů je pro strom velmi náročné a musí do nich investovat energii a živiny, které by jinak mohl směřovat například k růstu rostliny nebo k rozmnožování, vytváří strom předem pouze jakýsi základní komplex obranných metod, které má k dispozici připravené po celou dobu a tyto metody nazýváme konstitutivní řešení (Huang, a další, 2019). Dojde-li pak například k napadení kůrovcem, strom na nově vzniklou situaci zareaguje tak, že ke své obraně začne směřovat více energie a spustí proces indukovaných reakčních mechanismů, přesně zaměřených na konkrétní druh napadení (Krokene, 2015).

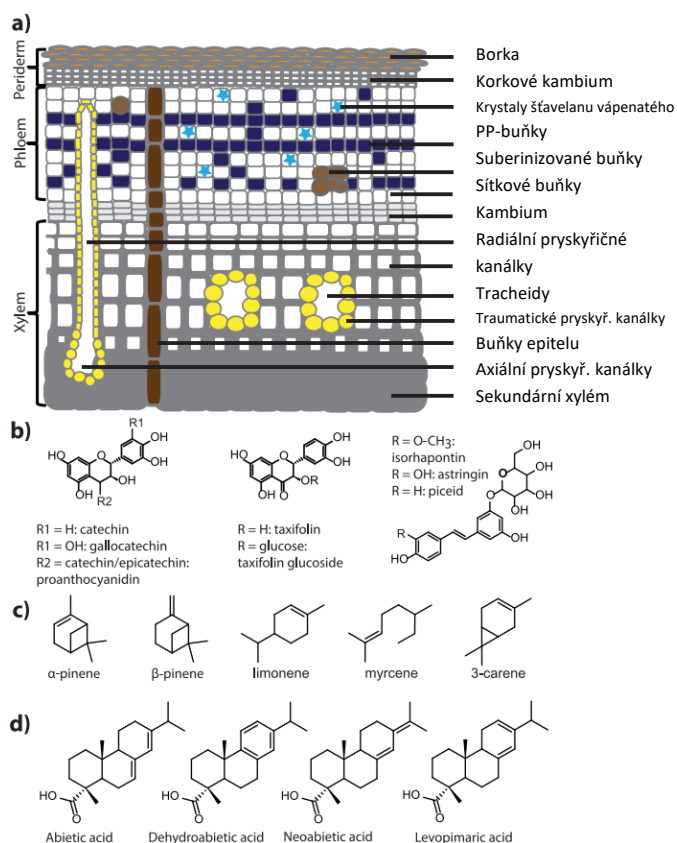
3.2.1 Konstitutivní obranné mechanismy

Jelikož se kůrovci potřebují dostat k výživnému floému, prvním z možných kroků, jak tomu zabránit, je konstruktivní řešení inhibice vniku brouka. K tomuto účelu slouží borka jehličnanů, která má ve své struktuře zabudované buňky, vytvářející souvislou vrstvu kolem dokola kmene s funkcí jak mechanické, tak ale i chemické ochrany. Mechanickou ochranou, znesnadňující vstup brouka, se myslí zejména vrstvy tvrdých suberinizovaných buněk či buněk s obsahem krystalů šřavelanu vápenatého, které jsou pro kůrovce obtížné kusadly rozrušit. Zároveň je borka celkově vyztužena polymery jako je lignin a suberin. Dále strom záměrně do borky vyplavuje celou řadu protektivních sekundárních metabolitů (polyfenolických látek, enzymů a toxinů), které mají za cíl odpuzovat či inhibovat útočícího jedince (Franceschi, Krokene, Christiansen, & Krekling, 2005). Příkladem takto fungujících flavonoidů mohou být stilbeny, které v borce pomáhají inhibovat bakterie, houby a plísňe, ale bylo prokázáno, že do jisté míry inhibují i vstup lýkožrouta smrkového, který v borce s vyšší koncentrací stilbenů vytváří kratší chodbičky, než v borkách s nižší koncentrací těchto látek (Hammerbacher, Wright, & Gershenzon, 2020). Podobný efekt má i taxifolin a katechin (Faccoli & Schlyter, 2007). Ochranný mechanismus borky má však i svá slabší místa, jelikož i přes sekundární krycí pletiva stromů dochází k výměně plynů skrze struktury zvané čočinky neboli lenticely, které jsou tvořeny provětrávacím parenchymatickým pletivem lépe propustným pro hmyz. Některé druhy se během evoluce tyto struktury čočinek naučily využívat k usnadnění vstupu borkou stromu (Rosner S., 2002). Překoná-li kůrovec borku, pronikne do sekundárního floému, což je místo, kam se brouk snaží dostat, jelikož právě zde hloubí sérii komůrek a následně vylíhlé larvy se zde vyživují. Jenomže právě zde se v hojné míře nachází obrovské parenchymatické polyfenolické buňky (tzv. PP buňky) – viz Obrázky 5 a 6. Jedná se o buňky s velkými vakuolami, ve kterých smrk uskládá celou řadu sekundárních metabolitů, zejména fenolických látek a terpenů, jejich míra zastoupení se liší v průběhu roku a také v závislosti na situaci, v níž se strom nachází. Tyto látky jsou součástí chemické obrany smrku (Krokene, 2015). Deuterofloém také obsahuje množství radiálně orientovaných pryskyřičných kanálků, které zasahují mimo jiné až do xylémové části kmene, a rovněž také množství axiálních pryskyřičných kanálků. Tyto kanálky jsou vzájemně propojené a strom je schopen díky tomuto systému transportovat připravenou pryskyřici do místa potřeby. Pryskyřičný kanálek je extracelulární prostor, do něhož okolní epiteliální buňky produkují pryskyřici (Franceschi, Krokene, Christiansen, & Krekling, 2005). Tato pryskyřice je nejčastěji směsí monoterpenů (molekula do 10 atomů uhlíku), seskviterpenů (molekula do 15 atomů uhlíku) a diterpenů (molekula do 20 atomů uhlíku) a je v kanálcích uložena pod tlakem. Přeruší-li

brouk pryskyřičný kanálek, je jednak mechanicky pryskyřicí vytlačován ven a zároveň inhibován, jelikož celá řada terpenů obsažených v pryskyřici je pro brouky toxická. Často dochází k tomu, že strom pryskyřicí brouka zalepí, ten se po čase zadusí a hyne. Po vyplavení pryskyřice na povrch borky se monoterpeny odpařují a diterpeny na vzduchu tuhnou a ránu zacelují. Během evoluce se lýkožrouti naučili monoterpeny využívat jako své atraktanty a jejich zvýšená koncentrace v prostředí brouky láká (Raffa, 2014). Tvorba pryskyřice a její složení je rovněž proměnlivé během roku. Během zimy a jara je množství produkované pryskyřice menší, což může jednak souviset se sníženou fyziologickou aktivitou smrku a zároveň například v průběhu jara jsou uskladněné organické látky a energie více směřována směrem k růstu stromu. V létě, kdy růst smrku zpomaluje a strom má zároveň větší dostupnost organických produktů fotosyntézy, je produkce pryskyřice vyšší (Baier, Führer, Kirisits, & Rosner, 2002). Ve floému pak ještě najdeme i prvky mechanické obrany, jelikož i zde se vyskytují lignifikované buňky a buňky s obsahem šťavelanu vápenatého.



Obrázek 5: Příčný řez vnější částí kmene smrku ztepilého se znázorněnými obrannými mechanismy
 WP – periderm, PP – polyfenolické buňky v deuterofloému, S – síťové buňky, Z – kambium – sekundární meristém, TD – traumatický pryskyřičný kanálek, X – deuteroxylém (Krokene, 2015)



Obrázek 6: Anatomická a chemická obrana floému a bělového dřeva smrku ztepilého.

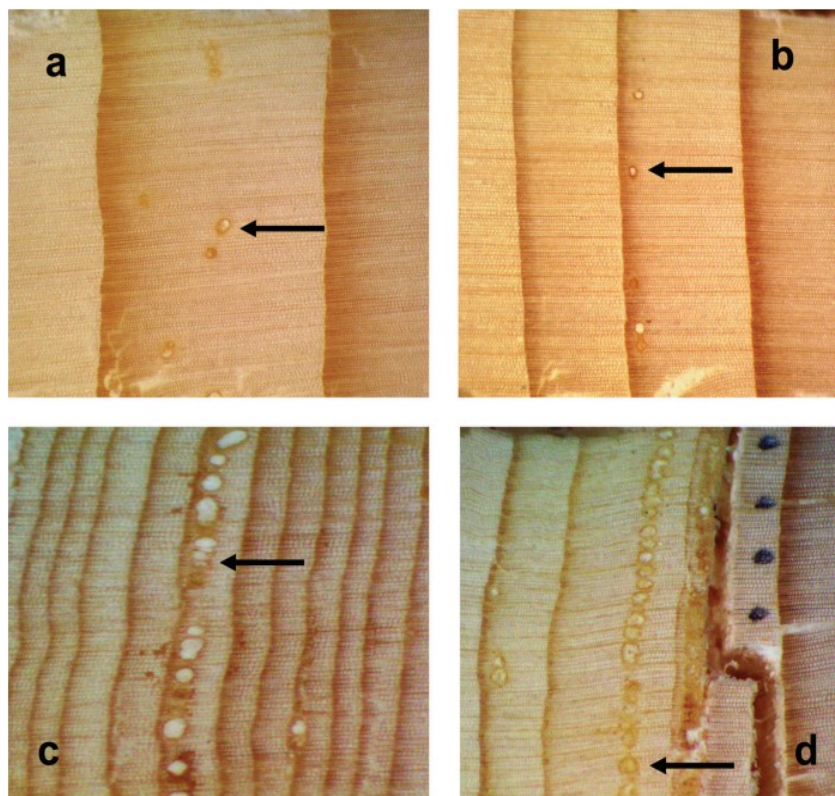
(a) Schematické znázornění radiálního řezu kmenem smrku ztepilého, (b) příklady fenolických látek, (c) příklady monoterpenů, (d) příklady diterpenů

(Gandhi & Hofstetter, 2021)

3.2.2 Indukované obranné mechanismy

V okamžiku, kdy stromu nestačí předem připravené konstitutivní obranné mechanismy, a je potřeba zintenzivnit a zefektivnit odezvu na napadení, strom zahájí indukovanou obranu. Doba, po kterou strom vyčkává před zahájením indukovaných mechanismů se liší v závislosti na typu obrany, která je aktivována, což se plně odvíjí od způsobu napadení (Krokene, Conifer Defense and Resistance to Bark Beetles, 2015). Obecně platí, že jehličnany využívají dva základní typy indukované obrany. Jednodušší metodou je využití nebo pozměnění stávajících anatomických struktur, jako například výraznější lignifikace buněčných stěn stávajících buněk nebo zvýšená produkce pryskyřice ve stávajících pryskyřičných kanálcích. Tato reakce bývá zpravidla rychlejší. Druhým, konstrukčně náročnějším způsobem je tvorba zcela nových struktur, například tvorba dalších pryskyřičných kanálků, které nazýváme traumatické pryskyřičné kanálky (viz. Obrázek 5,6 a 7) (Franceschi, Krokene, Christiansen, & Krekling, 2005). Tyto kanálky jsou z velké části umístěny v bělovém xylému (v deuteroxylému blíže kambia, který zůstává funkční pro transport), jsou axiálně orientovány a jsou přibližně 4x mohutnější na jednotku délky než standardní pryskyřičné kanálky. Tyto mohutné axiální kanálky jsou na mnoha místech propojovány s radiálními pryskyřičnými kanálky, což umožňuje, že pryskyřice může proudit jak ve svislém, tak i v horizontálním směru v kmeni. Tvorba těchto struktur trvá přibližně 2-3 týdny (Nagy, Franceschi, Solheim, Krekling, & Christiansen, 2000).

Pryskyřice obsažená v traumatických kanálcích se svým složením také liší od původní, tj. konstitutivní předem připravené pryskyřice. V nově produkované pryskyřici mnohonásobně roste obsah terpenů a mění se i poměr jejich zastoupení (blíže a na konkrétních látkách specifikováno například ve studii (Martin, Tholl, Gershenzon, & Bohlmann,



Obrázek 7: Základní (a – středně rané dřevo, b – pozdní dřevo) a traumatické (c – pozdní dřevo, d – rané dřevo) pryskyřičné kanálky (DeRose, Bekker, & Long, 2017)

2002). Tato změna zvyšuje potenciál zastavit nebo zničit invazní organismus.

Kromě tvorby traumatických pryskyřičných kanálků dochází také k intenzivnímu zvětšování a dělení se PP buněk. Rovněž dochází k diferenciaci obyčejných parenchymatických buněk na polyfenolické parenchymatické buňky, ale jedná se o časově náročnější proces v porovnání s aktivací stávajících PP buněk (Krokene, 2015). Zároveň uvnitř buněk může docházet ke změně chemického složení obsažených fenolů. K růstu PP buněk dochází na úkor okolních sítkových buněk, které se smršťují, což způsobuje větší hustotu buněčných stěn, díky čemuž dochází k umocnění mechanické obranné funkce floému (Gandhi & Hofstetter, 2021). Navíc do stěn sítkových buněk je ukládána celá řada fenolických látek, produkovaných v PP buňkách.

PP buňky se také podílejí na následné opravě škod, jelikož právě z těchto buněk následně vzniká nový korkový felogen, ze kterého následně vzniká nová borka, která vzniklou ránu uzavírá a chrání.

Dokáže-li strom útok přežít, zůstane po útoku více odolný proti budoucím napadením, a to právě dlouhodobým působením indukované obrany. Celkovou obranyschopnost smrku je možno také zvýšit například předchozí aplikací methyljasmonátu, což je fytohormon, který strom přirozeně používá jak k vnitřní signalizaci poškození, ale slouží také ke komunikaci mezi stromy, kdy okolní nenapadené stromy v reakci na tuto látku začnou posilovat své obranné mechanismy (Farmer & Ryan, 1990). Aplikace methyljasmonátu má prokázané inhibiční účinky na kůrovce. Po zaznamenání tohoto signálu fytohormonem stromem dochází k zahájení tvorby traumatických pryskyřičných kanálků, v borce ošetřené touto látkou dochází k mírnému zvýšení hladiny diterpenů, oproti borce neošetřené, což by samo o sobě tak výrazný dopad nemělo, ale při porušení ošetřené borky dochází k rapidnímu zvýšení množství diterpenů již během jednoho dne (Zhao, Borg-Karlson, Erbilgin, & Krokene, 2011), což má za následek, že brouk je při prostupu méně úspěšný, vytváří kratší chodbičky a produkuje méně vajíček. Zároveň také v takové míře nedochází k hromadným náletům, protože kůrovci tunelující v takto ošetřeném kmeni vypouští méně agregačních feromonů. Časté také je, že k napadení ošetřených stromů vůbec nedochází. Momentální překážkou plošného využití této metody je obtížná plošná aplikace a vysoké finanční náklady (Schiebe, a další, 2012).

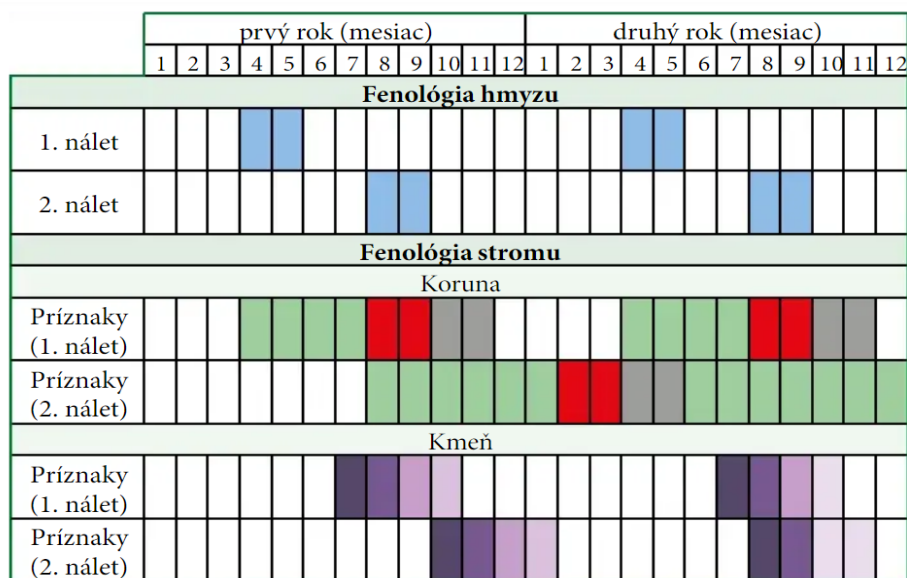
Jistý vliv na obranyschopnost stromu mají i vnitřní faktory, např. genetika, ontogenetické stádium a aktuální fyziologický stav. Obecně ale platí, že má-li strom dostatek živin a vody, je obvykle schopen se přirozenými způsoby náletu ubránit.

3.3 Následky napadení kůrovcem na fyziologickém stavu smrku

Po napadení smrku lýkožroutem, dochází v těle stromu k řadě anatomických a fyziologických změn. Tyto změny na sebe logicky navazují, jelikož se jedná o důsledky celé řady procesů, vyvolaných napadením broukem. K prvním projevům dochází v podstatě okamžitě po prostupu brouka borkou. Jedná se zejména o vznik závrťových otvorů, ronění pryskyřice, výskyt drtinek, vzniklých během tunelování, na povrchu kmene a neposledním z možných projevů napadení kůrovcem je zvýšený výskyt hmyzožravého ptactva (Lubojacký, Knížek, & Liška, 2018). Toto jsou ale pouze prvotní signály, že k útoku dochází. Ve chvíli, kdy brouk začne hloubit vaječnou chodbičku se snubní komůrkou ve floému, dochází k poškození floému a přerušení jeho vodivé schopnosti díky kavitaci. Avšak budeme-li uvažovat, že průměrná hustota kůrovcových závrťů je 500 jednotek na 2 m² povrchu stromu a každá vaječná chodbička je cca 10 cm dlouhá a 2,5 mm široká, znamenalo by to pro smrk zasažení přibližně asi 5 % povrchu, což je stále únosná míra poranění, se kterou je smrk schopen se vypořádat (Krokene, 2015). Zásadní problém ale nastává v okamžiku, kdy se z vajíček vylíhnou larvy, které začínají hloubit vodorovně orientované chodbičky, což už vodivá pletiva přerušuje v poměrně značné míře, na mnoha místech je tak floém rozdělen na kratší nesouvislé úseky a rozvod asimilátů ve smrku je tak velmi zkomplikován až téměř znemožněn a dochází k usychání stromu.

Dalším faktorem, který stojí na počátku procesu vedoucího až k celkovému odumření stromu, je nezbytnost zahájení indukované obrany smrku. To nutí smrk investovat energii do tvorby velmi komplikovaných a energeticky náročných chemických struktur, sekundárních metabolitů (zejména terpenů), ve velké míře. V této fázi dochází k indukované, pozměněné genové expresi mající za následek zejména syntézu nových metabolitů, což vede k metabolickým změnám v těle stromu, obvykle již v řádu hodin po napadení. Smrk tedy většinu vody, primárních metabolitů a anorganických živin směřuje právě k vlastní obraně a tyto nezbytné látky poté schází zejména v asimilačních pletivech, což smrku znesnadňuje fotosyntézu a dochází k jeho celkovému oslabování (Huang, a další, 2019). V následujících několika dnech poté začíná docházet v jehlicích k mikroskopickým změnám, které stále nejsou navenek pouhým okem pozorovatelné, jehlice se stále jeví jako zelené, ale řada optických metod je schopna již v tomto stádiu změny zaznamenat. (Tyto změny a využitelné optické metody k jejich detekci budou detailněji popsány v následujících kapitolách.) Až do této doby se stále jedná o změny vratné, to znamená, že nutně nevedou k odumírání jehlic, potažmo k odumření celého stromu. Avšak působí-li stresový faktor (v tomto případě napadení lýkožroutem a jeho houbovými symbionty) příliš dlouho, dochází v řádu měsíců k makroskopickým změnám, například ke žloutnutí či

červenání jehlic, což už pro smrk znamená nevratné poškození a dochází ke vzniku nekrotických jehlic a jejich opadávání (Albrechtová, Kupková, Campbell, & kol., 2017). Obecně tedy rozlišujeme 3 stádia průběhu napadení smrku kůrovcem, kdy v první – zelené fázi – dochází pouze k metabolickým a mikroskopickým změnám, tato fáze nastává po napadení kůrovcem a trvá až do počátku druhé – červené fáze. Zde jsou již změny zejména v barvě jehlic zaznamatelné pouhým okem a tato fáze nastává přibližně pět měsíců po náletu 1. generace anebo cca sedm měsíců po náletu 2. generace, protože celý proces je zpomalen nástupem zimy. V poslední – šedé fázi – dochází k úmrtí a opadu jehlic, což vede k úmrtí celého stromu, a to nastává nejčastěji 2 měsíce po nástupu červené fáze (Jakuš, a další, 2015) – viz Obrázek 8.



Legenda:

■ – nálet hmyzu,
 ■ – koruna žltozelenej farby,
 ■ – koruna červenej farby,
 ■ – koruna sivej farby,
 ■ ■ ■ ■ – stupeň straty kôry (0-100%).

Obrázek 8: Časová chronologie napadení kůrovcem a následný proces odumírání smrku (Jakuš, a další, 2015)

K jistým změnám dochází i v xylémové části kmene, i když přímým vlivem kůrovce jen nepatrným. Larvy zasahují do dřevní části jen málo, většinou do hloubky jednoho až dvou milimetrů. Zásadní roli zde hrají především houboví symbionti brouka, kteří způsobují namodralé až zašedlé zbarvení dřeva. Toto zbarvení signalizuje právě přítomnost hub, kvasinek a plísní, což snižuje obranyschopnost smrku a zároveň snižuje kvalitu následně vytěženého dřeva (Hýsek, Löwe, & Turčáni, 2021). Některé studie dokonce ukazují, že houboví symbionti svojí metabolickou aktivitou dokáží mobilizovat vodu a minerální látky z xylému a přesouvají je tak, aby se k nim dostala i larva brouka ve floému. Houby tak narušují přirozený tok látek v dřevní části vodivých pletiv, což smrk rovněž oslabuje. Celkový podíl brouků a podíl jejich symbiontů na úmrtí stromu není ale stále zcela objasněn (Krokene, 2015).

3.3.1 Biofyzikální změny v jehlicích smrku ztepilého po napadení kůrovcem

V rámci napadení stromu kůrovcem dochází ke zcela zásadním změnám i v jehlicích smrku. Jedná se o změny v biochemickém složení listu (zejména snižování obsahu fotosyntetických pigmentů, dusíku a vody), což způsobuje změnu jeho spektrálních vlastností – odrazivosti, transmitance a absorpce, které jsou využívány metodami dálkového průzkumu.

Ke snižování obsahu fotosyntetických barviv přispívá nedostatečná dostupnost minerálních látek a vody, která je primárně spotřebovávána na tvorbu obranné pryskyřice, a navíc její transport je komplikován působením symbiontů kůrovce. To má za následek snižování množství dusíku, který je v molekule chlorofylu obsažen, což má za následek, že se snižuje jeho obsah, a to mění zbarvení jehlic, které postupně žloutnou. A nejen pro tvorbu chlorofylu je dusík nezbytným prvkem. Dusík je obsažen v celé řadě pro rostlinu esenciálních látek, jako jsou aminokyseliny, nukleové kyseliny a enzymy. Po napadení kůrovcem a narušení toku minerálních látek ale celkový obsažený dusík v jehlicích smrku klesá, což zásadně zhoršuje jeho fyziologický stav. Množství celkového dusíku v listech je stejně tak jako celkové množství vody v listoví dobře laboratorně stanovitelné a slouží tak jako jeden z indikátorů zhoršeného fyziologického stavu rostlin. V manuálu IPC Forests existují tabelované hodnoty pro nízký a vysoký obsah dusíku a ostatních minerálních živin, každopádně nejde tyto hodnoty brát jako jednoznačný a stoprocentní ukazatel zdravotního stavu, jelikož vždy závisí na konkrétním porostu a konkrétní lokalitě. Proto je spolehlivější porovnávat mezi sebou naměřené vzorky z jedné lokality v jiných časových horizontech (ICP Forests, 2020).

Obsah fotosyntetických pigmentů (u smrku zejména chlorofylu a, chlorofylu b a celé řady karotenoidů) velmi citlivě reflektuje negativní vlivy prostředí a je tak považován za jeden ze základních nespecifických indikátorů rostlinného stresu. Změnu v zastoupení a celkovém obsahu těchto barviv totiž vyvolává více stresových faktorů, například: nevyhovující klimatické podmínky, nedostatečná dostupnost živin a mimo jiné i biotický stres způsobený například napadením lýkožroutem (Albrechtová, Kupková, Campbell, & kol., 2017). Přesný „správný“ obsah fotosyntetických barviv v jehlicích zdravého smrku je ale v podstatě nemožné stanovit. Protože právě obsah těchto pigmentů je přirozeně velmi proměnlivý, podléhá sezónním cyklům i denním výkyvům. Navíc i v rámci jednoho smrku v daném okamžiku je obsah fotosyntetických pigmentů rozdílný, například vlivem umístění jehlice v rámci koruny (stinný vs. slunný list) anebo v závislosti na stáří (ročníku) jehlice (Lhotáková, a další, 2021). I proto je dobré, stejně tak jako v případě monitorování obsahu minerálních látek, porovnávat naměřené hodnoty v různých časových obdobích u daného porostu mezi sebou než porovnávat naměřené hodnoty dvou rozlišných

porostů. I když i tento způsob je v praxi běžný (Lhotáková, a další, 2021). Zároveň při laboratorních analýzách je nutné porovnávat vždy vzorky jehlic umístěných na přibližně stejném místě koruny, stejného ročníku (u jehličnanů) na stejném stromě (ICP Forests, 2020).

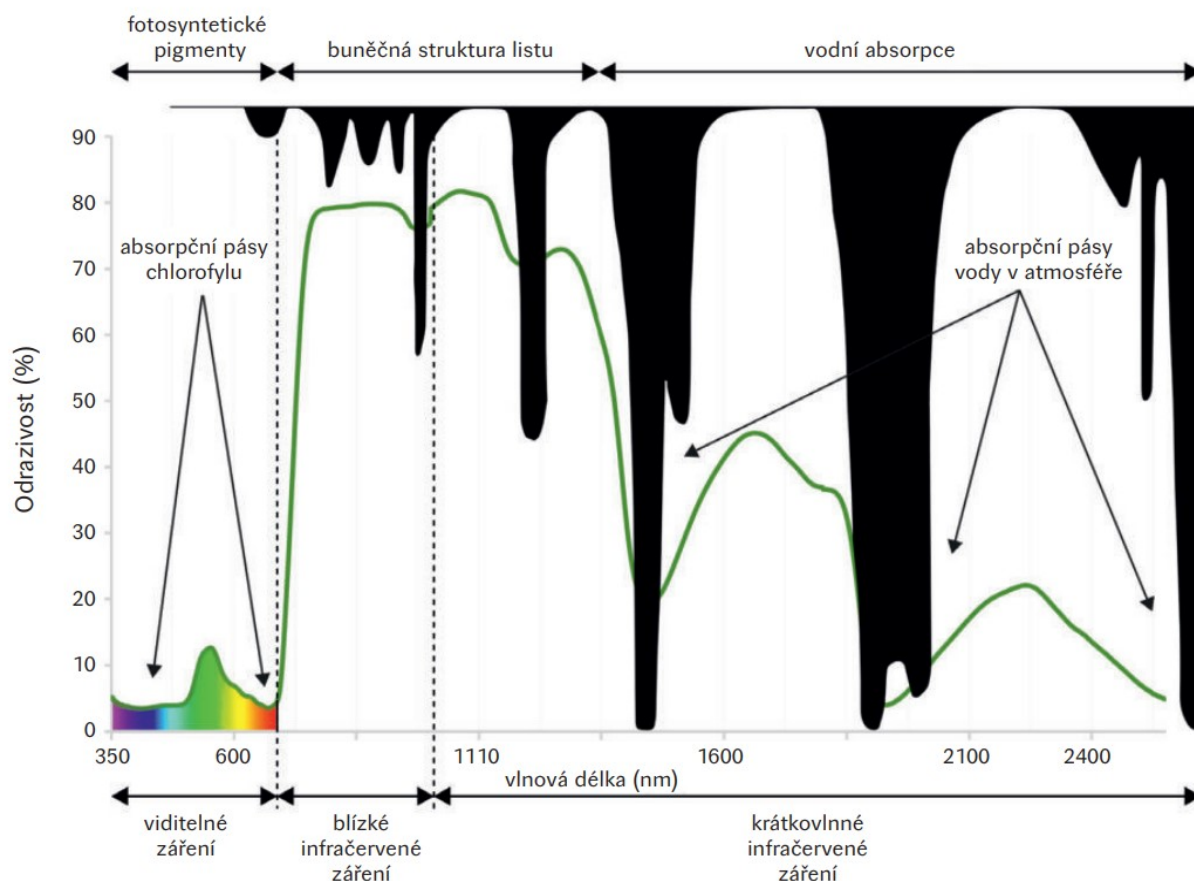
Obecně ale platí, že po náletu kůrovce obsah zelených fotosyntetických pigmentů postupně klesá, a to už v rámci zelené fáze napadení. Nedostatek vody způsobí snížení průduchové vodivosti, což přímo snižuje úroveň transpirace, zároveň to zamezuje přístupu CO₂ dovnitř listu, což následně zpomaluje nebo přímo znemožňuje fotosyntézu, a proto následně klesá fluorescence chlorofylu (Zweifel, Rigling, & Dobbertin, 2009). Strom tak po čase začne strádat i vlivem nedostatku primárních metabolitů a tím pádem energie (Abdullah, Skidmore, Darvishzadeh, & Heurich, 2019). Chlorofyly jsou na snížení obsahu vody a minerálních látek velmi citlivé a začínají degradovat z celé řady obsažených pigmentů jako první. Naopak karotenoidy, které jsou v jehlicích také běžně zastoupeny a plní zde úlohu zejména podpůrných fotosyntetických pigmentů a ochrany listu před nadměrným ozářením, nejsou na změnu obsahu vody a minerálních živin tolik citlivé, a proto v jehlicích setrvávají i po degradaci molekul chlorofylu. Jehlice tak postupně žloutne, protože se do popředí dostávají oranžová a žlutá barviva a ubývá chlorofylu. K podobnému procesu dochází v listech opadavých stromů v průběhu senescence během podzimu.

Právě změna poměru pigmentů v jehlicích vyvolává změnu spektrální odezvy jehlice – především odrazivosti, potažmo celého smrkového porostu, což je detekovatelné s využitím spektrometrů jak na úrovni monitoringu jednotlivých jehlic, tak na úrovni celého lesního porostu. Tato problematika je blíže popsána v následující kapitole: *4. Spektrální metody monitorování fyziologického stavu smrku ztepilého.*

Výše popsané biofyzikální změny na úrovni jehlic přímo ovlivňují míru odlistění (defoliace) koruny smrku a následně mortalitu stromu. Právě míra defoliace je považována za jeden z jednoznačných a nejčastěji využívaných indikátorů fyziologického stavu stromů. Dle manuálu (ICP Forests, 2020) je u zdravého stromu míra defoliace maximálně 10 %. Dle Zprávy o stavu lesa a lesního hospodářství ČR z roku 2020 je dlouhodobá míra defoliace mezi 25 a 60 % u přibližně 60 % smrků starších 59 let na území České republiky (Ministerstvo zemědělství ČR, 2021). Což jednoznačně vypovídá o velmi špatném zdravotním stavu českých smrkových lesů.

4 Spektrální metody monitorování fyziologického stavu smrku ztepilého

Elektromagnetické sluneční záření se při kontaktu s povrchem (například s vegetací) částečně pohlcuje – absorpance, částečně vegetací prochází – propustnost neboli transmitance a částečně se odráží – odrazivost neboli reflektance. Při využívání spektrálních metod k monitoringu stavu porostu je využíváno zejména záření odražené, protože fyziologický stav vegetace má přímý vliv na spektrální chování porostu, a právě odrazivost je možné pohodlně přístroji měřit. Pro studium tohoto chování je nejvíce relevantní se zaměřovat na záření o vlnových délkách z oblastí viditelného záření (VIS = anglicky „visible spectrum“, 400-750 nm), blízkého infračerveného záření (NIR = anglicky „near infrared“ 750-1200 nm) a krátkovlnného infračerveného záření (SWIR = anglicky „short-wave infrared“ 1200-2500 nm). Právě při studiu odraženého záření v těchto vlnových délkách jsou změny ve fyziologickém stavu vegetace nejvíce patrné.



Obrázek 9: Spektrální křivka odrazivosti zdravé vegetace – hlavní charakteristiky (Albrechtová, Kupková, Campbell, & kol., 2017)

Na Obrázku 9 je znázorněn podíl odraženého záření v % o konkrétních vlnových délkách které je odráženo od zdravé vegetace. Je zde patrné, že křivka zásadně kolísá, což je způsobeno zvýšenou absorpcí určitých vlnových délek. První snížení reflektance kolem 430–450 nm (odpovídá modrému světlu) je způsobeno zvýšenou absorpcí světla o těchto vlnových délkách

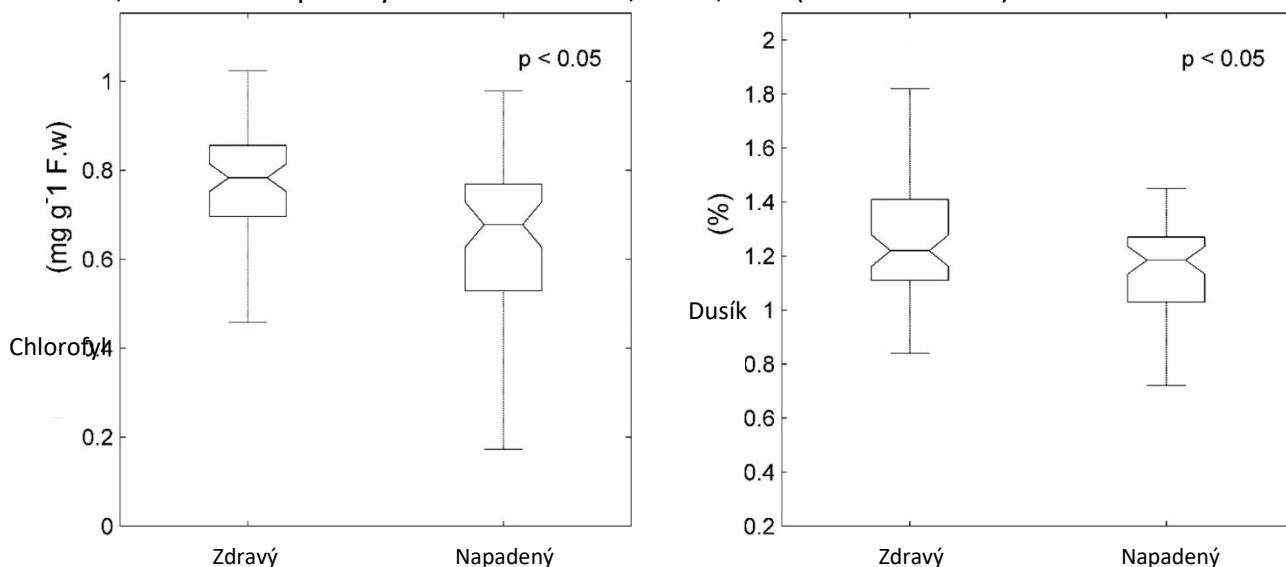
chlorofylem a, b a karotenoidy. Ze stejných důvodů klesá odrazivost světla o vlnových délkách kolem 650–660 nm (odpovídá červenému světlu). V intervalu 700–800 nm již v oblasti NIR dochází k prudkému nárůstu odrazivosti z důvodu mnohonásobného odrážení záření od buněčných stěn uvnitř listu. Tato oblast je nazývána jako červený okraj (neboli anglicky „red edge“) a hraje velkou roli při hodnocení fyziologického stavu rostlin zejména pak konkrétní pozice inflexního bodu červeného okraje (REIP – anglicky „red edge inflection point“). Čím více chlorofylu rostlina obsahuje, tím více je REIP posunut směrem k vyšším vlnovým délkám a naopak, čím méně chlorofylu, tím nižší jsou vlnové délky, ve kterých se REIP vyskytuje. Celková spektrální odezva vegetace je ale mimo jiné také závislá na množství vody, dusíku, celulózy nebo ligninu obsažených v jednotlivých listech. K významným poklesům odrazivosti také dochází při vlnových délkách 1400, 1900 a 2700nm, což je způsobeno zvýšenou absorpční schopností vody v těchto vlnových délkách (Albrechtová, Kupková, Campbell, & kol., 2017).

Měření spektrální křivky odrazivosti je řádově jednodušší a spolehlivější na úrovni jednotlivých jehlic při laboratorní spektroskopii v ideálních podmínkách. Při monitorování celého porostu na úrovni dálkového průzkumu Země (DPZ) je situace komplikovanější, protože je nutné uvažovat více faktorů, které měření ovlivňují (např. hustota a druhové složení porostu). Na druhou stranu pro laboratorní měření je nezbytné poměrně komplikovaně ranně napadené stromy vyhledávat, vzorek jehlic z vrcholků stromu odebírat (častý způsob je vystřelení šípů s vlascem do svrchní části koruny stromu a stržení osluněné větve, ze které je následně jehličí odebráno, nebo manuální odříznutí větve po vyšplhání na strom), nabrané vzorky v chladících boxech převážet a následně v krátkých časových úsecích v laboratoři analyzovat. Oproti tomu při monitorování celkového porostu pomocí například speciálně upravených dronů se jedná o bezkontaktní, pohodlnou a rychlou metodu, schopnou snímat rozsáhlé území. I z těchto důvodů existuje podstatně více vědeckých publikací zaměřených na DPZ než publikací zaměřených na změny v úrovni jednotlivých jehlic.

4.1 Případové studie detekce napadení smrku ztepilého kůrovcem na úrovni laboratorní spektroskopie

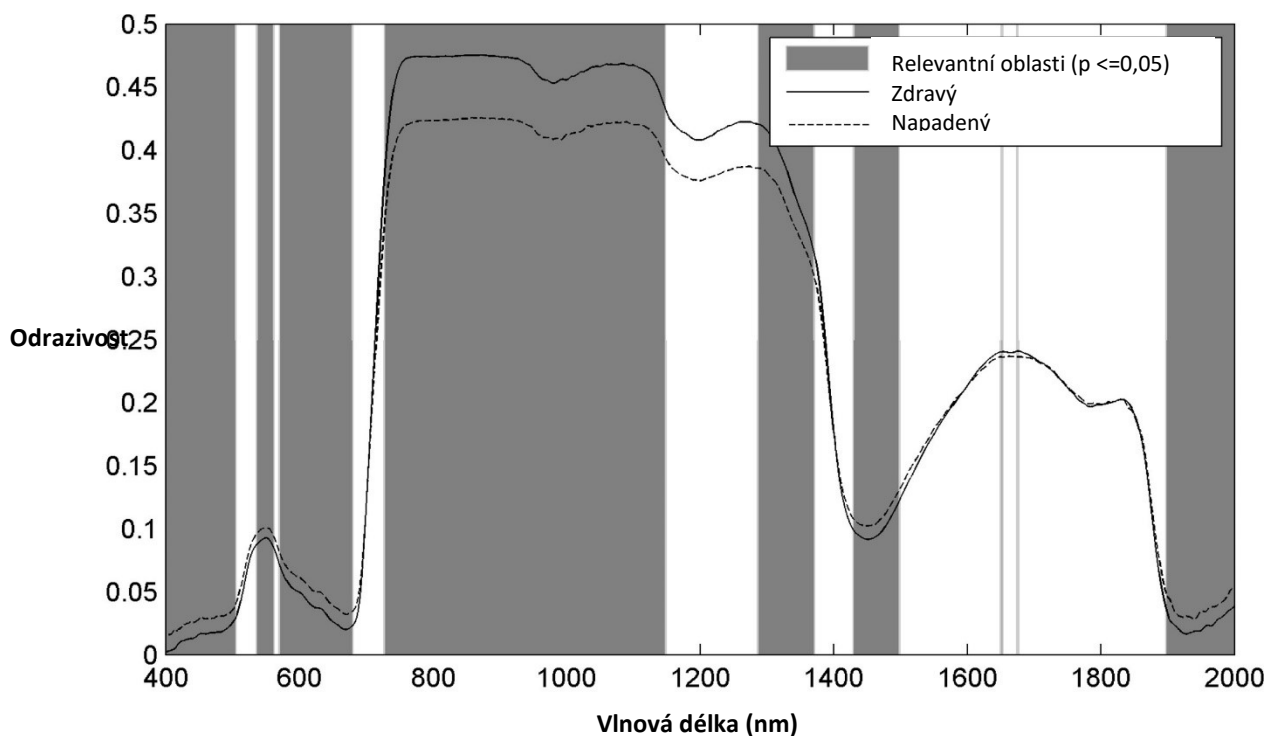
Vybrané biofyzikální změny v jehlicích smrku ztepilého v rámci zelené fáze napadení kůrovcem popsané v kapitole 3.3.1 velmi dobře na konkrétních datech ilustruje práce (Abdullah, Darvishzadeh, Skidmore, Groen, & Heurich, 2018), kdy se jejich vědecký tým zaměřil na popis toho, jak zelená fáze napadení ovlivňuje odrazivost listoví a jeho biochemické vlastnosti. Měření probíhalo v německém Národním parku Bavorský les, ve kterém v minulosti i v současnosti

mnohokrát docházelo z rozsáhlým útokům lýkožrouta. Jako vzorek dat bylo použito 66 zdravých a 54 čerstvě napadených smrků zteplých. Výsledky laboratorního měření prokázaly, že u zdravých listů byla celková koncentrace chlorofylu $0,766 \pm 0,140$ mg/g, zatímco u napadených listů to bylo $0,657 \pm 1,62$ mg/g. Koncentrace dusíku byla stanovena na $1,25 \pm 0,21$ % ve zdravých listech, zatímco u napadených listů klesla na $1,13 \pm 0,18$ % (viz. Obrázek 10).



Obrázek 10: Rozdělení naměřené koncentrace chlorofylu a dusíku pro zdravé a napadené jehličí. (Abdullah, Darvishzadeh, Skidmore, Groen, & Heurich, 2018)

Tyto změny v biochemickém složení listu měly za následek změnu v odrazivosti listu, což konkrétně popisuje Obrázek 11.

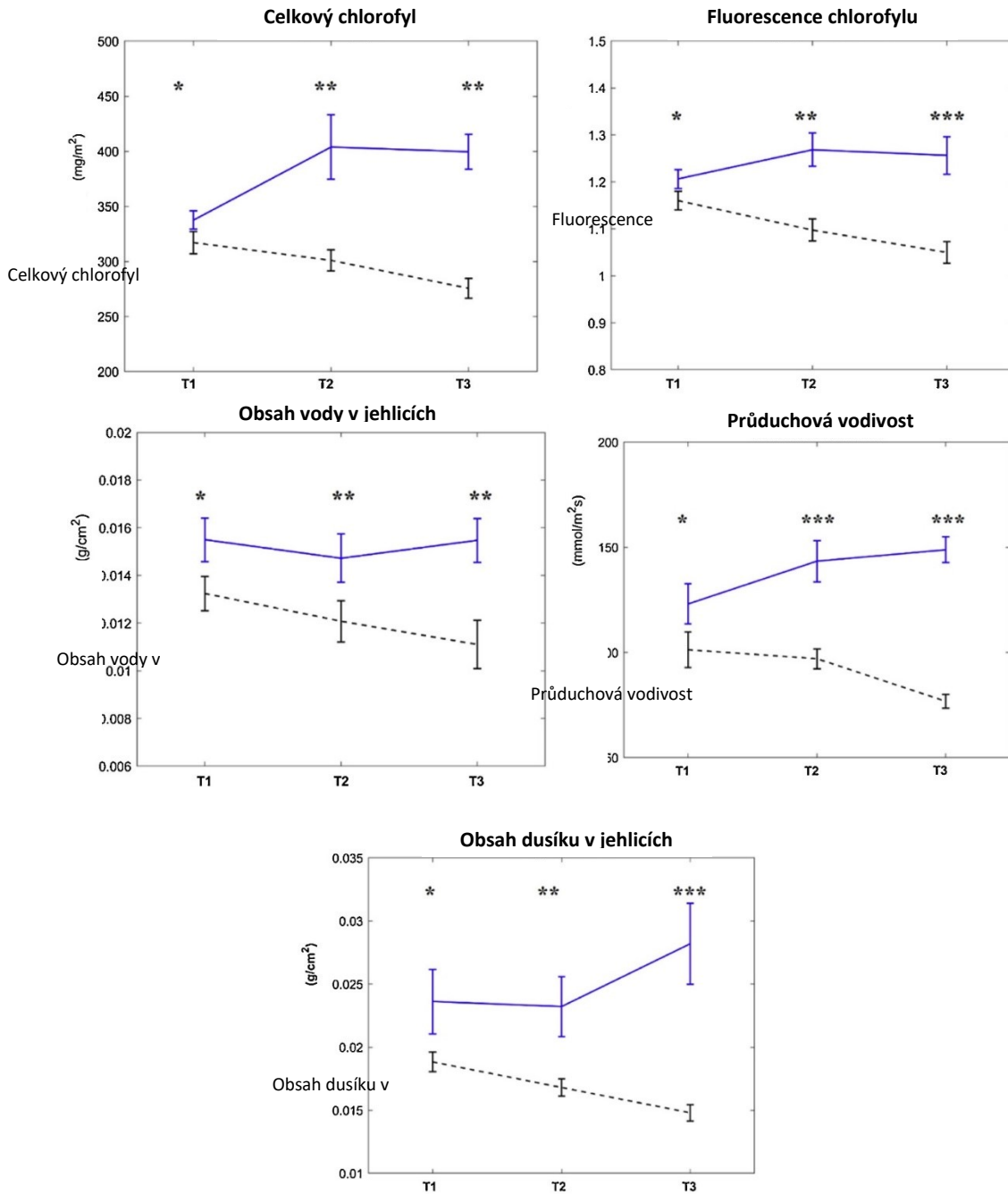


Obrázek 11: Spektrální křivka zdravých jehlic a jehlic ze stromu ve fázi zeleného napadení kůrovcem (Abdullah, Darvishzadeh, Skidmore, Groen, & Heurich, 2018)

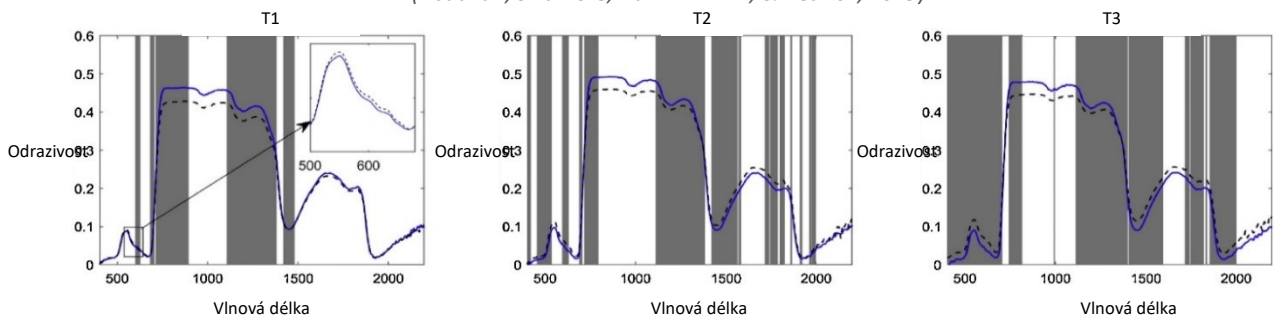
Výsledky ukazují, že odrazivost jehličí z napadených stromů se významně liší od zdravých jehlic ($p \leq 0,05$), zejména mezi vlnovými délkami 730 a 1370 nm. V oblasti VIS odrazivost jehlic napadených stromů vzrostla oproti stromu zdravému. To je způsobeno degradací chlorofylu, a tedy poklesu absorbance. Oproti tomu v NIR a SWIR (730-1370 nm) se odrazivost jehlic napadeného stromu výrazně snížila z důvodu změn vnitřní struktury jehlice v důsledku nedostatku vody. Významně odlišná spektra byla také ve dvou intervalech v krátkovlnné infračervené oblasti (1430–1500 nm a 1897–2000 nm) pravděpodobně z důvodu nízkého obsahu vody a dusíku v jehlicích. Z výsledků studie je patrné, že v oblasti mezi 730–790 nm (označována jako red edge) byly zaznamenány nejrelevantnější změny v odrazivosti. Proto má velký potenciál se na tuto oblast zaměřit v dalším výzkumu.

Další výzkum na stejné lokalitě objasnil časovou dynamiku optických a biochemických změn v jehlicích smrku po napadení kůrovcem (Abdullah, Skidmore, Darvishzadeh, & Heurich, 2019). V tomto případě se rovněž jednalo o laboratorní analýzy jehlic zdravých a časně napadených smrků zteplých z Národního parku Bavorský les. Odběr vzorků probíhal ve třech časových intervalech: T1 = 15.5.-1.6, T2 = 2.6.-18.6., T3 = 20.6.-10.7. 2015. Data opět prokázala významný pokles obsahu celkového chlorofylu konkrétně z průměrných hodnot 337, 403 a 399 mg/m² v časech T1, T2 a T3, v tomto pořadí, na průměrný obsah celkového chlorofylu 317, 301 a 275 mg/m² v časech T1, T2 a T3 v daném pořadí. Dále došlo ke znatelnému poklesu i všech dalších zkoumaných veličin (fluorescence chlorofylu, celkový obsah vody, průduchová vodivost a celkový obsah dusíku) v průběhu času po napadení kůrovcem. Veškeré údaje jsou znázorněny v Obrázku 12. V důsledku těchto změn postupně docházelo ke změnám ve spektrální křivce odrazivosti jehlic viz. Obrázek 13.

Z naměřených dat vyplývá, že rozdíl ve spektrech odrazivosti mezi zdravými vzorky a vzorky z napadených stromů se s časem postupně prohluboval. Studie také prokázala, že nejčasnějším obdobím, kdy spektrální rozdíl mezi napadenými a zdravými porosty vrcholí, je v podmínkách studovaných porostů v Bavorském národním parku polovina června až začátek července (toto je ovšem ovlivněné podmínkami studované lokality a na jiných se časové intervaly mohou nepatrně lišit).



Obrázek 12: Časová dynamika biofyzikálních a optických změn v jehlicích smrku po napadení kůrovcem Fialová plná čára= zdravý strom, přerušovaná čára = napadený strom; T1 = 15.5.-1.6, T2 = 2.6.-18.6., T3 = 20.6.-10.7. (Abdullah, Skidmore, Darvishzadeh, & Heurich, 2019)



Obrázek 13: Vývoj spektrální křivky odrazivosti jehlic smrku po napadení kůrovcem. Fialová plná čára= zdravý strom, přerušovaná čára = napadený strom; T1 = 15.5.-1.6, T2 = 2.6.-18.6., T3 = 20.6.-10.7.2015 (Abdullah, Skidmore, Darvishzadeh, & Heurich, 2019)

Výsledky této práce jsou v souladu se závěry některých dalších výzkumů prováděných na borovicích, například (Cheng, Rivarda, Sánchez-Azofeifa, Feng, & Calvo-Polanco, 2010), avšak ve studii prováděné na smrku Engelmannově (Foster, Walter, Shugart, Sibold, & Negron, 2017) označili za nejrelevantnější oblast pro identifikaci časného napadení kůrovcem SWIR.

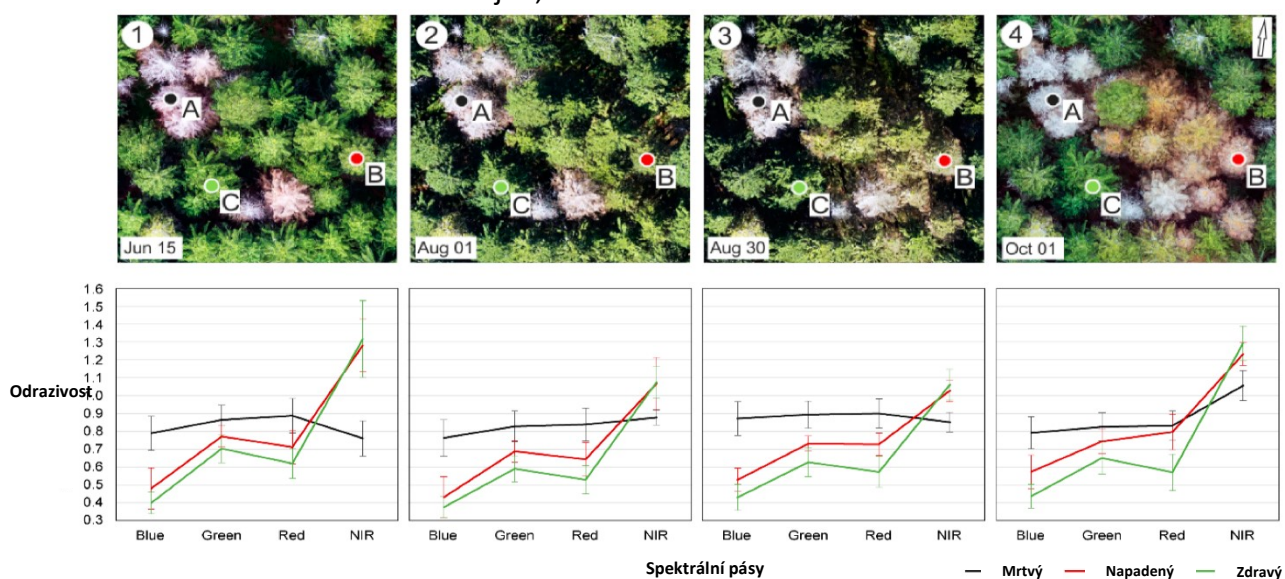
4.2 Případové studie detekce napadení smrku ztepilého kůrovcem na úrovni DPZ

Monitorování stavu smrkových porostů na úrovni dálkového průzkumu Země (DPZ) lze provádět na více úrovních. V současné době je prováděn intenzivní výzkum využití bezpilotních letounů (tzv. UAV zařízení – z anglického „unmanned automated vehicle“), nejčastěji dronů, a tato metoda začíná být na mnoha místech pro sběr dat využívána. Velkou výhodou využití UAV je cenová dostupnost (oproti dalším, níže popsaným metodám), poměrně velká přesnost, jelikož je porost snímán v malém měřítku s poměrně velkým rozlišením a dále, vzhledem k cenové dostupnosti, je možné snímkovat porost opakovaně a tím získávat přesnější data o vývoji fyziologického stavu porostů dřevin na různých stanovištích v lese. Na druhou stranu pomocí UAV je reálné snímat pouze jednotlivé menší plochy. Pro mapování rozsáhlejších území (jednotlivých krajů či států) jsou využívána satelitní data. Přesnost a tím pádem potenciál využití těchto dat se odvíjí od druhu satelitu (Jakuš, a další, 2015). V rámci výzkumu fyziologického stavu porostů jsou nejvíce využívána data ze satelitů LANDSAT (rozlišení 30 m, 7 spektrálních pásem) (Landsat Science, 2022), SENTINEL-2 (rozlišení 10 m, 13 spektrálních pásem) (Sentinel Online, 2022), RapidEye (rozlišení 5 m, 5 spektrálních pásem) (RapidEye, 2022), SPOT 7 (rozlišení 1,5 m, 4 spektrální pásma) (SPOT 7, 2022) nebo WorldView-2 (rozlišení 1,8 m, 8 spektrálních pásem) (WorldView-2, 2022). Obecně platí, že čím lepší (nižší) rozlišení, tím přesnější jsou výsledky, ale zároveň tím nákladnější měření je. Poslední studie ukazují, že pro získání co nerelevantnějších výsledků je dobré využívat zařízení s prostorovým rozlišením menším než 4 m (Zabihi, Surovy, Trubin, Singh, & Jakuš, 2021).

Měření na úrovni DPZ je mnohdy snáze proveditelné oproti laboratorním metodám, ale získaná data je podstatně náročnější vyhodnocovat, jelikož jejich přesnost je velmi často ovlivněna celou řadou faktorů. Zejména se jedná o faktor prostorový, faktor spektrálního a časového rozlišení a typ použitého modelu a také různá atmosférická korekce (Zabihi, Surovy, Trubin, Singh, & Jakuš, 2021). Aby bylo možné získaná různorodá data vyhodnotit a vzájemně mezi sebou porovnávat, je nutné satelitní data validovat porovnáním se vzorky odebranými z terénu nebo je možné využít celé řady spektrálních vegetačních indexů. Vegetační index je výsledek většinou velmi jednoduché matematické operace mezi obvykle dvěma či více získanými

hodnotami odrazivosti. Pro hodnocení fyziologického stavu porostů jsou často využívány indexy citlivé na změnu fotosyntetických barviv (NDVI = normalizovaný rozdílový vegetační index, z anglického „normalized differentiation vegetation index“, GNDVI = zelený normalizovaný rozdílový vegetační index z anglického „green normalized difference vegetation index“, GI = index zelenosti, z anglického „green index“, GRVI = green red vegetační index, , RENDVI = normalizovaný rozdílový vegetační index červeného okraje, z anglického „red-edge normalized difference vegetation index“, NDRE = normalizovaný rozdílový index červeného okraje, z anglického „normalized difference red-edge index“) a nebo indexy zohledňující obsah vody v listech (DWSI = index stresu z nedostatku vody, z anglického „disease-water stress index“, NDWI = normalizovaný rozdílový vodní index, z anglického „normalized difference water index“, LWCI = index obsahu listové vody, z anglického „leaf water content index“, RDI = poměrový index sucha, z anglického „ratio drought index“). Podrobnější popis a vzorce pro výpočet jednotlivých indexů uvedeny v práci (Zabihi, Surovy, Trubin, Singh, & Jakuš, 2021).

Výsledky některých studií, ve kterých bylo ke sběru dat využito UAV zařízení, například nedávná studie prováděná v Krkonoších (Klouček, a další, 2019), ukazují, že napadené stromy lze s poměrně uspokojivou přesností identifikovat i s využitím velmi zjednodušených a dostupných zařízení. V této studii (Klouček, a další, 2019) byl ke snímání využit běžný komerčně dostupný fotoaparát schopný snímat i infračervené spektrum, dodatečně opatřený filtrem pro odfiltrování viditelného spektra a druhý fotoaparát snímající právě viditelnou část spektra. Ze získaných dat je jasně patrný rozdíl ve spektrální odezvě zdravého, napadeného a odumřelého stromu v rámci časového horizontu od června do října, viz. Obrázek 14.



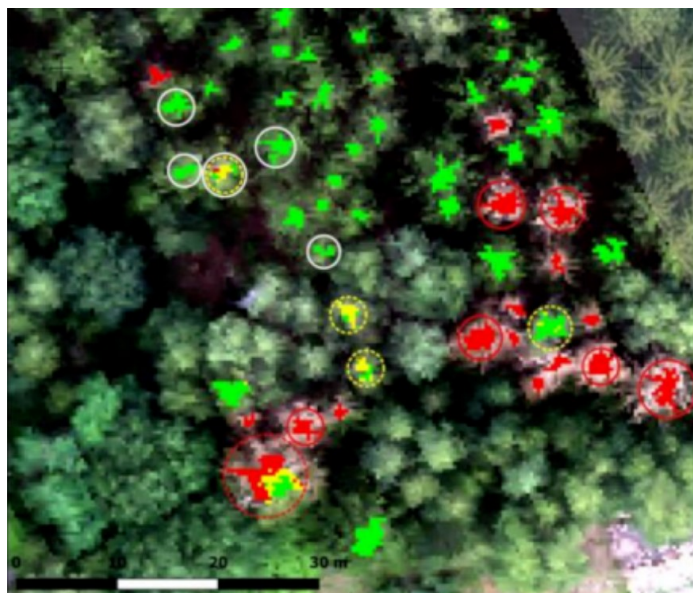
Obrázek 14: Spektrální křivky časové řady zachycené v různých fázích napadení kůrovcem, zobrazující mrtvé (šedá, A), napadené (červená, B) a zdravé (zelená, C) stromy v průběhu sezóny.

Snímek 1 a graf odrazivosti pod ním odpovídá datu 15.6, snímek 2 datu 1.8, snímek 3 datu 30.8 a snímek 4 datu 1.10. (Klouček, a další, 2019)

Tato získaná spektrální data byla dále zpracována a byla využita k výpočtu vybraných vegetačních indexů (GI, GRVI, NDVI, GNDVI), pomocí kterých byly identifikovány napadené stromy. Jednotlivé indexy jsou vypočítávány s využitím dat z různých vlnových délek, a proto se přesnost indexů vzájemně trochu odlišuje. Konkrétně se v této studii podařilo napadené stromy identifikovat s přesností: na základě indexu GI 78 %–96 %, NDVI 70 %–94 % a GNDVI 60 %–92 %, kdy krátce po napadení byla přesnost nižší v porovnání s pokročilejšími fázemi poškození smrku.

Výsledky této práce jsou v souladu s dříve zmiňovanou prací (Abdullah, Darvishzadeh, Skidmore, Groen, & Heurich, 2018), kdy bylo měření prováděno na laboratorní úrovni. I přes neprofesionální, běžně komerčně dostupné vybavení se v této studii podařilo napadené stromy identifikovat s poměrně dobrou přesností ve fázi zeleného napadení a ještě ve chvíli, kdy se ve stromech nacházely kukly brouka (konkrétní časové údaje patrné z obrázku 14 úplně nekorespondují s klasickým časovým průběhem napadení popsaným dříve – Obrázek 8 – z důvodu, že měření probíhalo ve vyšších nadmořských výškách a vývoj kůrovce zde začíná později a probíhá pomaleji, než v nižších nadmořských výškách). To je důležité zjištění, protože by tato metoda mohla být plošně využívána ke včasné identifikaci kůrovcem napadených stromů.

S využitím specializovaných moderních přístrojů s vysokou přesností měření však lze čerstvě napadené smrky identifikovat i s vyšší přesností. To ukazuje studie (Hellwig, a další, 2021), ve které byla k měření použita kamera s rozsahem 400–1000 nm a prostorovým rozlišením 0,3 m. Zároveň byly ve studii pro vyhodnocení dat nové indexy HySpex Index 1 ($HI_1 = (R_{752,52} - R_{730,67}) / 2$) a HySpex Index 2 ($HI_2 = (R_{737,96} - R_{723,39}) / 2$) (R= odrazivost), které jsou vypočítávány na základě dat odrazivosti v oblasti červeného okraje, což je dle řady autorů, např. (Zabihi, Surovy, Trubin, Singh, & Jakuš, 2021) a (Abdullah, Darvishzadeh, Skidmore, Groen, & Heurich, 2018) nejrelevantnější oblast pro včasnou identifikaci napadení. Ukázalo se, že tyto indexy, a zejména index HI_1 , jsou lepší než ostatní běžně používané indexy a dosahují velmi vysoké přesnosti (98,84 %) při validaci s terénními daty a dokáže včas identifikovat velkou část napadených smrků.



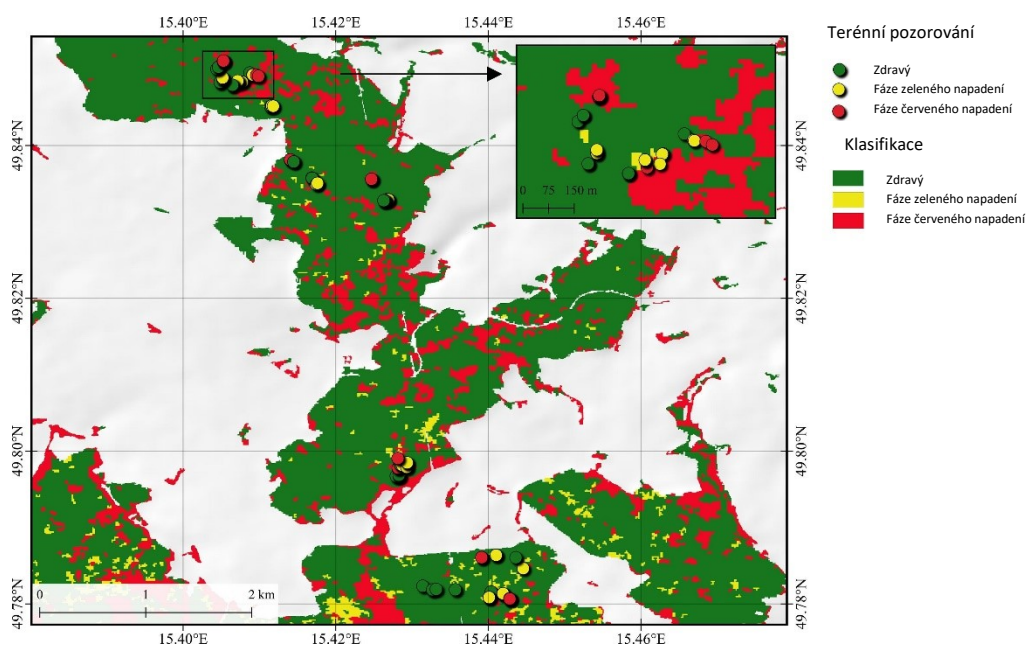
Obrázek 15: Stav smrků zobrazený pomocí indexu HI_1

Jedná se o snímek pořízený 8.7., červeně zvýrazněné stromy jsou v šedé fázi napadení kůrovcem, žluté stromy jsou v zeleném stádiu napadení kůrovcem a zelené stromy jsou zdravé. Stromy v bílém kruhu systémem vyhodnotil, jako pravděpodobně napadené. Což se v budoucnu ukázalo jako pravda (Hellwig, a další, 2021).

V současné době probíhají také výzkumy využívající UAV, které se snaží počáteční fázi napadení kůrovce detekovat na základě zvýšené koncentrace těkavých monoterpenů v ovzduší (Paczkowski, a další, 2021). Laboratorní experimenty ukazují, že tato metoda má rovněž velký potenciál.

Metody využívající malá bezpilotní zařízení jsou však schopna kůrovcem napadené stromy detekovat pouze ze vzdálenosti několika desítek metrů, tím pádem v jsou využitelná v měřítku na úrovni jednotlivého lesa. S využitím satelitů však vzniká možnost hodnocení fyziologického stavu lesa v řádově větších měřítcích. Satelitní data se již běžně využívají k mapování úmrtnosti stromů, tedy k detekci zejména šedivé fáze kůrovcového napadení (Zimmermann & Hoffmann, 2020). Potenciál satelitů Sentinel-2 a Landsat-8 byl studován v rámci detekce napadení v zelené fázi (Abdullah, Skidmore, Darvishzadeh, & Heurich, 2018). Byla získaná družicová data porovnáována s výsledky laboratorní analýzy stavu jehlic smrku ztepilého v Národním parku Bavorský les. Při vyhodnocování byly využity standardní vegetační indexy NDVI, NDWI, NDRE atd. Výsledky studie ukazují, že pomocí družice Sentinel-2 byly smrky v zelené fázi napadení kůrovcem identifikovány s úspěšností 67 % a pomocí družice Landsat-8 s úspěšností 36 %. Větší potenciál v této oblasti má tedy zejména evropský satelit Sentinel-2, především kvůli nižšímu prostorovému rozlišení oproti americkému satelitu Landsat-8. Data ze satelitu Sentinel-2 byla použita i ve studii (Bárta, Lukeš, & Homolová, 2021), která se zaměřila na monitorování území na Vysočině. Studie potvrdila, že data odrazivosti z oblasti červeného okraje a SWIR jsou nejrelevantnější, dále se prokázalo, že u všech studovaných vegetačních indexů vykazovala sezónní změna vyšší potenciál pro identifikaci

napadených porostů spíše než jejich absolutní hodnota, přesnost klasifikace se na základě sezónní změny v čase zvyšovala. S využitím dat ze satelitu a informací získaných výpočtem a porovnáním vegetačních indexů bylo možné vytvořit plošný snímek znázorňující míru napadení smrkových porostů v krajině, viz. Obrázek 16. Již v době zelené fáze napadení bylo dosaženo přesnosti 78 % identifikace napadených stromů.



Obrázek 16: Mapa zobrazující jednotlivá stádia napadení kůrovcem ve vytyčeném zkoumaném území na Vysočině (Bárta, Lukeš, & Homolová, 2021)

Tyto údaje se přibližně shodují s mírou dosažené přesnosti identifikace, které bylo dosaženo v práci (Immitzer & Atzberger, 2014), kde pro monitorování porostu byly využity snímky z WorldView-2 a bylo dosaženo přesnosti 76 %.

Některé studie se také zaměřily na identifikaci napadeného smrku ale ještě před tím, než k útoku dojde. To je možné, protože i stresem oslabený strom má jinou spektrální odezvu než strom zcela zdravý. A právě stresované oslabené stromy kůrovci nejčastěji napadají. Touto myšlenkou se zabývá práce (Huo, Persson, & Lindberg, 2021), kde bylo prokázáno, že lze do jisté míry predikovat, jaké stromy budou v blízké budoucnosti napadeny a tato data lze použít k mapování a analýze časoprostorového šíření napadení lýkožroutem smrkovým.

Díky satelitním datům je možné snímat rozsáhlá území, i když s nižší přesností, a lokalizovat tak velké s určitou pravděpodobností zasažené plochy. Těchto dat lze dále využít a potenciálně zasažené plochy podrobněji monitorovat využitím UAV zařízení, které mají možnost detailněji snímat porost a s využitím vhodných spektrálních metod je možné napadené stromy identifikovat s velkou přesností.

5 Závěr

V důsledku současné klimatické změny v kombinaci s dnešním způsobem lesního hospodaření se potýkáme s masivní kůrovcovou kalamitou, která nemá v naší historii obdoby. Již byly vytěženy miliony m³ kůrovcem napadeného dřeva, což způsobilo velké hospodářské, ekonomické a nevyčíslitelné ekologické škody. V práci byla celá problematika shrnuta a byl v ní kladen důraz zejména na pochopení vzájemné interakce mezi smrkem a broukem. Lýkožrout smrkový napadá smrky v nižších polohách nejčastěji na přelomu dubna a května, celkový jeho vývoj trvá cca 6–10 týdnů v závislosti na okolních podmínkách. Během této doby dochází k řadě změn jak v anatomii, tak i ve fyziologickém fungování smrku. Je aktivováno množství obranných mechanismů s cílem brouka inhibovat. V důsledku zvýšeného toku energie a živin směrem k ochraně smrku a zároveň přímým působením kůrovce a jeho symbiontů dochází v těle smrku k zásadním změnám, například biofyzikální změny v jehlicích jako je snížení množství vody, pokles obsahu dusíku a degradace molekul chlorofylu způsobuje změnu odrazivosti listu.

Počáteční fázi napadení broukem nazýváme jako zelená fáze napadení, jakmile začne změna pigmentace jehlic být patrná pouhým okem, hovoříme o červené fázi napadení. Poslední stádium, kdy jehlice opadávají nazýváme šedé stádium. S využitím spektrálního měření odrazivosti jehlic je možné napadený strom detekovat již v zelené fázi, a tedy ve fázi, kdy je strom stále kolonizován a má smysl pro zamezení rozvoje kůrovcové kalamity daný strom kácet. V práci uvádím přehled případových studií, zaměřených na monitorování porostu na různých úrovních – od laboratorního měření jehlic, po monitoring jednotlivých smrkových porostů s využitím UAV zařízení, po satelitní snímkování velkoplošných území. Předložené studie demonstrují velký potenciál časně detekce napadení kůrovcem na všech zmíněných hierarchických úrovních. Při plošné aplikaci popsaných metod detekce, je možné proti kůrovcovým náletům efektivněji zasahovat a zpomalit či úplně zastavit jeho gradaci. To je spojeno se zamezením vzniku rozsáhlých škod a zlepšení celkové kondice krajiny. Na druhou stranu, vzhledem k vývoji antropogenních emisí oxidu uhličitého do atmosféry, kdy se nedaří dosáhnout poklesu emisí na globální úrovni, nemůžeme očekávat zmírnění působení stresorů klimatické změny, jako je sucho, vlny veder apod. na lesní porosty. Lesní porosty budou nadále vystaveny významné zátěži stresových faktorů klimatické změny a pěstování smrku v nepůvodních oblastech a v monokulturách je třeba přehodnotit a odumřelé porosty nahrazovat smíšenými porosty odolnějších druhů dřevin, aby bylo šíření kůrovce a jiného fytofágního hmyzu omezeno.

6 Citovaná literatura

- Abdullah, H., Darvishzadeh, R., Skidmore, A. K., Groen, T. A., & Heurich, M. (2018). European spruce bark beetle (*Ips typographus*, L.) green attack affects foliar reflectance and biochemical properties. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 199-209.
- Abdullah, H., Skidmore, A. K., Darvishzadeh, R., & Heurich, M. (2018). Sentinel-2 accurately maps green-attack stage of European spruce bark beetle (*Ips typographus*, L.) compared with Landsat-8. *Remote Sensing in Ecology and Conservation*, 87-106.
- Abdullah, H., Skidmore, A. K., Darvishzadeh, R., & Heurich, M. (2019). Timing of red-edge and shortwave infrared reflectance critical for early stress detection induced by bark beetle (*Ips typographus*, L.) attack. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*.
- Adams, H. D., Zeppel, M. J., Anderegg, W. R., & Hartmann, H. (2017). A multi-species synthesis of physiological mechanisms in drought-induced tree mortality. *Nature Ecology & Evolution*, 1285-1291.
- Albrechtová, J., Kupková, L., Campbell, P. K., & kol. (2017). *Metody hodnocení fyziologického stavu smrkových porostů*. Praha: Česká geografická společnost.
- Anderegg, W. R., Hicke, J. A., Fisher, R. A., Allen, C. D., Aukema, J., Bentz, B., . . . McDowell, N. (2015). Tree mortality from drought, insects, and their interactions in a changing climate. *New Phytologist*, 674-683.
- Baier, P., Führer, E., Kirisits, T., & Rosner, S. (2002). Defence reactions of Norway spruce against bark beetles and the associated fungus *Ceratocystis polonica* in secondary pure and mixed species stands. *Forest Ecology and Management*, 73-86.
- Bárta, V., Lukeš, P., & Homolová, L. (2021). Early detection of bark beetle infestation in Norway spruce forests of Central Europe using Sentinel-2. *International Journal of Applied Earth Observation and Geoinformation*, 102335.
- 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*, 602-613.
- Colombari Fernanda, S. M. (2013). Spatio-temporal dynamics of an *Ips acuminatus* outbreak and implications for management. *Agricultural & Forest Entomology*, 34-42.

- Čada, V., Šantrůčková, H., Šantrůček, J., Kubištová, L., Seedre, M., & Svoboda, M. (2016). Complex Physiological Response of Norway Spruce to Atmospheric Pollution - Decreased Carbon Isotope Discrimination and Unchanged Tree Biomass Increment. *FRONTIERS IN PLANT SCIENCE*.
- Čermák, P., Mikita, T., & Kadavý, J. (2016). Jaká je budoucnost hospodaření se smrkem v období předpokládaných klimatických změn? *Problémy dlouhodobé udržitelnosti pěstování smrkových porostů v hospodářských lesích na území chráněných krajinných oblastí*. Rožmitál pod Třemšínem: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- DeRose, R. J., Bekker, M. F., & Long, J. N. (2017). Traumatic resin ducts as indicators of bark beetle outbreaks. *CANADIAN JOURNAL OF FOREST RESEARCH*, 1168-1174.
- Destatis, S. B. (2021). Land- und Forstwirtschaft, Fischerei.
- Engardt, M., Simpson, D., Schwikowski, M., & Granat, L. (2017). Deposition of sulphur and nitrogen in Europe 1900–2050. Model calculations and comparison to historical observations. *TELLUS SERIES B-CHEMICAL AND PHYSICAL METEOROLOGY*.
- Faccoli, M., & Schlyter, F. (2007). Conifer phenolic resistance markers are bark beetle antifeedant semiochemicals. *Agricultural and Forest Entomology*, 237-245.
- Farmer, E. E., & Ryan, C. A. (1990). Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proc Natl Acad Sci U S A.*, 7713-7716.
- Foster, A. C., Walter, J. A., Shugart, H. H., Sibold, J., & Negron, J. (2017). Spectral evidence of early-stage spruce beetle infestation in Engelmann spruce. *Forest Ecology and Management*, 347-357.
- Franceschi, V. R., Krokene, P., Christiansen, E., & Krekling, T. (2005). Anatomical and chemical defenses of conifer bark against bark beetles and other pests. *New Phytologist*, 353-376.
- Gandhi, K., & Hofstetter, R. (2021). *Bark Beetle Management, Ecology, and Climate Change*. San Diego: Elsevier Science & Technology.
- Hammerbacher, A., Wright, L. P., & Gershenson, J. (2020). Spruce Phenolics: Biosynthesis and Ecological Functions. V I. M. Porth, & A. R. Torre, *The Spruce Genome* (stránky 193-214). Ilga M. Porth and Amanda R. De la Torre.
- Hanewinkel, M., Cullmann, D., Schelhaas, M., Nabuurs, G., & Zimmermann, N. (2013). Climate change may cause severe loss in the economic value of European forest land. *Nature Climate Change*, 203.
- Hellwig, F., Stelmaszczuk-Górska, M., Dubois, C., Wolsza, M., Truckenbrodt, S., Sagichewski, H., . . . Schmullius, C. (2021). Mapping European Spruce Bark Beetle Infestation at Its Early

- Phase Using Gyrocopter-Mounted Hyperspectral Data and Field Measurements. *Remote Sensing*, 4659.
- Hietz, P., Baier, P., Offenthaler, I., Fuhrer, E., Rosner, S., & Richter, H. (2005). Tree temperatures, volatile organic emissions, and primary attraction of bark beetles. *PHYTON-ANNALES REI BOTANICAE*, 341-354.
- Hlasny, Zimova, Merganicova, Stepanek, Modlinge, & Turcani. (2021). Devastating outbreak of bark beetles in the Czech Republic: Drivers, impacts, and management implications. *FOREST ECOLOGY AND MANAGEMENT*.
- Hoch, G., & Steyrer, G. (2021). The ongoing outbreak of *Ips typographus* in Northern Austria. *FORESTS' FUTURE 2021*. Forestry and Game Management Research Institute.
- Huang, J., Kautz, M., Trowbridge, A., Hammerbacher, A., Raffa, K., Adams, H., . . . Meddens, A. (2019). Tree defence and bark beetles in a drying world: carbon partitioning, functioning and modelling. *New Phytologist*, stránky 26-36.
- Huo, L., Persson, H. J., & Lindberg, E. (2021). Early detection of forest stress from European spruce bark beetle attack, and a new vegetation index: Normalized distance red & SWIR (NDRS). *Remote Sensing of Environment*, 112240.
- Hýsek, Š., Löwe, R., & Turčáni, M. (2021). What Happens to Wood after a Tree Is Attacked by a Bark Beetle? *Forests*.
- Cheng, T., Rivarda, B., Sánchez-Azofeifa, A., Feng, J., & Calvo-Polanco, M. (2010). Continuous wavelet analysis for the detection of green attack damage due to mountain pine beetle infestation. *Remote Sensing of Environment*, 899-910.
- ICP Forests. (2020). *International Co-operative Programme on Assessment and Monitoring of Air Pollution Effects on Forests*. Načteno z <http://icp-forests.net/page/icp-forests-manual>
- Immitzer, M., & Atzberger, C. (2014). Early Detection of Bark Beetle Infestation in Norway Spruce (*Picea abies*, L.) using WorldView-2 Data Photogramm. *Geoinformation*, 351-367.
- Jakuš, R., Blaženec, M., Gurstev, A., Holuša, J., Hroščo, B., Křenová, Z., . . . Slivinský, J. (2015). *Princípy ochrany dospelých smrekových porastov pred podkorným hmyzom*. Ústav ekológie lesa, Slovenská akadémia vied.
- Jakuš, R., Cudlín, P., Slivinský, J., Mezei, P., Majdák, A., & Blaženec, M. (2015). *Hodnotenie zdravotného stavu smreka vo vzťahu k náletu podkôrneho hmyzu a k odumieraní lesa*. Slovenská akadémia vied.
- Jaworski, T., Jabłoński, T., Skrzecz, I., & Grodzki, W. (2021). Current state of bark beetle outbreaks in Poland. *FORESTS' FUTURE 2021*. Forestry and Game Management Research institute.

- Jeger, M., Bragard, C., Caffier, D., Candresse, T., & al., e. (2017). Pest categorisation of *Ips cembrae*. *EFSA Journal*.
- Jeger, M., Bragard, C., Caffier, D., Candresse, T., & Chatzivassiliou, E. (2017). Pest categorisation of *Ips duplicatus*. *EFSA Journal*.
- Jeger, M., Bragard, C., Caffier, D., Candresse, T., Chatzivassiliou, E., & al., e. (2017). Pest categorisation of *Ips amitinus*. *EFSA Journal*.
- Jönsson, A. M., Appelberg, G., Harding, S., & Barring, L. (2009). Spatio-temporal impact of climate change on the activity and voltinism of the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *GLOBAL CHANGE BIOLOGY*, 486-499.
- Kelsey L. Jones, V. A. (2019). Factors influencing dispersal by flight in bark beetles (Coleoptera: Curculionidae: Scolytinae): from genes to landscapes. *Canadian Journal of Forest Research*.
- Kindlmann, P., Matějka, K., & Doležal, P. (2012). *Lesy Šumavy, lýkožrout a ochrana přírody*. Praha: Univerzita Karlova v Praze.
- Kjøller, R., Nilsson, L.-O., Hansen, K., Schmidt, I. K., Vesterdal, L., & Gundersen, P. (2012). Dramatic changes in ectomycorrhizal community composition, root tip abundance and mycelial production along a stand-scale nitrogen deposition gradient. *New Phytologist*, 278-286.
- Klouček, T., Komárek, J., Surový, P., Hrach, K., Janata, P., & Vašíček, B. (2019). The Use of UAV Mounted Sensors for Precise Detection of Bark Beetle Infestation. *Remote Sensing*, 1561.
- Krokene, P. (2015). Conifer Defense and Resistance to Bark Beetles. V F. E. Vega, & R. W. Hofstetter, *Bark Beetles Biology and Ecology of Native and Invasive Species* (stránky 177-207).
- Krokene, P., Nagy, N. E., & Solheim, H. (2008). Methyl jasmonate and oxalic acid treatment of Norway spruce: anatomically based defense responses and increased resistance against fungal infection. *Tree Physiology*, 29-35.
- kurovcovamapa.cz*. (2022). Načteno z Mapa ploch s rizikem šíření kůrovců: <https://www.kurovcovamapa.cz/>
- Landsat Science*. (2022). Načteno z NASA Landsat Science: <https://landsat.gsfc.nasa.gov/>
- Lawrence R. Kirkendall, M. F. (2010). Bark beetles and pinhole borers (Curculionidae, Scolytinae, Platypodinae) alien to Europe. *ZooKeys* 56.
- Lhotáková, Z., Kopačková-Strnadová, V., Oulehle, F., Homolová, L., Neuwirthová, E., Švik, M., . . . Albrechtová, J. (2021). Foliage Biophysical Trait Prediction from Laboratory Spectra in

- Norway Spruce Is More Affected by Needle Age Than by Site Soil Conditions. *Remote sensing*.
- Liberak, M. (1924). *Kornik w lasach polskich Tatr. Nakładem Związku Podhalańskiego w Nowym Targu*.
- Lobinger, G. (1996). *Variations in sex ration during an outbreak of Ips typographus in Southern Bavaria*. Berlin : Blackwell Wissenschafts-Verlag.
- Lubojacký, J., Knížek, M., & Liška, J. (2018). Symptomy napadení stromů kůrovci ve smrkových porostech. *Lesnická Práce*.
- Lubojacký, J., Knížek, M., & Liška, J. (2018). Symptomy napadení stromů kůrovci ve smrkových porostech. *Lesnická práce*.
- Mann, A., & Davis, T. (2021). Entomopathogenic fungi to control bark beetles: a review of ecological recommendations. *PEST MANAGEMENT SCIENCE*, stránky 3841-3846.
- Martin, D., Tholl, D., Gershenzon, J., & Bohlmann, J. (2002). Methyl Jasmonate Induces Traumatic Resin Ducts, Terpenoid Resin Biosynthesis, and Terpenoid Accumulation in Developing Xylem of Norway Spruce Stems. *Plant Physiology*, 1003-1018.
- Metelka, L., & Tolasz, R. (2009). *Klimatické změny: fakta bez mýtů*. Praha: Univerzita Karlova v Praze, Centrum pro otázky životního prostředí.
- Ministerstvo zemědělství ČR. (11 2021). Zpráva o stavu lesa a lesního hospodářství České republiky v roce 2020. Česká republika: Ministerstvo zemědělství ČR.
- Moravčík, M., Kovalčík, M., Kunca, A., Schwarz, M., Longauerova, V., Pajtík, J., . . . Oravec, M. (2021). *Správa o lesnom hospodárstve v Slovenskej republike za rok 2020 - ZELENÁ SPRÁVA*. Ministerstvo pôdohospodárstva a rozvoja vidieka Slovenskej republiky, Národné lesnícke centrum ISBN: ISBN 978 - 80 - 8093 - 328 - 9.
- Nagy, N. E., Franceschi, V. R., Solheim, H., Krekling, T., & Christiansen, E. (2000). Wound-induced traumatic resin duct development in stems of Norway spruce (Pinaceae): anatomy and cytochemical traits. *American Journal of Botany*, 302-313.
- Netherer, S., Kandasamy, D., Jirosová, A., Kalinová, B., Schebeck, M., & Schlyter, F. (2021). Interactions among Norway spruce, the bark beetle Ips typographus and its fungal symbionts in times of drought. *Journal of Pest Science*, 591-614.
- Netherer, S., Panassiti, B., Pennerstorfer, J., & Matthews, B. (2019). Acute Drought Is an Important Driver of Bark Beetle Infestation in Austrian Norway Spruce Stands. *Frontiers in forests and global change*, 39.

- Paczkowski, S., Datta, P., Irion, H., Paczkowska, M., Habert, T., Pelz, S., & Jaeger, D. (2021). Evaluation of Early Bark Beetle Infestation Localization by Drone-Based Monoterpene Detection. *Forests*, 228.
- Pettit, J. M., Voelker, S. L., DeRose, R. J., & Burton, J. I. (2020). Spruce beetle outbreak was not driven by drought stress: Evidence from a tree-ring iso-demographic approach indicates temperatures were more important. *Global Change Biology*, 5829-5843.
- Pfeffer, A. (1989). *Kůrovcovití Scolytidae a jádrohlodovití Platypodidae*. Praha: Academia.
- Raffa, K. F. (2014). Terpenes Tell Different Tales at Different Scales: Glimpses into the Chemical Ecology of Conifer - Bark Beetle - Microbial Interactions. *Journal of Chemical Ecology*, 1-20.
- RapidEye. (2022). Načteno z ESA Earth online: <https://earth.esa.int/eogateway/missions/rapideye>
- Rosner S., F. E. (2002). The significance of lenticels for successful Pityogenes chalcographus (Coleoptera : Scolytidae) invasion of Norway spruce trees [Picea abies (Pinaceae)]. *TREES-STRUCTURE AND FUNCTION*, 497-503.
- Seidl, R., Muller, J., Hothorn, T., Bassler, C., Heurich, M., & Kautz, M. (2016). Small beetle, large-scale drivers: how regional and landscape factors affect outbreaks of the European spruce bark beetle. *Journal of Applied Ecology*, 530-540.
- Sentinel Online. (2022). Načteno z ESA Sentinel Online: <https://sentinel.esa.int/web/sentinel/home>
- Seybold, S., Bohlmann, J., & Raffa, K. (2000). Biosynthesis of coniferophagous bark beetle pheromones and conifer isoprenoids: evolutionary perspective and synthesis. *Canadian entomologist*, 697-753.
- Schiebe, C., Hammerbacher, A., Birgersson, G., Witzell, J., Brodelius, P. E., Gershenson, J., . . . Schlyter, F. (2012). Inducibility of chemical defenses in Norway spruce bark is correlated with unsuccessful mass attacks by the spruce bark beetle. *OECOLOGIA*, 183-198.
- Schlyter, F. (1985). *Aggregation pheromone system in the spruce bark beetle Ips typographus*. Lund: University of Lund.
- Skuhřavý, V. (2002). *Lýkožřout smrkový a jeho kalamity*. Praha: Agrospoj s.r.o.
- Skuhřavý, V., & Šrot, M. (1988). Kalamita lýkožřouta smrkového v letech 1982-1986. *Lesnická práce*, 263-269.

- Sommerfeld, A., Rammer, W., Heurich, M., Hilmers, T., Müller, J., & Seidl, R. (2020). Do bark beetle outbreaks amplify or dampen future bark beetle disturbances in Central Europe? *Journal of Ecology*, 737-749.
- SPOT 7. (2022). Načteno z ESA Earth online: <https://earth.esa.int/eogateway/missions/spot-7>
- Wermelinger, B. (2004). Ecology and management of the spruce bark beetle *Ips typographus* - A review of recent research. *Forest Ecology and Management*.
- Wood Stephen L., B. D. (1992). Katalog Scolytidae a Platypodidae (Coleoptera). *WorldView-2*. (2022). Načteno z ESA Earth online: <https://earth.esa.int/eogateway/missions/worldview-2>
- Zabihi, K., Surovy, P., Trubin, A., Singh, V. V., & Jakuš, R. (2021). A review of major factors influencing the accuracy of mapping green-attack stage of bark beetle infestations using satellite imagery: Prospects to avoid data redundancy. *Remote Sensing Applications: Society and Environment*.
- Zahradník, & Geráková. (2010). Lýkožrout smrkový, *Ips typographus* (L.). *Lesnická práce*.
- Zahradník, P. (2007). Lýkožrout lesklý *Pityogenes chalcographus* (L.). *Lesnická práce*.
- Zahradník, P., & Knížek, M. (2010). Lýkožrout smrkový, *Ips typographus* (L.). *Lesnická práce*.
- Zahradník, P., & Zahradníková, M. (2018). Metody asanace kůrovcového dříví a ochrana skládek. *Lesnická práce*.
- Zahradník, P., & Zahradníková, M. (2019). Kůrovcová kalamita z historického pohledu a možnosti. *Sborník k semináři Lesník 21. století, most mezi ekologií lesa a potřebami společnosti*, (stránky 55-57). Kašperské Hory.
- Zákon č. 289/1995 Sb. o lesích a o změně některých zákonů. (2018). *Vyhláška č. 101/1996 Sb. Ministerstva zemědělství, kterou se stanoví podrobnosti o opatřeních k ochraně lesa a vzor služebního odznaku a vzor průkazu lesní strážě*. Česká republika.
- Zhao, T., Borg-Karlson, A.-K., Erbilgin, N., & Krokene, P. (2011). Host resistance elicited by methyl jasmonate reduces emission of aggregation pheromones by the spruce bark beetle, *Ips typographus*. *Oecologia*, 691-699.
- Zimmermann, S., & Hoffmann, K. (2020). Evaluating the capabilities of Sentinel-2 data for large-area detection of bark beetle infestation in the Central German Uplands. *Journal of Applied Remote Sensing*.
- Zweifel, R., Rigling, A., & Dobbertin, M. (2009). Species-specific stomatal response of trees to drought – a link to vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 442-454.

7 Seznam použitých obrázků

Obrázek 1: Lýkožrout smrkový (<i>Ips typographus</i>) – dospělec.....	3
Obrázek 2: Požerek lýkožrouta smrkového.....	4
Obrázek 3: Vývoj podílu plochy hlavních dřevin v Evropě podle vybraných scénářů vývoje klimatu do roku 2100.....	11
Obrázek 4: Kumulace stresových faktorů, hrajících zásadní roli v oslabení smrku a umožňujících snazší napadení kůrovcem	16
Obrázek 5: Anatomická a chemická obrana floému a bělového dřeva smrku ztepilého.....	18
Obrázek 6: Příčný řez vnější částí kmene smrku ztepilého se znázorněnými obrannými mechanismy.....	18
Obrázek 7: Základní (a- středně rané dřevo, b- pozdní dřevo) a traumatické (c – pozdní dřevo, d- rané dřevo) pryskyřičné kanálky.....	19
Obrázek 8: Časová chronologie napadení kůrovcem a následný proces odumírání smrku.....	22
Obrázek 9: Spektrální křivka odrazivosti zdravé vegetace – hlavní charakteristiky.....	25
Obrázek 10: Rozdělení naměřené koncentrace chlorofylu a dusíku pro zdravé a napadené jehličí.....	27
Obrázek 11: Spektrální křivka zdravých jehlic a jehlic ze stromu ve fázi zeleného napadení kůrovcem.....	27
Obrázek 12: Časová dynamika biofyzikálních a optických změn v jehlicích smrku po napadení kůrovcem.....	29
Obrázek 13: Vývoj spektrální křivky odrazivosti jehlic smrku po napadení kůrovcem.....	29
Obrázek 14: Spektrální křivky časové řady zachycené v různých fázích napadení kůrovcem.....	34
Obrázek 15: Stav smrků zobrazený pomocí indexu HI_1	33
Obrázek 16: Mapa zobrazující jednotlivá stádia napadení kůrovcem ve vytyčeném zkoumaném území na Vysočině.....	34