

UNIVERZITA KARLOVA
Přírodovědecká fakulta
Katedra fyzické geografie a geoekologie

Studijní program: Geografie
Studijní obor: Fyzická geografie a geoekologie



Bc. Miroslav Tomeš

Vliv klimatu na šířkový růst borovice lesní ze severní Skandinávie

The influence of climate on the radial growth of Scots pine
in the northern Scandinavia

Diplomová práce

Vedoucí práce: doc. Mgr. Václav Tremel, Ph.D.
Praha 2023

Zadání práce

Název práce

Vliv klimatu na šířkový růst borovice lesní ze severní Skandinávie

The influence of climate on the radial growth of Scots pine in the northern Scandinavia

Cíle práce

na úrovni buněk dřeva a celých letokruhů zhodnotit klimatický signál šířkového růstu kmene borovice lesní z oblasti Kevo

Použité metody

rešerše odborné literatury, kvantitativní anatomie dřeva

Zájmové území

Kevo, Finsko

Datum zadání

27. 10. 2020

Vedoucí práce

doc. Mgr. Václav Treml, Ph.D.

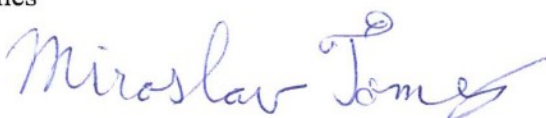


podpis vedoucího práce:

Student

Bc. Miroslav Tomeš

podpis studenta:



Abstrakt

Předkládaná diplomová práce pojednává o vlivu klimatu na šířkový růst borovice lesní v oblasti severní Skandinávie. Stromy rostoucí při polární hranici lesa jsou citlivé na změny prostředí, a proto je jejich dřevo využíváno pro studium růstových reakcí vůči probíhající klimatické změně. Za období 20. a začátku 21. století tak byly s letokruhovými a dendroanatomickými daty borovice lesní ze severního Finska korelovány teploty vzduchu a úhrny srážek. Bylo zjištěno, že šířky letokruhů měly v průběhu sledovaného období mírně rostoucí trend. V rámci korelačních vztahů byl potvrzen řídicí vliv teplot vzduchu současného července na letokruhové přírůsty. Díky vyšším teplotám letního období se tvořily širší letokruhy. Kromě toho se jako důležité pro celkovou šířku letokruhu ukázaly květnové a letní srážky. V současnosti často diskutovaný problém spočívající v oddělení křivky letokruhové chronologie od vzrůstajících letních teplot („divergence problem“) nebyl v této práci jednoznačně pozorován.

Letokruhy studovaného jedince byly za účelem vyhodnocení dendroanatomických parametrů rozděleny do čtyř sektorů o podobném počtu buněk v radiálním směru. Během sledovaného období (1960–2018) došlo k postupnému nárůstu průměrného počtu buněk dřeva v letokruhu v radiálním směru. Ve všech čtyřech sektorech se v průběhu času zmenšovaly průměrné plochy lumenů buněk, naopak stěny buněk všech čtyř sektorů postupně nabývaly na šířce. Klimatický signál dendroanatomických parametrů nebyl jednoznačný, ačkoli obecně přijímaný pozitivní vliv letních teplot na počet buněk dřeva či na šířky stěn buněk letního dřeva v něm patrný byl. Aby budoucí studie o vlivu klimatu na tvorbu dřeva měly reprezentativnější výsledky, budou muset pracovat s rozsáhlejší souborem dendroanatomických dat.

Klíčová slova: borovice lesní, *Pinus sylvestris*, severní Skandinávie, boreální oblasti, polární hranice lesa, klima, xylém, dendroanatomie, kvantitativní anatomie dřeva

Abstract

The presented master's thesis deals with the influence of climate on the radial growth of Scots pine in the northern Scandinavia. Trees growing at the polar treeline are sensitive to environmental changes, and therefore their wood is used to study growth responses to ongoing climate change. During the period of the 20th and the beginning of the 21st century, air temperatures and precipitation sums were correlated with tree rings and dendroanatomical data of Scots pine from northern Finland. It was found that the widths of the tree rings had a slightly increasing trend during the observed period. Within the framework of the correlation relations, the controlling influence of the air temperatures of the current July on annual increments was confirmed. Thanks to the higher temperatures of the summer season, wider tree rings were formed. In addition, May and summer precipitation have been shown to be important for the final width of the tree ring. The currently often discussed problem of decoupling the tree ring chronology curve from rising summer temperatures („divergence problem“) was not clearly observed in this work.

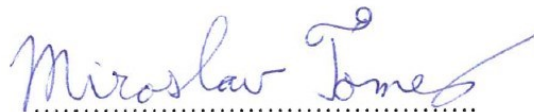
In order to evaluate the dendroanatomical parameters, the tree rings of the studied individual were divided into four sectors with a similar number of cells in the radial file. During the monitored period (1960–2018), there was a gradual increase in the average number of wood cells in the tree ring in the radial file. In all four sectors, the average cell lumen area decreased over time, while the cell walls of all four sectors gradually increased in thickness. The climatic signal of the dendroanatomical parameters was not unambiguous, although the generally accepted positive influence of summer temperatures on the number of wood cells or on the cell wall thickness of latewood was evident in it. In order for future studies on the influence of climate on wood formation to have more representative results, they will need to work with a larger dendroanatomical dataset.

Keywords: Scots pine, *Pinus sylvestris*, northern Scandinavia, boreal regions, polar treeline, climate, xylem, dendroanatomy, quantitative wood anatomy

Prohlášení

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

Bc. Miroslav Tomeš

Handwritten signature of Miroslav Tomeš in blue ink, written over a dotted line.

Praha 12. 12. 2023

Poděkování

Na tomto místě chci poděkovat vedoucímu své diplomové práce doc. Mgr. Václavu Tremlovi, Ph.D., za poskytnuté rady, připomínky a doporučení. Děkuji svým rodičům za podporu během celého studia. A děkuji i všem ostatním, kteří mi pomohli studium na vysoké škole zdárně zvládnout.

OBSAH

1	ÚVOD	16
2	DŘEVO JEHLIČNANŮ	18
2.1	STAVBA A FUNKCE DŘEVA JEHLIČNANŮ.....	18
2.2	VZNIK A VÝVOJ DŘEVA JEHLIČNANŮ.....	19
3	FYZICKO-GEOGRAFICKÉ POMĚRY STUDOVANÉ OBLASTI	32
3.1	GEOLOGICKÉ A GEOMORFOLOGICKÉ POMĚRY	32
3.2	KLIMATICKÉ POMĚRY.....	33
3.3	HYDROLOGICKÉ POMĚRY	35
3.4	PŮDNÍ POMĚRY	35
3.5	BIOGEOGRAFICKÉ POMĚRY	36
4	METODIKA	38
4.1	ODBĚR VZORKŮ.....	38
4.2	LABORATORNÍ ZPRACOVÁNÍ VZORKŮ	38
4.3	LABORATORNÍ ANALÝZA VZORKŮ	39
4.4	STATISTICKÁ ANALÝZA VZORKŮ.....	40
5	VÝSLEDKY	42
5.1	LETOKRUHOVÁ DATA.....	42
5.2	DENDROANATOMICKÁ DATA.....	44
6	DISKUZE	60
6.1	KLIMATICKÉ FAKTORY ŘÍDÍCÍ ŠÍŘKOVÝ RŮST BOROVICE LESNÍ.....	60
6.2	TRENDY ŠÍŘKOVÉHO RŮSTU BOROVICE LESNÍ V ČASE	64
6.3	DISKUZE METODIKY	67
7	ZÁVĚR	69
	ZDROJE	70
	LITERÁRNÍ ZDROJE.....	70
	DATOVÉ ZDROJE	82
	PŘÍLOHY	83
	OBRÁZKY	83

SEZNAM OBRÁZKŮ

Obrázek 1 – Studovaná lokalita v rámci oblasti Kevo a celého Finska	33
Obrázek 2 – Klimadiagram oblasti Kevo za období 1901–2020	34
Obrázek 3 – Buněčné sektory v rámci letokruhu	40
Obrázek 4 – Letokruhové chronologie borovice lesní z oblasti Kevo	42
Obrázek 5 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a šířkami letokruhů borovice lesní v oblasti Kevo během období 1901–2018.....	43
Obrázek 6 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a šířkami letokruhů borovice lesní v oblasti Kevo během období 1901–2018	43
Obrázek 7 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a šířkami letokruhů borovice lesní v oblasti Kevo během období 1901–2018	44
Obrázek 8 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a šířkami letokruhů borovice lesní v oblasti Kevo během období 1901–2018.....	44
Obrázek 9 – Průměrný počet tracheid v letokruhu v radiálním směru u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	45
Obrázek 10 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	45
Obrázek 11 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	46
Obrázek 12 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	46
Obrázek 13 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	47
Obrázek 14 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	47
Obrázek 15 – Průměrné plochy lumenů tracheid v letokruhu v radiálním směru za jednotlivé buněčné sektory u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	48
Obrázek 16 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	50
Obrázek 17 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	50
Obrázek 18 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	51
Obrázek 19 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	52
Obrázek 20 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	52
Obrázek 21 – Průměrné šířky stěn tracheid v letokruhu v radiálním směru za jednotlivé buněčné sektory u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	54
Obrázek 22 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	55
Obrázek 23 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	56

Obrázek 24 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	57
Obrázek 25 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	58
Obrázek 26 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	58
Obrázek 27 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	59
Obrázek 28 – Standardní letokruhová chronologie borovice lesní a průměrné letní teploty vzduchu v oblasti Kevo během období 1901–2018	61
Obrázek 29 – Ndetrendované šířky letokruhů a průměrný počet tracheid v letokruhu v radiálním směru u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	64

SEZNAM TABULEK

Tabulka 1 – Vzestupná a sestupná alkoholová řada.....	39
---	----

SEZNAM PŘÍLOH

Obrázky

Příloha O1 – Průměrné měsíční teploty vzduchu v oblasti Kevo během období 1901–2020	83
Příloha O2 – Celkové měsíční úhrny srážek v oblasti Kevo během období 1901–2020	83
Příloha O3 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	84
Příloha O4 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	84
Příloha O5 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	85
Příloha O6 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	85
Příloha O7 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	86
Příloha O8 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	86
Příloha O9 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	87
Příloha O10 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	87
Příloha O11 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	88
Příloha O12 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	88
Příloha O13 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	89
Příloha O14 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	89
Příloha O15 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	90
Příloha O16 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	90
Příloha O17 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	91
Příloha O18 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	91
Příloha O19 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	92
Příloha O20 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	92
Příloha O21 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	93

Příloha O22 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	93
Příloha O23 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	94
Příloha O24 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	94
Příloha O25 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018	95
Příloha O26 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	95
Příloha O27 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	96
Příloha O28 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	96
Příloha O29 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	97
Příloha O30 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	97
Příloha O31 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018.....	98

SEZNAM ZKRATEK

CWT	šířka stěny tracheidy („cell wall thickness“)
d. d.	denostupeň („degree day“)
DoY	pořadí dne v roce („day of year“)
EPS	vyjádřený populační signál („expressed population signal“)
IPCC	Mezivládní panel pro změnu klimatu („Intergovernmental Panel on Climate Change“)
KNMI	Královský nizozemský meteorologický ústav („Koninklijk Nederlands Meteorologisch Instituut“)
LA	plocha lumenu tracheidy („lumen area“)
m n. m.	metr nad mořem
NAO ⁺	kladná fáze severoatlantické oscilace („North Atlantic Oscillation“)
NLS	Národní geodetická služba („National Land Survey of Finland“)
RF	počet buněk v radiálním směru („radial file“)
RWI	index šířky letokruhu („ring width index“)
s. š.	severní šířka
TRW	šířka letokruhu („tree ring width“)
v. d.	východní délka

1 ÚVOD

Boreální lesy v sobě akumulují přibližně 1/3 veškerého uhlíku uloženého v lesních ekosystémech (Pan et al. 2011). Jsou tak jeho významným terestrickým zásobníkem, čímž se výrazným způsobem podílí na regulaci klimatu (Bonan 2008). V severní Skandinávii má na růst stromů největší vliv teplota vzduchu (St. George 2014), která se v souvislosti s probíhající globální klimatickou změnou zvyšuje – za poslední čtyři desetiletí vzrostla průměrná roční teplota vzduchu v této oblasti přibližně o 0,5 °C/10 let (Rantanen et al. 2022). Vystává tak otázka, jak na nárůst teploty vzduchu, doprovázený změnou rozložení srážek a zvýšenými koncentracemi CO₂ v ovzduší (IPCC 2021), reagují zdejší lesní ekosystémy.

Současné vědecké práce nedávají na problematiku způsobu a míry ovlivnění růstu stromů klimatickou změnou jednoznačnou odpověď. Příkladem může být zpochybněný předpoklad, že vyšší jarní teploty vzduchu vždy podporují dřívější zahájení růstu stromů (Delpierre et al. 2019). Avšak právě dobrá znalost růstových procesů je důležitá pro nastavení vhodného lesnického managementu (Evans et al. 2017), aby mohly být zachovány ekosystémové služby poskytované lesními ekosystémy, mezi kteréžto patří i sekvestrace atmosférického CO₂ (Bonan 2008). Je nutné zmínit, že i když je dobrý zdravotní stav boreálních lesů nepochybně žádoucí, posun polární hranice lesa stále severněji znamená pokles albeda zemského povrchu a skrze zpětnou vazbu podporuje další oteplování klimatu (Pearson et al. 2013).

Poněvadž stromy po celou dobu svého života uzpůsobují svůj růst krátkodobým i dlouhodobým vlivům okolního prostředí, dochází k „otisku“ těchto faktorů do jejich dřeva, díky čemuž se řadí mezi velmi cenné přírodní archivy (Sheppard 2010). Pro účely sledování, posuzování a vyhodnocování vztahu mezi klimatem a růstem stromů lze využít dendrochronologické metody (Grissino-Mayer 2017). Jednou z nich je kvantitativní anatomie dřeva (dendroanatomie), při které se pracuje se základní jednotkou letokruhu – buňkou. V rámci letokruhu bývá retrospektivně určován počet buněk dřeva a současně jejich anatomická variabilita (zejména plocha lumenu buněk, šířka stěn buněk či hustota dřeva) (Fonti et al. 2010). Princip metody spočívá ve vytvoření trvalých mikroskopických preparátů dřeva z datovaných letokruhových sérií, jež jsou následně nasnímány a dané snímky jsou poté poloautomaticky analyzovány ve specializovaném softwaru měřícím anatomické parametry buněk dřeva (von Arx et al. 2016). Metoda je časově a procesně velmi náročná, ale pokud jsou vytvořené preparáty a jejich snímky dostatečně kvalitní, projeví se výhoda metody – získání velkého množství anatomických dat pokrývajících delší časová období (Castagneri et al. 2017). Oproti klasickému měření a porovnávání šířek letokruhů mezi sebou (meziroční variabilitě) je tak možné zjišťovat, sledovat

a vyhodnocovat environmentální trendy převládající v rámci jednoho vegetačního období (sezónní variabilitu) (Fonti et al. 2010).

Dokončené letokruhy jehličnanů, které v druhovém složení boreálních lesů převládají (Esseen et al. 1997), jsou z výrazné většiny tvořeny cévicemi (tracheidami) (Hacke et al. 2015). Proces tvorby a vývoje tracheid je ovlivněn teplotou vzduchu i dostupností vody (Lange et al. 2020; Puchi et al. 2020; Rossi et al. 2008). V případě stromů vysokých zeměpisných šířek lze jeden z nejsilnějších (pozitivních) vztahů sledovat mezi letními teplotami vzduchu a šířkou stěn letního dřeva, respektive jeho hustotou (Björklund et al. 2017). A otázka, zda má nárůst teplot vzduchu stále ještě prokazatelně pozitivní vliv na letokruhové přírůsty, patří v současných dendrochronologických pracích mezi často řešené (Camarero et al. 2021; Hofgaard et al. 2019; Stridbeck et al. 2022).

Pro dendroanatomické studie boreálních oblastí bývá využíváno dřevo borovice lesní. Tento jehličnan má v oblasti severní Skandinávie nejsevernější hranici svého souvislého výskytu (Matías, Jump 2012). Protože zdejší teploty vzduchu dosahují hodnot pohybujících se na okraji její, poměrně široké, ekologické tolerance (Guada et al. 2016; Jyske et al. 2014), podílí se borovice lesní na přechodové zóně mezi boreálním lesem a tundrou (Mathisen, Hofgaard 2011). Takovéto ekotony se vyznačují dynamikou rozsahu své polohy i druhového zastoupení, čímž slouží jako významné indikátory environmentálních změn (Wielgolaski, Hofgaard, Holtmeier 2017). Vhodným prostředkem pro vyhodnocení charakteru změn prostředí je právě díky své jednoduché, pravidelné a dobře zřetelné struktuře borové dřevo (Björklund et al. 2020; Pritzkow et al. 2014).

Tato diplomová práce pojednává o vlivu environmentálních podmínek na radiální růst jehličnanů v boreálních oblastech, zejména s důrazem na oblast Skandinávie. Cílem této diplomové práce je na úrovni buněk dřeva a celých letokruhů zhodnotit klimatický signál šířkového růstu kmene borovice lesní z oblasti Kevo.

2 DŘEVO JEHLIČNANŮ

2.1 Stavba a funkce dřeva jehličnanů

Jako dřevo (xylém) se označuje jeden ze dvou druhů vodivých pletiv cévnatých rostlin, tím druhým je lýko (floém). Mezi nimi se nachází tenká vrstva dělivých buněk nazývaná se kambium (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016). V případě jehličnanů je struktura xylému poměrně jednoduchá, protože ho tvoří dva typy buněk. Tím prvním jsou tracheidy, jež představují přibližně 90 % objemu xylému (Hacke et al. 2015). Tracheidy vedou vodu od kořenů po vrchol stromu (Hacke, Sperry 2001) a současně plní i funkci mechanické opory stromu (Krauss et al. 2011). Zbýlých 10 % připadá na parenchymatické buňky, které mají vodivou a zásobní funkci pro metabolické a obranné sloučeniny (Hacke et al. 2015).

Tracheidy jsou podlouhlé buňky vřetenovitého tvaru o délce 3–6 mm a průměru 10–60 μm (Sperry, Hacke, Pittermann 2006). Jednotlivé tracheidy jsou tvořeny buněčnou dutinou (lumenem) ohraničenou buněčnou stěnou (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016). Lumen buňky s dokončeným vývojem je prázdným prostorem určeným pro transport vody (Hacke, Sperry 2001). Buněčná stěna sestává ze tří vrstev odlišného chemického složení a mikroskopické struktury – střední lamely, primární a sekundární stěny (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016). Střední lamela se nachází nejvíce vně – mezi buňkami xylému – a zajišťuje jejich adhezi. Její šířka činí 0,5–1,5 μm a je převážně tvořena pektiny (Zamil, Geitmann 2017). Pod střední lamelou je přibližně 1 μm tenká, dobře hydratovaná primární buněčná stěna, kterou Cosgrove, Jarvis (2012) charakterizují jako strukturu vymezující tvar, objem a obsah buňky a současně plnící funkci ochranné bariéry. Musí být dostatečně pevná, aby odolala vnitřnímu napětí při zaplnění vodou (turgoru), ale také pružná, aby mohla reagovat na změny velikosti buňky při proudění vody a též během vlastního procesu zvětšování buňky. Na začátku vývoje buňky se na chemickém složení primární stěny podílí celulóza (10–45 % sušiny), hemicelulóza (20–30 % sušiny) a pektiny (30–50 % sušiny), avšak se zrání buňky a po dokončení tvorby sekundární stěny dochází k výraznému nárůstu podílu ligninu. Pod primární stěnou se nalézají slabě hydratovaná, rigidní a ze tří vrstev složená sekundární buněčná stěna, jež nabývá šířek 2–10 μm . Je složena z celulózy (40–60 % sušiny), hemicelulózy (10–40 % sušiny) a ligninu (15–35 % sušiny) (Cosgrove, Jarvis 2012). Zhong, Ye (2009) zmiňují, že impregnace ligninem zajišťuje její hydrofobii, pevnost a trvanlivost. Tyto vlastnosti v kombinaci s výraznějším šířkou sekundární stěny tak dávají základ její hlavní funkci – mechanická opora pro vertikální růst stromu. Díky svému hydrofobnímu charakteru ale též napomáhá účinnému proudění vody skrze tracheidy (Zhong, Ye 2009).

Mezi buňkami xylému se nachází mezibuněčná propojení nazývaná se ztenčeniny, v případě tracheid jehličnanů se hovoří o dvůrkatých ztenčeninách (dvojtečkách) (Hacke,

Sperry, Pittermann 2004). Jedná se o neztloustlá místa buněčné stěny, protože zde není vyvinuta sekundární stěna (Zhong, Ye 2009). Skrze dvůrkaté ztenčeniny se uskutečňuje proudění vody s živinami mezi vertikálně překrývajícími se a horizontálně navazujícími tracheidami. Umožňují tak transport vody a v ní rozpuštěných látek od kořenů stromu až po jeho listy (Hacke, Sperry, Pittermann 2004).

S ohledem na anatomii, a z toho plynoucí funkční určení, se tracheidy rozlišují na typ jarního a letního dřeva. Tracheidy jarního dřeva se formují na počátku vegetačního období a jsou charakterizovány velkým vnitřním průřezem a slabými buněčnými stěnami. Tracheidy letního dřeva se diferencují v pozdější části vegetačního období a jsou pro ně naopak typické úzké lumeny a velmi silné buněčné stěny (Cuny et al. 2014). Širší tracheidy jsou sice účinnější pro transport vody (Domec, Gartner 2002), ale kvůli tomu jsou též náchylnější vůči kavitaci (Hacke, Sperry 2001). Tracheidy s úzkým vnitřním průřezem a silnými stěnami poskytují stromu mechanickou oporu (Krauss et al. 2011), jejich vodivost je ale značně omezená (Domec, Gartner 2002). V typické struktuře letokruhu jehličnanu tedy dochází směrem od začátku po konec vegetačního období ke zmenšení lumenů tracheid, k zesílení jejich buněčných stěn a k nárůstu hustoty dřeva (Cuny et al. 2014).

2.2 Vznik a vývoj dřeva jehličnanů

Proces vzniku a vývoje buněk xylému se nazývá xylogeneze. V jejím průběhu dochází k dělení nových buněk a jejich postupnému zrání, až dosáhnou fáze umožňující plnit jejich funkční určení (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016). Délka trvání a intenzita průběhu xylogeneze se v případě jednotlivých druhů stromů liší, kdy i s ohledem na měnící se podmínky prostředí vzniká různá struktura xylému (jak na úrovni vlastních buněk, tak na úrovni letokruhů) (Giagli et al. 2016; Guada et al. 2016; Jyske et al. 2014). Proces xylogeneze zahrnuje pět úspěšně dokončených, na sebe navazujících fází buněčné produkce a diferenciaci – dělení kambiální iniciály za vzniku dceřiné buňky, zvětšování nově vzniklé buňky, výstavba sekundární buněčné stěny depozicí celulózy a hemicelulózy, impregnace buněčných stěn ligninem, programovaná buněčná smrt (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016).

Nová buňka xylému vzniká dělením mateřské buňky v kambiální zóně. Dělení probíhá podélně, směrem dovnitř kmene, nejstarší buňky se tedy vždy nachází nejdále od kambiální zóny. Zatímco nová buňka začne procházet dalšími stádii svého vývoje, mateřská buňka se opakovaně dělí (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016). Protože xylogeneze může probíhat pouze za příhodných environmentálních podmínek, je prvotní buněčné dělení projevem začátku vegetačního období a současně konce období dormance (Begum et al. 2018).

Během fáze zvětšování nabývá buňka xylému výrazně na svém objemu. Radiální průměr buňky se může zvětšit až stokrát (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016). Zvětšování buňky je zejména umožněno vodou s rozpuštěnými látkami, která je obsažena v její vakuole (Cosgrove 2005). Protože roztok uvnitř buňky je koncentrovanější než vně buňky, voda se snaží do buňky proniknout skrze propustnou primární stěnu, čímž na ni vytváří tlak (Schopfer 2006). Proti této síle působí roztok, který zvyšuje vnitřní napětí buňky (turgor), a tím i buňku rozpíná (Peters et al. 2021). Fázi úspěšného buněčného zvětšování dovoluje jedinečná kombinace vlastností primární stěny, jež je elastická, ale současně pevná, takže odolává silnému tlaku turgoru bez výraznějších mechanických poškození. Ukončení procesu zvětšování je nevratné a je doprovázeno sníženou roztažností primární stěny z důvodu ukládání sekundární stěny (Cosgrove, Jarvis 2012). Kromě turgoru mají na zvětšování buňky vliv i fytohormony, především auxin (Perrot-Rechenmann 2010).

Sekundární buněčná stěna je složená ze tří vrstev, které vznikají postupně od primární stěny směrem dovnitř buňky (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016). Celulóza společně s hemicelulózou vytváří v rámci sekundární stěny „nosnou konstrukci“, jež po impregnaci ligninem získává pevnost a trvanlivost, avšak sekundární stěna nepokrývá celý povrch buňky – chybí v místech ztenčení (Zhong, Ye 2009). Protože tyto otvory propojují vedlejší tracheidy, může skrze ně proudit voda s živinami v rámci celého stromu (Hacke, Sperry, Pittermann 2004).

Proces lignifikace buněčných stěn začíná v rozích buněk. Nejdříve k impregnaci ligninem dochází podél střední lamely a primární stěny, kdy přibližně ve stejný moment vzniká první vrstva sekundární stěny. Po lignifikaci dvou vnějších vrstev buněčné stěny postupuje impregnace směrem dovnitř stěny. S ohledem na časovou souslednost této fáze a složení buněčné stěny klesá podíl ligninu od vnějších vrstev směrem do vnitřních vrstev stěny (Donaldson 2001). Silnější impregnace střední lamely a primární stěny napomáhá tvorbě pevných, trvalých, samonosných soustav voděodolných „trubek“ (Zhong, Ye 2009).

Programovaná buněčná smrt znamená konec diferenciaci buňky xylému a dovršení její zralosti, kdy je již schopna plnit své funkční určení (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016). Tato poslední fáze vývoje tracheid spočívá ve vstupu výrazného množství vápenatých kationtů dovnitř buňky. Kvůli tomu praskne vakuola, její obsah následně zničí ostatní orgány a dojde tak k vyprázdnění celého prostoru buňky, čímž je završen celý proces diferenciaci buňky xylému (Bollhöner, Prestele, Tuominen 2012). Několik dní potom je již nově zformovaná tracheida tvořená lumenem (prázdnou dutinou) ohraničeným buněčnou stěnou se ztenčeními připravena plnit své funkce (Rathgeber, Cuny, Fonti 2016) – transportovat mizu (půdní vodu s rozpuštěnými minerálními látkami, živinami

a fytohormony) (Takamatsu, Watanabe, Koshikawa 2023) a poskytovat mechanickou oporu (Fonti et al. 2013).

2.2.1 Faktory ovlivňující vznik a vývoj dřeva jehličnanů

Teplota vzduchu, dostupnost vody či délka slunečního svitu jsou abiotické faktory prostředí, které významným způsobem ovlivňují šířkový růst jehličnanů (a stromů obecně) (Huang et al. 2020). Míra jejich vlivu se odvíjí od geografické oblasti výskytu stromu. Fluktuační hodnoty těchto prvků se odráží v anatomických charakteristikách xylému (Lange et al. 2020; Puchi et al. 2020), čímž se naskýtá příležitost jejich využití pro studium vztahu mezi nimi a procesem xylogeneze. Do tohoto vztahu ale zasahují i biotické faktory, jako jsou věk a velikost stromu (Zeng, Rossi, Yang 2018), sociální postavení (Liu et al. 2018) či zdravotní stav (Dobbertin 2005), jejichž působení je ale v takovém případě důležité zohlednit a případně potlačit.

Abiotické faktory

Teplota vzduchu

Ve vysokých zeměpisných šířkách je pro růst stromů rozhodující environmentální veličinou teplota vzduchu (St. George 2014). Teplota přímo působí na buněčné dělení skrze polymerizaci a depolymerizaci mikrotubulů v cytoskeletu, což jsou vlákna mající významnou roli ve vnitrobuněčném transportu látek (Wade 2009). Vyšší teploty podporují polymerizaci mikrotubulů, nižší teploty naopak vedou k jejich disociaci a následnému negativnímu vlivu na dělení a diferenciaci buněk (Begum et al. 2012). Díky vyšším teplotám panujícím v předcházejícím létě může docházet ke dřívějšímu zahájení růstu v roce následujícím (Gu et al. 2022). Dostatečné vystavení chladu v zimě a déletrvajícím vyšším teplotám na jaře jsou základní předpoklady pro rozvoj kambiální aktivity (Delpierre et al. 2019; Huang et al. 2020). Nárůst teplot během jarního období též napomáhá přeměně škrobu na cukr k dodání energie, jež je potřebná pro tvorbu nových buněčných stěn a pro souvislou kambiální aktivitu (Begum et al. 2013).

Fonti et al. (2013) pozorovali výraznou pozitivní závislost anatomie xylému modřínu sibiřského z Altaje na teplotách. Vyšší teploty vedly nejen k širším letokruhům, ale kromě toho napomáhaly tvorbě většího počtu buněk jarního dřeva, podporovaly větší rozměry buněk jarního dřeva, podnítily formování širších stěn buněk dřeva letního, čímž zvýšily i jeho maximální hustotu. Vyšší jarní teploty vedou dle autorů ke dřívějšímu zahájení růstu, čímž se prodlužuje období tvorby a zvětšování tracheid jarního dřeva, jež v důsledku toho nabývají na šířce (Fonti et al. 2013).

Analýzu vlivu klimatu na anatomii xylému smrku ztepilého rostoucího v Italských Alpách na horní hranici lesa vytvořili Castagneri et al. (2017). V případě velikosti tracheid první třetiny letokruhu našli mírně pozitivní vliv červnových teplot,

vliv červencových teplot na velikost tracheid zbývající části letokruhu byl silnější. Autoři usuzují, že vyšší jarní teploty ovlivňují produkci a transport růstových fytohormonů a též přesun živin. Ve své podstatě tedy teploty působí na fázi buněčného dělení i zvětšování. Šířku stěn tracheid letního dřeva autoři pozitivně korelovali s teplotami v květnu a posléze s teplotami panujícími od poloviny července do konce září. Dle autorů příznivé jarní teploty napomáhají asimilaci uhlíku, vliv letních teplot pravděpodobně souvisí s mobilizací uhlíku a rychlostí jeho ukládání v době tloušťnutí buněčné stěny (Castagneri et al. 2017).

Obecný trend zmenšování anatomických charakteristik dřeva smrku černého v zapojeném boreálním lese východní Kanady směrem do vyšších zeměpisných šířek zjistili St-Germain, Krause (2008). Jednalo se o lokality v rozmezí 47–52° s. š. Na severněji položených stanovištích tvořily stromy užší letokruhy, užší byly též sektory jarního a letního dřeva. Lineární trend poklesu byl též zjištěn v případě snižování počtu buněk tvořících celý letokruh i sektory jarního a letního dřeva. Směrem na sever se současně zmenšoval průměr lumenů obou typů dřeva. V případě šířek buněčných stěn jarního i letního dřeva docházelo do 50° s. š. k jejich mírnému zesílení a od této rovnoběžky se stěny buněk zužovaly. Jediným ukazatelem, který severním směrem narůstal, byl podíl letního dřeva na letokruhu – od 25 % (47° s. š.) po 40 % (52° s. š.). Za hlavní důvod zmenšování anatomických parametrů xylému autoři považují pokles teplot při postupu do vyšších zeměpisných šířek. Dle nich jsou nižší teploty pro buněčné dělení a buněčný růst nepříznivé kvůli pozdějšímu začátku vegetačního období, taktéž z důvodu zpomalení transportu růstového fytohormonu auxinu nebo omezení metabolické aktivity. Na šířku buněčných stěn má významný vliv dostupnost produktů fotosyntézy a délka ukládání těchto látek do stěn. Nižší teploty a kratší vegetační období tak mohou být důvody zúžených buněčných stěn (St-Germain, Krause 2008).

Dostupnost vody

Pro proces xylogeneze není dostupnost vody ve vysokých zeměpisných šířkách tolik limitujícím faktorem jako v teplých aridních oblastech blíže rovníku (Guada et al. 2016), přesto její vliv nelze opomenout. Voda je zcela zásadní pro fázi buněčného zvětšování (Caban et al. 2020). Radiální růst buňky je totiž řízen turgorem, jehož působení vychází z dostatečného množství vody (Peters et al. 2021). Jak ve studii se smrkem černým z východní Kanady popsali Puchi et al. (2020), i v boreálních oblastech s převažujícím vlivem teplot se může sucho (dostupnost vody) v anatomii xylému projevit užšími tracheidami. V souvislosti s tím způsobují menší tracheidy v rámci letokruhu fluktuaci hustoty dřeva (Bouriaud et al. 2005). Stres způsobený suchem se též projevuje zpomalením až zastavením buněčného dělení, pravděpodobně za účelem snížení počtu buněk, které by v různých fázích vývoje zůstávaly bez odpovídajícího množství vody (Deslauriers et al. 2016).

Fotoperioda

Délka slunečního svitu (fotoperioda) má v sekundárním růstu stromů temperátních a boreálních oblastí specifickou roli. Huang et al. (2020) vyhodnotili, že ve společném působení s teplotou jde o nejdůležitější environmentální faktor pro nástup kambialní aktivity. Rossi et al. (2006) zjistili, že nejvyšší rychlost buněčného dělení nastává krátce před letním slunovratem, kdy je fotoperioda v celém roce nejdelší. Pokud by totiž rychlost dělení buněk sledovala vývoj teplot vzduchu během roku, jejího maxima by bylo dosaženo ve druhé polovině léta (v červenci, srpnu). To by ale mohlo znamenat ohrožení buněčné diferenciaci případnými podzimními mrazy, a proto nejintenzivnější buněčná aktivita probíhá dříve, aby všechny vzniklé buňky mohly bezpečně provést lignifikaci svých stěn (Rossi et al. 2006). Mu et al. (2023) uvádí fotoperiodu jako rozhodující činitel pro ukončení procesu tvorby dřeva.

Biotické faktory

Šířku letokruhů i anatomii buněk xylému též ovlivňují faktory vycházející z charakteristik daného jedince a jeho sociálního postavení. Jedním z těch nejvýraznějších je vliv věku, často významně spjatý s výškou daného stromu (Zeng, Rossi, Yang 2018). Obecně bývá sledován trend poklesu šířek jednotlivých letokruhů s věkem („věkový trend“) (Carrer et al. 2015; Fonti et al. 2013; Helama et al. 2004). Anatomické charakteristiky buněk se taktéž v čase mění, jak na dospívajících jedincích smrku ztepilého z jižního Švédska pozorovali Lundqvist et al. (2018). Se zvyšujícím se věkem stromu klesal počet tracheid v letokruhu, rychle narůstal radiální průměr tracheid až do věku 14 let, kdy došlo téměř k jeho zastavení, a v tomto věku se sice zmírnil, ale zůstal zachován nárůst šířek stěn tracheid. Popsané trendy se projevovaly jak v rámci celých letokruhů, tak při zohlednění sektorů s pouze jarním či letním dřevem. Vedle toho bylo zaznamenáno charakteristické zužování jednotlivých letokruhů (Lundqvist et al. 2018). Nárůst šířek tracheid v radiálním směru, a později od určité velikosti/stáří stromu jen nepatrný nárůst šířek s věkem, má totiž svůj význam pro zachování kapilárního vzlaku nezbytného pro transport vody až k vrcholu stromu (Sperry, Hacke, Pittermann 2006). Aby při průběžném růstu stromu do výšky byly dostatečně zásobeny i ty nejvzdálenější a nejvýše položené části stromu, dochází směrem k nim k postupnému zužování těchto vodivých elementů (Williams et al. 2019).

Pozitivní vliv výšky stromu na velikost tracheid pozorovali na třech horních hranicích lesa Kašpar, Anfodillo, Treml (2019). V případě těchto ekotonů je dle autorů studie radiální průměr buněk téměř přímo úměrný výšce stromu, tedy že vyšší stromy tvoří širší tracheidy. Naopak počet buněk v letokruhu je na výšce stromu nezávislý, protože odráží vliv teplot (Kašpar, Anfodillo, Treml 2019). Pampuch et al. (2021) při analýze xylému smrku sivého z různých stanovišť Aljašky zjistili, že velikost tracheid jarního dřeva

(vodivá funkce) je závislá na výšce stromu (větší tracheidy ve vyšších stromech), zatímco šířka stěn letního dřeva (oporná funkce) vychází z klimatických podmínek (především teploty vzduchu).

Sociální postavení stromů ovlivňuje jejich růst skrze kompetici o zdroje (González de Andrés et al. 2018). Vliv sociálního postavení na kambiální aktivitu pozorovali Liu et al. (2018) u jedle Faberovy v oblasti jihovýchodu Tibetské plošiny. Dominantní jedinci měli delší období xylogeneze – jejich kambiální aktivita započala dříve a skončila později. Rychlost dělení nových buněk byla též vůči teplotě citlivější (Liu et al. 2018). Velmi podobné vztahy zjistili Rathgeber, Rossi, Bontemps (2011) v případě monokultury jedle bělokoré ve východní Francii. Proto jsou pro studie zaměřené na abiotické složky prostředí využívání dominantní jedinci, jelikož jejich dřevo není ovlivněno kompeticí (Cuny et al. 2014; Jyske et al. 2014; Rossi et al. 2008).

2.2.2 Šířkový růst borovice lesní v oblasti severní Skandinávie

Faktory šířkového růstu borovice lesní v oblasti severní Skandinávie

V severní Skandinávii bývají šířka letokruhu a jeho anatomické charakteristiky nejčastěji korelovány s letními teplotami vzduchu (Korpela et al. 2011; Pritzkow et al. 2014; Tuovinen 2005), ačkoli Seo, Eckstein, Jalkanen (2012) tento vztah ve své dendroanatomické práci nepozorovali. Hellmann et al. (2016) ve své analýze porovnávající citlivost letokruhových chronologií jehličnanů vůči klimatu napříč boreální oblastí Eurasie uvádí, že v případě oblasti severní Skandinávie (nad 65° s. š.) reprezentované vzorky borovice lesní je vztah šířek letokruhů a letních teplot vzduchu natolik silný, že ho lze využít pro klimatické rekonstrukce. I když jsou letní teploty v tomto ohledu považovány za zásadní, vliv teplot ve zbylých částech roku či srážkových úhrnů nelze zanedbat (Helama 2011; Henttonen et al. 2014; Tuovinen 2005).

Helama (2011) našel silný pozitivní vliv červencových teplot na šířky letokruhů borovice lesní v lokalitě Kevo. Současně též zjistil pozitivní působení květnových srážek a negativní ovlivnění srážkami v červenci. Pokud jsou květnové srážky ve formě dešťů, napomáhají tání sněhu, čímž se může rychleji ohřát půda i přízemní vrstva atmosféry a dojde tak ke dřívějšímu zahájení růstu (Kirchhefer 2001). Oproti tomu negativní vliv červencových srážek je spojován se zvýšenou oblačností, která snižuje množství dopadajícího slunečního záření a nastává ochlazení limitující růst (Heino 1994). V podobné práci využívající dřevo borovice lesní z několika lokalit severního Finska získali Helama et al. (2013) obdobné výsledky. Navíc byl zjištěn pozitivní vliv srážek v lednu, jako negativní byl vyhodnocen vliv hloubky sněhu v květnu a srážek spadlých v srpnu. Usuzuje se, že dostatek sněhových srážek během zimy podporuje dormanci stromu, čímž nedochází k předčasnému žloutnutí jehlic (Jalkanen 1993). V předchozím roce vytvořené jehlice jsou důležité zkraje vegetačního období, jelikož v nich vznikají

asimiláty potřebné pro začátek širkového růstu (Michelot et al. 2012). Mocnější sněhová pokrývka odtává na jaře delší dobu, po kterou též svým vyšším albedem odráží sluneční paprsky, čímž se zpomaluje ohřev půdy a přízemní vrstvy atmosféry, a zahájení růstu tak nastává později (Zhang 2005).

Se vzorky dřeva borovice lesní z lokality Kevo pracoval též Tuovinen (2005). Provedl korelace průměrných, minimálních a maximálních teplot měsíců v časovém horizontu od září předcházejícího roku po současný srpen se šířkami letokruhů, se šířkami sektorů jarního a letního dřeva a s hustotami obou typů dřeva. Během zimního období našel pozitivní vliv průměrných teplot v prosinci na šířku jarního dřeva a maximální teploty stejného měsíce na hustotu letního dřeva. K tomu však dodává, že je pravděpodobnější společné působení teplot a srážek v celém zimním období než teploty jednoho určitého měsíce. V jarním období zjistil pozitivní působení průměrných březnových teplot na šířku jarního dřeva, negativní vliv průměrných dubnových teplot na šířku celého letokruhu a pro tento parametr ještě pozoroval pozitivní působení květnových srážek (Tuovinen 2005). Vyšší dubnové teploty mohou způsobovat užší letokruhy kvůli respiračním ztrátám (Jacoby, Cook 1981). Případné negativní působení nízkých dubnových teplot spočívá v systému nízkého tlaku vzduchu, který s sebou přináší silné sněžení (Bednorz 2013). Nezvykle silné dubnové mrazy mohou vést k poškození struktur stromu (Richardson et al. 2018). Květnové kapalné srážky urychlují tání sněhu, díky čemuž může být dříve zahájen růst (Kirchhefer 2001). Autor usuzuje, že pokud je zaznamenáno negativní působení květnových srážek, může jít o sněhové srážky, jejichž vliv způsobuje odklad začátku růstu letokruhu. Na přelomu jara a léta byla zjištěna pozitivní korelace mezi srážkami spadlými v červnu a šířkami letokruhů. I v případě těchto srážek autor zmiňuje, že mohou napomáhat tání sněhu, současně ale upozorňuje, že jejich nedostatek může při vyšších teplotách vést ke stresu ze sucha. Ve vrcholném létě pozoroval pozitivní vliv průměrných červencových teplot na šířku celého letokruhu, průměrných teplot v červenci a v srpnu na hustotu letního dřeva, tento parametr byl též pozitivně korelován s maximálními teplotami obou měsíců, a naopak negativně korelován se srážkami spadlými během nich. Autor považuje teploty v těchto dvou měsících za nejvýznamnější a nejsilnější růstové faktory v rámci studované lokality. Díky vyšším sumám teplot se mohou tvořit širší buněčné stěny, které zvyšují hustotu letního dřeva. Menší úhrny srážek značí málo oblačnosti, čímž dochází k podpoře fotosyntézy a k formování širších stěn buněk (Tuovinen 2005).

Anatomii buněk dřeva borovice lesní z lokality Kevo ve vztahu s průměrnými měsíčními teplotami a měsíčními úhrny srážek studovali Seo, Eckstein, Jalkanen (2012). Silné pozitivní vztahy našli v případě teplot, působení srážek nebylo natolik průkazné. Šířka letního dřeva, průměr buněk a šířka buněčných stěn byly vyhodnoceny jako parametry, jež jsou na sobě poměrně nezávislé a odrážející odlišné období, díky čemuž

mohou být vhodné pro teplotní rekonstrukce. Šířka letního dřeva byla silně korelována s teplotami v červenci a v srpnu. Průměr buněk reflektoval teploty v předcházejícím prosinci a v navazujícím lednu. Šířka buněčných stěn překvapivě nejvíce odrážela teploty v dubnu a v květnu. Z uvedených zjištění lze usuzovat, že teplotní signál obsažený v buněčných proměnných se může od těch v rámci celého letokruhu odlišovat (Seo, Eckstein, Jalkanen 2012).

Vliv denních teplot a denních úhrnů srážek na anatomické parametry buněk a šířky letokruhů borovice lesní při severním polárním kruhu v severním Švédsku analyzovali Pritzkow et al. (2014). Maximální sílu vztahu pozorovali pro co nejdelší časové okno. Jejich výsledky ukázaly poměrně silné pozitivní i negativní vztahy. Pozitivní korelace s teplotami vzešly pro průměrnou plochu lumenu (začátek července až polovina října předcházejícího roku), maximální hustotu dřeva (konec května až začátek září), počet buněk (začátek července až konec srpna) a šířku letokruhu (začátek až konec července). Negativní korelace s teplotami byly stanoveny pro minimální plochu lumenu (začátek června až konec srpna) a minimální hustotu dřeva (začátek června až konec července). Pozitivní korelace se srážkami byly zjištěny pro maximální plochu lumenu (polovina srpna až začátek října předcházejícího roku), průměrnou plochu lumenu (začátek července až konec září), maximální hustotu dřeva (začátek srpna až polovina října), počet buněk (konec srpna až polovina září předcházejícího roku) a šířku letokruhu (začátek září až začátek října předcházejícího roku). Negativní korelace se srážkami vzešly pro minimální plochu lumenu (polovina srpna až začátek září) a minimální hustotu dřeva (konec října až polovina prosince předcházejícího roku). Korelace mezi anatomickými proměnnými ukázaly silnou pozitivní závislost šířky letokruhu na počtu buněk (vliv plochy lumenu byl mnohem menší) a silnou negativní závislost maximální hustoty dřeva na minimální ploše lumenu (Pritzkow et al. 2014).

Björklund et al. (2020) na příkladu borovice lesní ze severovýchodního Finska ukazují, že hustota letního dřeva a šířka stěn jeho buněk jsou vůči teplotě nejcitlivější anatomické parametry xylému a na buněčné úrovni se tak jedná o nejvhodnější parametry pro klimatické rekonstrukce. Podobné zjištění obsahuje i analýza závislosti zmíněných parametrů na teplotě prováděná s několika druhy jehličnanů napříč lokalitami severní polokoule (Björklund et al. 2017). Současně Cuny, Rathgeber (2016) upozorňují, že v případě jehličnanů mimotropických oblastí se vliv klimatu (teplot) nejsilněji odráží v šířkách stěn pouze několika posledních buněk letního dřeva.

Trendy šířkového růstu borovice lesní v oblasti severní Skandinávie v čase

Ačkoli se v souvislosti s nárůstem teplot vzduchu očekává, že jehličnany budou z této změny růstově těžit (Matías, Jump 2012), jednoznačně širší letokruhy nebývají pozorovány. Hellmann et al. (2016) v analyzovaných vývrtech borovice lesní

(doplňených o několik jedinců smrku ztepilého) žádný růstový trend za období od roku 1950 nenašli. Tuovinen et al. (2009) ve své práci využili letokruhové chronologie více než 200letých borovic lesních ze čtyř lokalit ležících za severním polárním kruhem ve Švédsku a Finsku. Sledovali, že v první polovině 20. století křivky letokruhových indexů výrazně oscilovaly i do podprůměrných, ale spíše do nadprůměrných hodnot. Během druhé poloviny minulého století se tyto oscilace značně utlumily a křivky se pohybovaly v těsné blízkosti průměru letokruhové chronologie (Tuovinen et al. 2009). Ve studii využívající letokruhy borovice lesní z lokality Kevo našel Helama (2011) dosti obdobné trendy. Helama et al. (2013) porovnávali křivky letokruhových chronologií borovice lesní ze severního a jižní Finska. Pozorovali, že od 70. let 20. století směrem do současnosti bylo v rámci jižních lokalit dosahováno obecně vyšších hodnot letokruhových indexů (vesměs stále nadprůměrných) a že jejich vývoj v čase byl výrazně rozkolísanější než v případě lokalit při polární hranici lesa. Letokruhové indexy severních lokalit byly v daném období spíše podprůměrné (Helama et al. 2013). Seo et al. (2011) pracovali se vzorky borovic lesních o stáří necelého půlstoletí, jež pocházely ze severního a středního Finska. Od zahájení růstu směrem do současnosti měly křivky letokruhových indexů vzájemně obdobný vývoj, k nepatrně výraznějším výkyvům docházelo na severním stanovišti, v jehož případě se jednalo o výkyvy pozitivního charakteru. Od 90. let 20. století se výkyvy křivky severního stanoviště zmírnily (Seo et al. 2011).

Hofgaard et al. (2019) zjišťovali vliv teplot vzduchu a srážkových úhrnů na trendy šířkového růstu borovice lesní ze šesti lokalit při polární hranici lesa napříč severem Skandinávského poloostrova. V rámci transektu od západu na východ byly tři lokality přímořské (W1, C1, E1) a tři vnitrozemské (W2, C2, E2). Autoři v průběhu křivek letokruhových indexů vymezili na základě klimatických podmínek čtyři období. První období (závěr malé doby ledové, 1800–1869) bylo charakterizováno souběžnými růstovými vlnami, které se zvýrazňovaly směrem na východ. Ve druhém období (oteplení, 1870–1939) došlo nejprve k zeslabení oscilací letokruhových křivek, jež v případě stanoviště E2 vymizely úplně. Stanoviště C1, C2 a E1 vykazovala relativně souhlasné vzorce růstu – značný pokles růstu před rokem 1910 a následný návrat křivek k průměrům letokruhových indexů. Ve třetím období (ochlazení, 1940–1984) byla podobnost růstových vzorců mezi lokalitami nízká a v průběhu křivky lokality E2 se znovu objevily oscilace. Během čtvrtého období (oteplení, 1985–2006), východní a vnitrozemské lokality vykazovaly nárůst hodnot letokruhových indexů, zatímco přímořské lokality směrem na západ zaznamenaly pokles růstu. Chybějící nebo slabé vzorce růstu podobné tomu, který nastal u lokality E2 během druhého období, představovaly znatelné rysy v letokruhových křivkách na západě a na lokalitách C2 a E1 během velké části třetího a čtvrtého období. Při komentáři uvedených výsledků autoři uvádí, že v průběhu času nenastalo zeslabení vlivu letních teplot vzduchu na šířkový růst.

Naopak zmiňují zeslabení potlačujícího vlivu nízkých teplot vzduchu panujících mimo vegetační období. Pokud by pokračoval nárůst teplot chladné části roku, pravděpodobně by vyústil v jejich negativní vliv na růstové procesy. Tomu by mohl nasvědčovat i růstový pokles v západní přímořské lokalitě W1 během čtvrtého období. Autoři uvažují, že oblasti pod vlivem atlantských vzduchových hmot jsou vůči změně klimatu náchylnější než oblasti, kde dominují vzduchové hmoty arktického a východního původu. Nárůst teplot byl v souvislosti s tím doprovázen i vyššími úhrny dešťových srážek na podzim a v zimě (Hofgaard et al. 2019). Vaganov et al. (1999) k takovýmto srážkovým poměrům uvádí, že mohou zpozdit vytváření izolační sněhové pokrývky, a že tím zprostředkovávají vývoj chladnějších půdních podmínek přetrvávajících do začátku vegetačního období. Zvýšené pozdní zimní a jarní srážky ve formě sněhu zase mohou oddálit začátek vegetačního období (Vaganov et al. 1999). Oproti tomu, chladné východní lokality vyznačující se zanedbatelným teplotním nárůstem a prodlouženým obdobím se sněhovou pokrývkou, mohou v důsledku toho očekávat podporu růstu díky lepší izolaci (Linderholm 2001). Autoři práci uzavírají stanoviskem, že reakce růstu dřevin na vývoj klimatu mohou být i na poměrně malém prostoru polární hranice lesa odlišné (Hofgaard et al. 2019).

Odezvu růstových vzorců borovice lesní na nárůst teplot vzduchu v těsné blízkosti polární hranice lesa v severním Finsku analyzovali Franke et al. (2017). Šest zájmových lokalit rozdělili na dvě severní (69–69,5° s. š.) a čtyři jižní (67,5–68,5° s. š.). Každá z nich obsahovala letokruhové série ze tří stanovišť o odlišné nadmořské výšce – od zapojeného lesa (nejníže), přes les rozvolněný až po horní hranici lesa (nejvýše). Vedle toho ještě byly pro zachycení citlivosti růstu rozlišovány stromy dle svého věku na dospívající (zahájení růstu od roku 1950) a dospělé (zahájení růstu do roku 1900). Dlouhodobý pohled ukázal několik růstových výkyvů společných pro severní i jižní lokality – vysoké růstové indexy byly dosaženy v letech 1800–1830, 1920–1940, 1950–1960 a v polovině 70. let 20. století. Růstové deprese byly zaznamenány ve 30. letech 19. století, 1892, na počátku 20. století, 1910, koncem 20. let, respektive začátkem 60. let 20. století. V případě dospělých stromů nastalo maximum hodnot jejich růstových indexů ve 30. letech 20. století, posléze se růstové indexy pohybovaly na nadprůměrné úrovni. U dospělých jedinců nebylo pozorováno, že by s teplotami vzduchu rostoucími od roku 1996 současně došlo ke tvorbě širších letokruhů. Dospívající stromy měly v obou regionech obdobné růstové křivky, které více oscilovaly před rokem 1980. Od roku 1996 byly zjištěny významné přírůstky ve dřevu dospívajících jedinců z jižních lokalit, nikoli však u jejich severních protějšků. Autoři tedy v rámci své studie našli odezvu šířek letokruhů borovice lesní na výkyvy teplot a srážkových úhrnů do 80. let 20. století, pro pozdější teplejší období ale byly růstové reakce značně omezené. Tuto situaci lze ilustrovat širšími přírůsty během teplých 30. let minulého století, které v pozdějších teplejších obdobích zaznamenány nebyly. Výjimkou byly dospívající jedinci na jižních

lokalitách. Autoři usuzují, že teplejší a vlhčí zimní období vedlo v celkovém ohledu k méně příznivým podmínkám prostředí (především většímu množství spadlého sněhu), které zapříčinily výraznější poškození stromů, čímž byly zastřeny účinky vlastní změny klimatu (Franke et al. 2017).

2.2.3 Dynamika tvorby dřeva jehličnanů

Xylogeneze stromů mimotropických oblastí probíhá pouze v určité části roku, protože kambium je aktivní jen za příznivých podmínek prostředí (Delpierre et al. 2019; Huang et al. 2020; Rossi et al. 2008). V dynamice tvorby dřeva, v jeho výsledné anatomii, a i ve struktuře celého letokruhu se pak tyto převládající podmínky prostředí odráží (Lange et al. 2020; Nöjd et al. 2017; Seo et al. 2011). Specifičnost přírodních podmínek oblastí vysokých zeměpisných šířek spočívá ve výrazném zkrácení délky vegetačního období (Jyske et al. 2014; Rossi et al. 2016).

Jak zmiňují Begum et al. (2018), aby vůbec započal proces xylogeneze a tím i radiální růst stromu, musí strom absolvovat období dormance. V této fázi je strom neaktivní z důvodu ochrany před poničením jeho struktur vlivem nepříznivých podmínek prostředí. V případě boreálních oblastí dormance nastává na začátku podzimu (především kvůli klesající délce fotoperiody), pokračuje přes zimu a končí v průběhu jara (zejména díky dostatečné akumulaci příznivých teplot). Její trvání se prodlužuje směrem do chladnějších oblastí. První fáze dormance se nazývá endodormance a strom v této fázi není schopen kambiální aktivity ani v případě jinak příznivějších podmínek. Její ukončení nastává pouze při dostatečném vystavení chladu. Poté následuje fáze ektodormance, kdy se již kambiální aktivita může potenciálně objevit. Při dřívější akumulaci pro růst příznivých teplot nastává i dřívější zahájení vlastního růstu, a tím i ukončení druhé fáze dormance (Begum et al. 2018). Huang et al. (2020) uvádějí, že v boreálních oblastech má na zahájení buněčného dělení větší vliv akumulace příznivých jarních teplot než vystavení chladu v zimě. To vychází zejména z tamních, obecně nízkých teplot vzduchu během roku, což zvyšuje důležitost kladných teplot vzduchu. Avšak autoři předpokládají, že kvůli oteplování klimatu dojde k obrácení tohoto vztahu, tedy že mnohem větší vliv bude mít vystavení chladu, které ale bude muset být mnohem výraznější než v současnosti (Huang et al. 2020). Delpierre et al. (2019) zdůrazňují, že právě kvůli větší náročnosti na vystavení zimnímu chladu nemusí teplejší klima vůbec znamenat dřívější zahájení buněčného dělení.

Kambiální aktivita začíná v boreálních oblastech později než v temperátních (Huang et al. 2020; Rossi et al. 2016). Huang et al. (2020) provedli robustní analýzu dat zahájení xylogeneze dvou desítek druhů jehličnanů severní polokoule. Hodnota DoY, označující pořadí dne v kalendářním roce, pro začátek buněčného dělení narůstala od obratníku Raka (50 DoY) až po 50° s. š. (140 DoY), kde se její nárůst téměř zastavil. Pro boreální oblasti

(60–70° s. š.) byla s využitím borovice lesní zjištěna hodnota přibližně 150 DoY (Huang et al. 2020). Na teplotně limitovaných stanovištích se hodnota DoY výrazně odvíjí od denostupňů (d. d.), jež se určují jako suma kladných rozdílů mezi průměrnou denní teplotou vzduchu a teplotou 5 °C (Jyske et al. 2014; Seo et al. 2008; Schmitt, Jalkanen, Eckstein 2004). Teplota 5 °C je chápána jako prahová hodnota pro úspěšné alokování fotosynteticky vytvořených asimilátů do xylémových struktur (Rossi et al. 2008).

Při polární hranici (68° s. š.) borovice lesní v severním Finsku stanovili Seo et al. (2008) započetí buněčného dělení od hodnoty 153 (61 d. d.) až po 171 DoY (101 d. d.). Rozpětí denostupňů se pohybovalo od 37 (160 DoY) do 155 d. d. (159 DoY). Oproti jižnější lokalitě byla první tracheida zaznamenána později a byla k tomu zapotřebí menší akumulace teplot, což naznačuje přizpůsobení stromů lokálním teplotním podmínkám pro úspěšné dokončení fází růstu před podzimním ochlazením (Seo et al. 2008). V dosti obdobné studii z Finska (stanoviště borovice lesní mezi severním polárním kruhem a 70° s. š.) pozorovali Schmitt, Jalkanen, Eckstein (2004) zahájení produkce tracheid ve velmi podobném rozmezí hodnot DoY, kdy akumulace teplot činila 85–90 d. d. Intenzita činnosti kambia nabývala tvaru Gompertzovy křivky, která je charakteristická pomalým začátkem, rychlým růstem uprostřed (krátce po letním slunovratu) a klesající aktivitou ke konci vegetačního období. Z toho vyplynulo, že 30–60 % šířky letokruhu bylo zformováno při 190 DoY, 80–90 % při 205 DoY a že k jeho úplnému dokončení došlo mezi 220–230 DoY. Přejít mezi jarním a letním dřevem nastal přibližně při 200 DoY (Schmitt, Jalkanen, Eckstein 2004).

Jyske et al. (2014) sledovali kambiální dynamiku borovice lesní napříč transektem od jihu po sever Finska. Zahájení buněčného dělení proběhlo v rozmezí hodnot od 142 (150 d. d.) do 168 DoY (169 d. d.) s trendem nárůstu směrem na sever. V případě dvou lokalit při severním polárním kruhu se jednalo o 163 (69 d. d.) a tedy i o 168 DoY (169 d. d.). Polovina tracheid daného letokruhu byla utvořena při 187 a 194 DoY, 90 % všech tracheid pak bylo pozorováno při 215 (389 d. d.) a 226 DoY (729 d. d.). Délka vegetačního období tak činila necelé dva měsíce. Nejvyšší rychlost produkce tracheid nastala při 181 (166 d. d.) a 189 DoY (360 d. d.). V celkovém ohledu dosahovala produkce tracheid svého maxima v období během července, ačkoli napříč lokalitami byly rozdíly. I v této studii měla kambiální dynamika tvar Gompertzovy křivky. Počet tracheid v letokruhu směrem na sever měl klesající trend. Ze srovnání kambiální dynamiky napříč boreálními lokalitami vyplynulo, že borovice lesní se dokázala přizpůsobit podmínkám daného stanoviště (Jyske et al. 2014).

Rossi et al. (2016) vytvořili rozsáhlou analýzu zaměřenou na vztah průměrné roční teploty vzduchu a fází xylogeneze jehličnanů severní polokoule. Zjistili, že v oblastech s průměrnou teplotou vzduchu okolo –2 °C (severní Skandinávie) bylo nejen rozmezí

hodnot DoY pro proces xylogeneze nejkratší (85 dní), ale též že začínalo nejpozději (první zvětšující se tracheida při 160 DoY) a končilo nejdříve (ukončení lignifikace tracheid při 245 DoY). Průběžné fáze xylogeneze nastávaly v takto výrazně teplotně limitovaných oblastech v rychlém sledu – první tracheida s tloušťkami stěnami při 175 DoY, první zralá tracheida při 185 DoY, ukončení zvětšování tracheid při 205 DoY. Fáze zvětšování tracheid trvala 45 dní a fáze tvorby sekundární buněčné stěny probíhala 70 dní (Rossi et al. 2016).

3 FYZICKO-GEOGRAFICKÉ POMĚRY STUDOVANÉ OBLASTI

Studovaná lokalita se nacházela při Přísné přírodní rezervaci Kevo (69°30' s. š., 27° v. d.) nalézající se v severofinském regionu Laponsko. Poloha za severním polárním kruhem v kombinaci s rozmanitými geomorfologickými poměry utváří přírodně rozličnou a hodnotnou oblast, jež je vhodná pro environmentální výzkum.

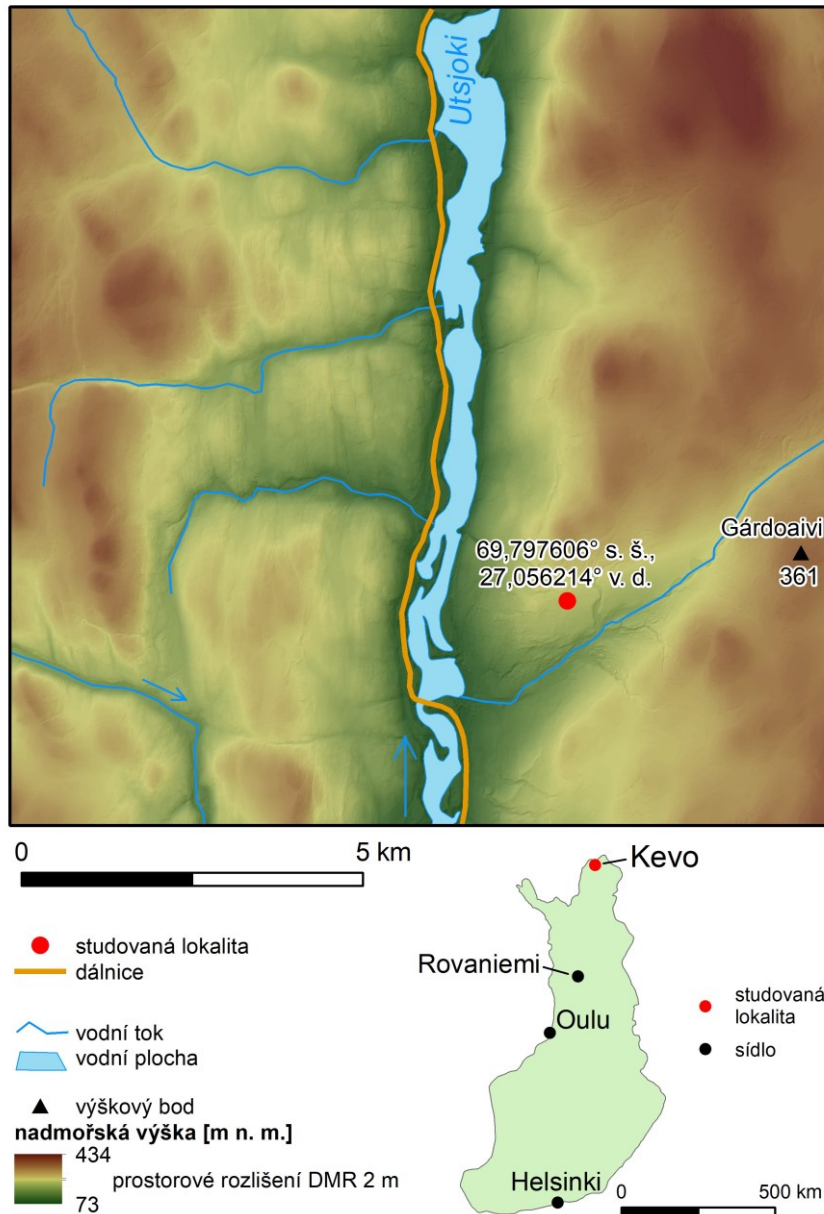
3.1 Geologické a geomorfologické poměry

Území geologicky náleží do baltského štítu a do jeho geologické jednotky kolského masivu. Zdejší geologické podloží lze stručně charakterizovat jako prekambriického stáří, hluboce metamorfované, bohaté na oxid křemičitý. Oblast je ale při detailnějším pohledu geologicky pestrá – nachází se v ní jak velmi kyselé a na oxid vápenatý chudé ruly či granulity, tak amfibolity (Kallio 1975).

Oblast byla v průběhu kvartéru pokryta pevninským ledovcem. K jeho ústupu došlo před 10 000 lety. Glaciofluviální materiál byl uložen jako kamové terasy, eskerové valy a delty. Mrazové sruby mají při svém úpatí osypové kužely. Na svazích se nachází strukturní půdy se soliflukčními tvary (Kallio 1975). Charakteristickým krajinným prvkem jsou felly, zde nazývané jako tunturi. Jedná se o staré, silně erodované vyvýšeniny ohlazené ledovcem, často s plochým vrcholem. Jsou eliptického půdorysu a vyrůstají z jinak plochého okolí (Autio, Colpaert 2005).

Samotná oblast Kevo se sice nachází v polohách do 450 m n. m., avšak je poměrně vertikálně členitá (obrázek 1). Mezi dny příkrých říčních údolí a okolními vrcholky bývá převýšení až 200 m. Reliéfu dominuje kaňon řeky Utsjoki, jenž vytváří pomyslnou osu oblasti.

Obrázek 1 – Studovaná lokalita v rámci oblasti Kevo a celého Finska



Zdroj: vlastní zpracování na základě NLS (2023)

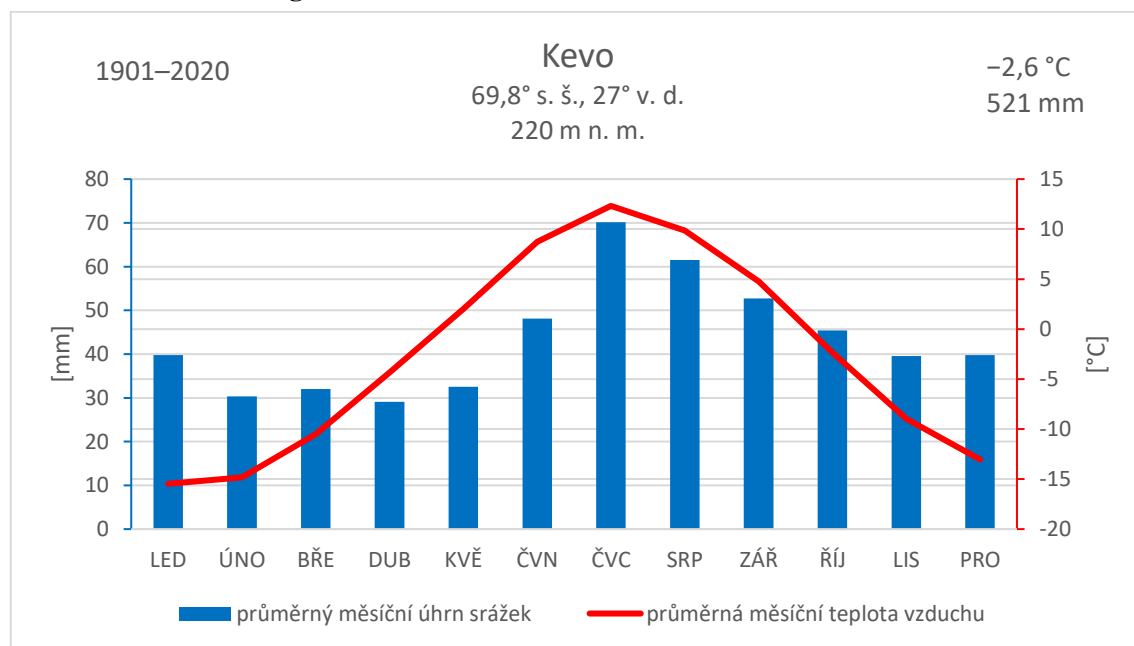
3.2 Klimatické poměry

Primárním klimatotvorným činitelem v oblasti Kevo je zeměpisná šířka. Jelikož se jedná o lokalitu, jež se nachází za severním polárním kruhem, dochází zde ke střídání polárního dne a polární noci, což zásadním způsobem ovlivňuje roční průběh teploty vzduchu. Oproti tomu, působení teplého Golfského proudu způsobuje mírnější charakter zdejšího podnebí, které je tak spíše boreální než polární. Členitost reliéfu širšího regionu zásadně ovlivňuje prostorové rozložení srážek i teplot – významným činitelem je v poledníkovém směru se táhnoucí Skandinávské pohoří. To je orografickou překážkou pro západní

proudění, kvůli čemuž se studovaná oblast nachází ve srážkovém stínu, a klima tak zde má kontinentálnější ráz. Přibližně 100 km vzdálený Severní ledový oceán vyrovnává vliv pevniny, nad kterou se tvoří systémy vysokého tlaku vzduchu způsobující teplá, slunečná léta a chladné zimy (Autio, Heikkinen 2002). V chráněných údolích často dochází k inverzi teploty vzduchu, což umožňuje výskyt na teplotu náročnějších rostlinných druhů (Kallio 1975).

Z webové služby KNMI Climate Explorer byla za období 1901–2020 (a za polygon 69,6–70° s. š., 26,7–27,3° v. d.) získána klimatická data (průměrné měsíční teploty vzduchu a celkové měsíční úhrny srážek). Průběhy zmíněných veličin v čase jsou zachyceny na přílohách O1 a O2. Z dat byla pro daný polygon (a sledované území) spočítána průměrná roční teplota vzduchu (−2,6 °C) a průměrný roční úhrn srážek (521 mm). Současně byl sestrojen klimadiagram (obrázek 2). V něm lze vidět, že nejchladnějším měsícem byl leden (−15,5 °C) a nejteplejším červenec (12,3 °C), během kterého též v průměru spadlo nejvíce srážek (70 mm) (KNMI 2021). Zhruba polovina ročních srážek spadne ve formě sněhu (Autio, Heikkinen 2002). Dle Köppenovy klasifikace klimatu v lokalitě panuje subpolární klima (*Dfc – boreální klima bez suchého období s chladným létem*). Během sledovaného období vzrůstaly průměrné teploty vzduchu všech měsíců (vyjma ledna), stejně jako v rámci jednotlivých měsíců (vyjma září) úhrny srážek. Nejvýraznější teplotní nárůst náležel do jarních měsíců. Průměrné roční teploty vzduchu se na počátku 20. století pohybovaly mezi −3 až −5 °C a o století později činily −1 až −3 °C. Roční úhrny srážek vzrostly přibližně o 200 mm (KNMI 2021).

Obrázek 2 – Klimadiagram oblasti Kevo za období 1901–2020



Zdroj: vlastní zpracování na základě KNMI (2021)

Poloha lokality 3° zeměpisné šířky za severním polárním kruhem znamená střídání polárního a polární noci. Polární noc – Slunce nevyhází nad obzor, nedopadají žádné přímé sluneční paprsky – zde trvá od 27. 11. do 15. 1. Polární den – Slunce nezapadá pod obzor – zde má trvání od 18. 5. do 25. 7. Mezi těmito obdobími (jaro, podzim) má Slunce spíše diurnální cyklus, ale jeho výška nad obzorem zůstává nízká (maximální – v poledne během rovnodennosti – činí 20°) (Pike, Pepin, Schaefer 2013). Takto omezená dostupnost světla (délka fotoperiody) má na začátek a průběh radiálního růstu stromů ve vysokých zeměpisných šířkách zásadní vliv (Huang et al. 2020).

3.3 Hydrologické poměry

Oblastí Kevo protéká v severojižním směru 60 km dlouhá řeka Utsjoki. Její tok vyplňuje dno 100 m hlubokého kaňonu, ve kterém se taktéž nachází mnoho velkých i malých, vzájemně propojených jezer. Řeka Utsjoki se při finsko-norské státní hranici vlévá do řeky Tana, jež posléze ústí do Severního ledového oceánu. Odtokový režim řeky Utsjoki má průběh typický pro vodní toky subarktických oblastí. Maximum průtoku (až 200 m³/s) je způsobeno táním sněhové pokrývky v době, kdy je půda ještě zmrzlá. Maximální průtoky se tak většinou vyskytují ve druhé polovině května, ale v některých letech jsou dosahovány až koncem června. V průběhu léta průtok klesá, s občasnými nárůsty vlivem bouřkových příválových srážek. V zimě je průtok malý a ročního minima je obvykle dosaženo v dubnu (až 10 m³/s) (Dankers 2003).

Sněhová pokrývka leží v oblasti Kevo přibližně od konce října. Odtávání sněhu je zde poměrně rychlé – úbytek sněhové pokrývky může činit více než 20 cm sněhu za den. Téměř 50 % sněhové pokrývky může odtát za 10 dní, za 30 dní roztaje v průměru 85 % sněhové pokrývky. V chráněných údolích sníh zcela odtaje v květnu či zkraje června, na okolních fellech k tomu dochází o několik týdnů dříve (Dankers 2003).

3.4 Půdní poměry

Půdními poměry náleží lokalita Kevo do centra rozšíření subarktických podzolů. Proces podzolizace je zde umožněn kyselou matečnou horninou prekambriického původu, kyselým jehličnatým opadem, poměrně vysokými letními teplotami a velkou propustností hrubého glaciálního materiálu. Vertikální přesun železa z horizontu E do horizontu B je zcela charakteristickým procesem v případě zdejších podzolů, které jsou vyvinuty především pod porosty břízy a borovice. V případě borových porostů je humusový horizont mocný jen 5 cm, jeho formou je mor. Pod ním ležící vybělený eluviální horizont mívá mocnost 3 cm. Níže položený horizont B, jenž je tvořen zejména tillem, je tmavě hnědé barvy a mocný přibližně 20 cm. Nejnižší ležící horizont C, půdotvorný substrát, má šedou barvu (Kallio 1975).

Zdejší půdy jsou chudé na dostupné živiny. V humusovém horizontu je patrná akumulace výměnného vápníku, hořčíku a draslíku, ale přítomnost těchto prvků je v podpovrchových horizontech značně omezená. Špatná dostupnost dusíku pro rostliny je indikována vysokým poměrem C/N, který činí 36–48. Půdy, kromě humusového horizontu, jsou také chudé na snadno přístupný fosfor (Kallio 1975).

3.5 Biogeografické poměry

Lokalita Kevo se nachází v biomu keříčkovité tundry subarktické zóny přibližně 60 km severně od polární hranice lesa. Pro studovanou oblast jsou charakteristické tři biotopy odvíjející se především od mikroklimatických podmínek. V prvním je dominantním druhem bříza pýřitá, která roste v polohách do 300–350 m n. m. V jejím podrostu se vyskytují keříky jako borůvka, šicha, rojovník. Poměrně hojné jsou i mechorosty. V hlavním i postranních kaňonech roste teplotně náročnější vegetace reprezentovaná především borovicí lesní. Ta je doplněna o keříky, trávy, lišejníky, houby. V polohách nad 350 m n. m., v oblasti tunturi, se vyskytují vřesoviště vyvinutá na tenké vrstvě tillu s četnými výchozy podložních hornin. Charakteristickým druhem je vřes, jenž bývá doprovázen dalšími zakrslými keříky. Hojní jsou zástupci rodu ostřice, dalšími trávami jsou sítina či smilka. Roste zde velký počet druhů lišejníků (Kallio 1975).

Podobně jako v jiných oblastech vysokých zeměpisných šířek (Pearson et al. 2013), i v lokalitě Kevo byly zaznamenány změny vegetační struktury ve spojitosti s nárůstem teplot vzduchu. Franke et al. (2019) s využitím družicových snímků zjistili, že od 80. let 20. století do současnosti došlo ke zvýšení podílu teplotně náročnějších druhů. Pozorovali šíření březových porostů (někdy i s příměsí jehličnanů) a keříků do vyšších poloh, které do té doby byly pokryty jen sporou, otevřenou subarktickou vegetací. V nižších polohách probíhalo zahušťování porostů břízy. Prokazatelný posun polární hranice jehličnanů ale zjištěn nebyl (Franke et al. 2019).

Významným způsobem ve využívání krajiny v oblasti Kevo je chov polodivokých sobů polárních, jejichž pastva je chápána jako důležitá disturbance a přirozená součást fungování zdejších ekosystémů (Kallio 1975). Bylo pozorováno, že spásání lišejníků soby v oligotrofních borových lesích severní Skandinávie (včetně lokality Kevo) může vést k mezotrofnímu charakteru stanoviště bohatého na mechy (Väre, Ohtonen, Oksanen 1995). Pozitivní i negativní dopady sobí pastvy na růst a celkový zdravotní stav stromů byly v oblasti severní Skandinávie zjištěny. Na lokalitách s pastvou byl zaznamenán o 20 % rychlejší růst borovice lesní než v případě nespásaných lokalit (Helle, Moilanen 1993; Macias Fauria et al. 2008). Když sobi ve sněhu hledají lišejníky, mohou obnažit semenáčky borovice, čímž jsou vystaveny poškození mrazem či nákaze houbovou chorobou (Helle, Moilanen 1993; Roturier, Bergsten 2006). Spásání lišejníků ale může

vést k rozvolnění lišejníkového patra, díky čemuž se mohou semenáčky borovice snáze růstově rozvíjet (Macias Fauria et al. 2008).

4 METODIKA

4.1 Odběr vzorků

Na konci vegetační sezóny 2018 byly s využitím Presslerova přírůstového nebozezu ve výšce 1 m nad bází kmene odebrány letokruhové vývrty. Celkem bylo odebráno 60 letokruhových vývrtů (sérii) borovice lesní. Odběr provedl vedoucí diplomové práce. U každého stromu byly zaznamenány jeho základní velikostní parametry (průměr kmene ve výšce 1 m, výška stromu, velikost koruny). Všechny vzorky byly odebrány ze stromů rostoucích na plochem povrchu v polohách 220–250 m n. m., z dominantních jedinců rostoucích v otevřeném zápoji. Stanoviště (69°47'51,463" s. š., 27°3'21,531" v. d.) bylo charakterizováno otevřeným zápojem a stromovým patrem budovaným borovicí a břízou. Půdy byly extrémně mělké podzoly.

4.2 Laboratorní zpracování vzorků

Laboratorní zpracování vzorků dřeva se odehrálo ve dvou fázích. První fáze (letokruhová úroveň) spočívala v nalepení vývrtů tracheidami kolmo na dřevěné lišty a v jejich následném zbroušení na příčném řezu. V dalším kroku došlo k naskenování vzorků a k poloautomatickému měření šířek letokruhů ve specializovaném softwaru *WinDENDRO*.

Na začátku druhé fáze (buněčná úroveň) bylo 5 vývrtů ze dřevěných lišt vyjmuta a napříč letokruhy rozřezáno na části dlouhé přibližně 1,5 cm s označením orientace radiálního směru vůči středu stromu. Jednotlivé vývrtové části byly odvodněny ve vzestupné alkoholové řadě a v xylenu, a poté ještě prosyceny roztaveným parafinem v peci předehřáté na 70 °C. Dílčí kroky v procesu odvodnění obsahuje tabulka 1. Následující krok spočíval ve vložení vývrtových částí do kovových histologických komůrek na nahřívací desce o teplotě 65 °C a jejich zalití roztaveným parafinem o přibližné teplotě 70 °C. Po zorientování tracheid vývrtových částí kolmo na dno komůrek došlo k přenesení komůrek na mrazicí desku, kde byly šokově zmrazeny a pro úplné ztuhnutí parafínu ještě na dobu několik hodin vloženy do mrazáku s teplotou –15 °C.

Zhotovené parafinové bločky byly vyjmuty z komůrek a očištěny o přebytečný parafín. Na rotačním mikrotomu byly z jednotlivých bloček vytvořeny histologické řezy o přibližné tloušťce 15 µm. Tyto řezy byly posléze přemístěny na podložní sklíčka s naneseným *Albumin-Glycerolem* jakožto adhezivem a zakápnuty destilovanou vodou. Na dobu několika hodin byla podložní sklíčka umístěna na nahřívací desku, a to nejen za účelem odpaření vody, ale též pro narovnání a přichycení řezů na dané podložní sklíčko. Vyschlé řezy byly pro odstranění parafínu zavodněny sestupnou alkoholovou řadou a ponořeny do safraninu pro obarvení lignifikovaných buněčných stěn. Následně došlo

k opětovnému odvodnění řezů vzestupnou alkoholovou řadou s o něco kratším časovým trváním než při zavodnění. Posléze byly řezy zality *Euparalem* jakožto montovacím médiem pro mikroskopii, překryty krycím sklíčkem a přeneseny do pece o teplotě 70 °C pro jejich vytvrzení, kde byly ponechány po dobu alespoň 6 hodin pro vytvoření trvalých histologických preparátů.

Tabulka 1 – Vzestupná a sestupná alkoholová řada

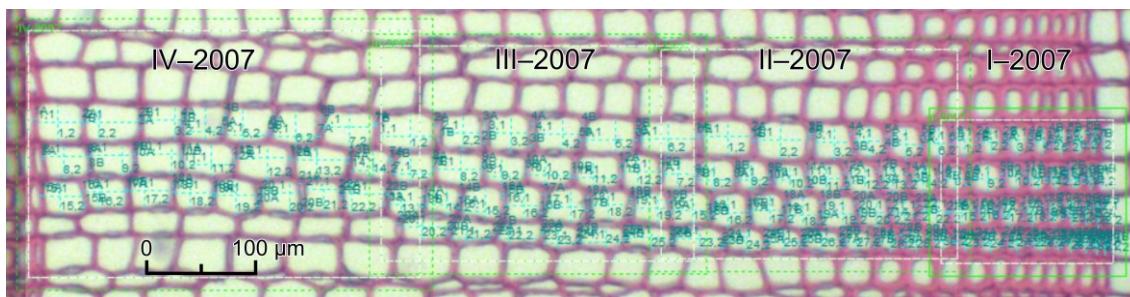
Trvání [min]	Přípravek	Trvání [min]
120	ethanol 70%	5 ▲
120	ethanol 70% čistý	-
90	ethanol 90%	5
90	ethanol 90% čistý	-
90	ethanol 96%	5
90	ethanol 100%	-
90	ethanol 100% čistý	5
90	xylen	5
90	xylen	5
90	xylen čistý	-
120	parafin	-
▼ 120	parafin čistý	-

Zdroj: Rossi, Anfodillo, Menardi (2006)

4.3 Laboratorní analýza vzorků

V softwaru *INFINITY CAPTURE* byly trvalé preparáty postupně nasnímány s využitím kamery Lumenera INFINITY1 připojené k binokulárnímu mikroskopu. Aby jednotlivé snímky utvářely celistvý obraz vícero na sebe navazujících letokruhů, byly manuálně spojeny ve větší snímek v softwaru *GIMP*. Posléze již byly takto upravené snímky nahrány do specializovaného softwaru *WinCELL*, kde byly manuálně spočítány průměrné počty buněk v radiálním směru (RF) a poloautomaticky změřeny plochy lumenů tracheid (LA) a šířky stěn tracheid (CWT). Každý letokruh byl za tímto účelem rozdělen do čtyř sektorů o přibližně stejném počtu tracheid v radiálním směru. Protože tento proces probíhal ve směru od borky do středu stromu, sektory pokrývající konec letokruhu (poslední buňky letního dřeva) dostaly označení I, následovaly sektory II, III a sektory IV, které pokrývaly začátek letokruhu (první buňky jarního dřeva) (obrázek 3). Z důvodu výrazné časové a procesní náročnosti byl takto analyzován jen 1 z 5 zpracovaných vývrtů, jenž pokrýval období 1960–2018.

Obrázek 3 – Buněčné sektory v rámci letokruhu



4.4 Statistická analýza vzorků

Pro statistickou analýzu vzorků a tvorbu většiny grafů byl využit software *RStudio* se specializovanými balíky pro dendrochronologii. V případě grafů se jednalo o balík *ggplot2*.

4.4.1 Letokruhová úroveň

Z naměřených šířek letokruhů byl odstraněn věkový růstový trend (proces „detrendování“) za pomoci funkce *spline* s délkou okna 50 let (balík *dplR*). Následně byl spočítán poměr pozorované vůči proložené délce letokruhu v daném roce, čímž byly získány indexy šířek letokruhů (RWI). Spočítány byly též základní statistiky detrendovaných dat pro posouzení jejich vhodnosti pro sestavení letokruhové chronologie. Robustním průměrem letokruhových sérií vznikly standardní (s autokorelací mezi sousedními letokruhy) i reziduální (autokorelace odstraněna) letokruhové chronologie. Hodnoty statistických parametrů $Rbar$ (0,279) a EPS (0,915) ukázaly, že sestavené letokruhové chronologie dostatečně reprezentují dílčí letokruhové série použité k jejich vytvoření.

Pro standardní letokruhovou chronologii byly za období 1901–2018 spočítány korelační vztahy s průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a s celkovými měsíčními úhrny srážek (balík *treeclim*). Do výpočtu korelací byly zahrnuty měsíce od června roku předcházejícího tvorbě letokruhu po září roku, kdy se letokruh vytvořil. Pro označení jednotlivých měsíců byly využity zkratky jejich názvů, kdy v případě měsíců roku předcházejícího tvorbě letokruhu začínaly zkratky velkým písmenem a následující dvě písmena byla malá, zkratky měsíců aktuálního roku byly velkými písmeny. Pro možnost vyhodnocení stability vlivu klimatického prvku na růst v průběhu času byly rovněž spočítány klouzavé korelace s délkou okna 35 let a velikostí posunu okna o 1 rok.

4.4.2 Buněčná úroveň

Pro naměřené hodnoty dendroanatomických parametrů LA a CWT jednotlivých tracheid byly spočítány aritmetické průměry za příslušné sektory. Pro tyto průměrné hodnoty byly vypočteny základní statistické ukazatele (minimum, maximum, směrodatná odchylka, variační koeficient), čehož bylo následně využito pro vyhodnocení jejich meziroční

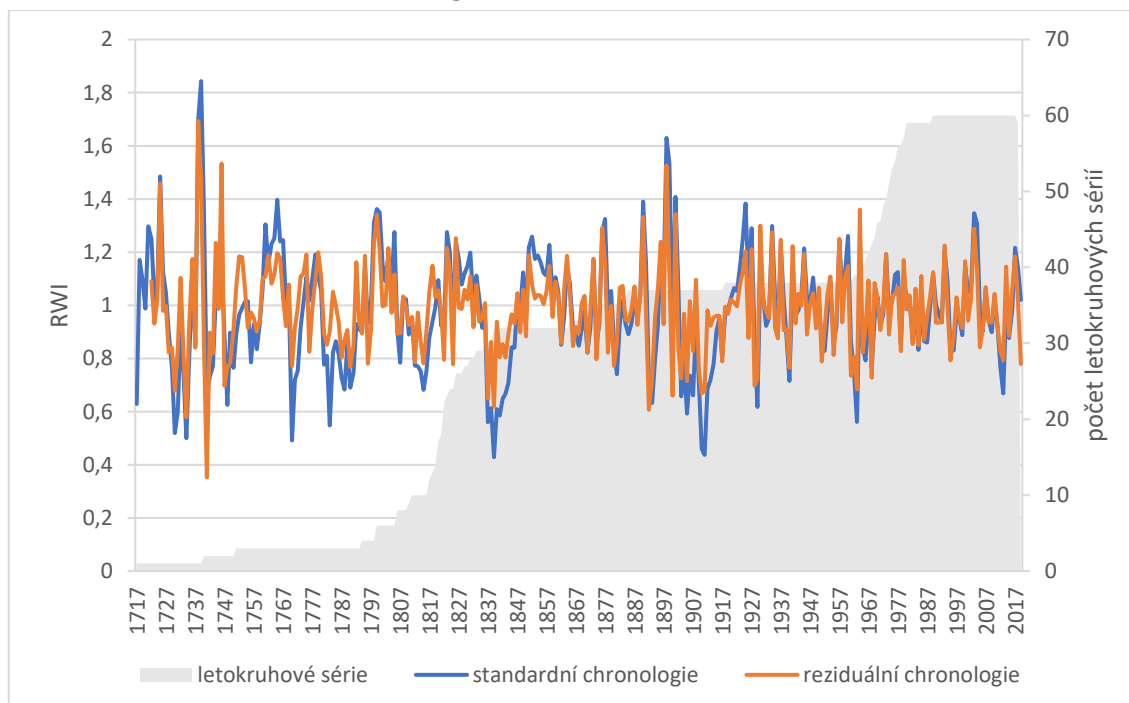
variability v rámci sektorů i pro jejich porovnání napříč sektory (meziroční poměry směrodatné odchylky a variačního koeficientu). Za období 1960–2018 byly spočítány korelace mezi průměry sledovaných dendroanatomických parametrů a průměrnými měsíčními teplotami vzduchu, respektive celkovými měsíčními úhrny srážek, opět v rozsahu období od června předcházejícího roku po současné září. Pro vyhodnocení stability vlivu klimatického prvku na růst v průběhu času byly opět spočítány klouzavé korelace s délkou okna 25 let a velikostí posunu okna o 1 rok. Dendroanatomické parametry byly ale navíc ještě korelovány se staničními meteorologickými daty (s průměrnými denními teplotami vzduchu a s celkovými denními úhrny srážek) (balík *dendroTools*). Při tomto výpočtu bylo pořadí dne středu okna v rozmezí od prvního dne roku přecházejícího po poslední den roku současného, délka onoho okna se prodlužovala od 30 do 90 dní.

5 VÝSLEDKY

5.1 Letokruhová data

Vytvořené letokruhové chronologie jsou na obrázku 4. Ze srovnání obou chronologií vyplynulo, že křivka reziduální chronologie oscilovala okolo průměrné hodnoty RWI značně méně než křivka standardní chronologie, která naopak dosahovala výraznějších amplitud. V průběhu obou křivek došlo k zachycení období s nadprůměrně i podprůměrně širokými letokruhy. Vyšších hodnot RWI bylo dosaženo obzvláště ve 20. letech 20. století (především roky 1923, 1924, 1925, 1927), na přelomu 50. a 60. let 20. století (1957, 1959, 1960) a na počátku 21. století (2000, 2003, 2004). Nižší hodnoty RWI byly zaznamenány zejména na počátku 20. století (především mezi roky 1903–1913) a později v letech 1962 a 1963 či 2012 a 2013. V raných úsecích chronologie se sice našly ještě vyšší i nižší hodnoty RWI, avšak tato období pokrývaly 1–2 letokruhové série, což hodnoty RWI značně zkreslilo, tudíž nebyly vhodné pro meziroční srovnání. Oproti tomu, na letokruhové chronologii se zásadním způsobem podílely dvě generace stromů pocházející ze 30. let 19., respektive 50. let 20. století. Od 2. poloviny 20. století (a s nárůstem počtu letokruhových sérií) nebylo dosahováno výraznějších výkyvů hodnot RWI.

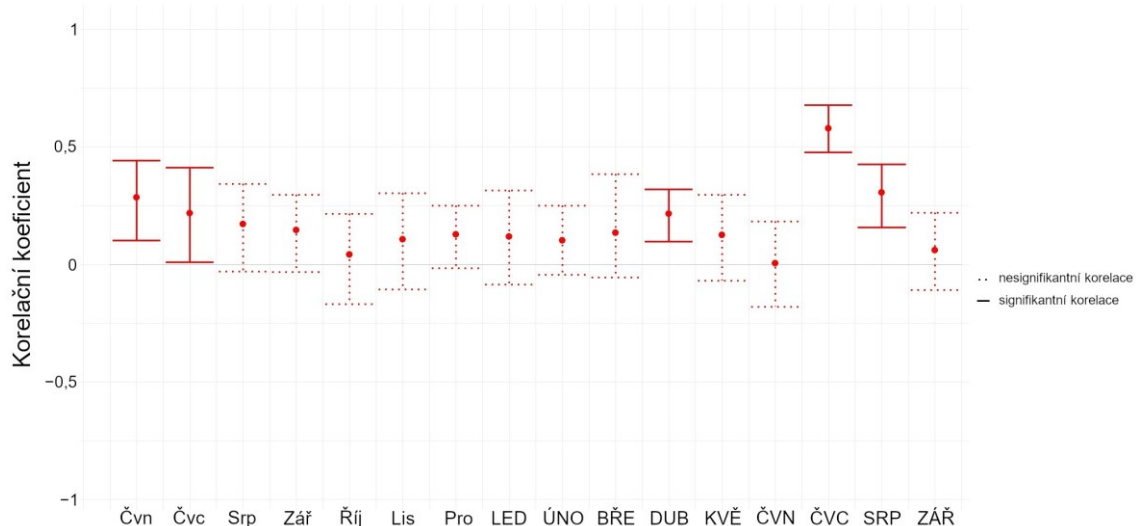
Obrázek 4 – Letokruhové chronologie borovice lesní z oblasti Kevo



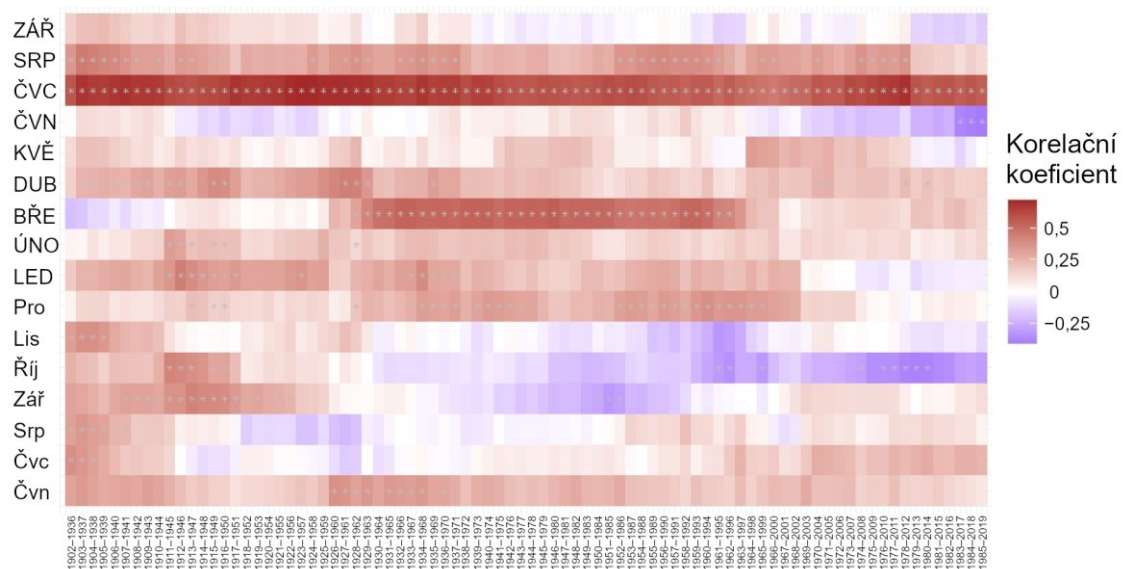
Z vypočítaných korelačních koeficientů jasně vyplynulo (obrázek 5), že zcela rozhodující klimatickou veličinou ovlivňující růst borovice lesní v oblasti Kevo (severní Skandinávie) v období 1901–2018 byla teplota vzduchu v červenci roku tvorby letokruhu ($R_{RWI-ČVC} = 0,58$). Statisticky signifikantní byly též teploty vzduchu v dubnu ($R_{RWI-DUB} =$

0,22) a srpnu aktuálního roku ($R_{RWI-SRP} = 0,30$), a současně v červnu ($R_{RWI-Čvn} = 0,29$) a červenci ($R_{RWI-Čvc} = 0,22$) předešlého roku (vše pozitivní korelační vztahy). V rámci klouzavých korelací (obrázek 6) se po celou dobu sledovaného období projevoval velmi silný pozitivní vliv červencových teplot vzduchu. Slabší pozitivní vliv vzešel pro teploty v srpnu, signifikantně ve druhé třetině časových oken ještě působily březnové teploty.

Obrázek 5 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a šířkami letokruhů borovice lesní v oblasti Kevo během období 1901–2018



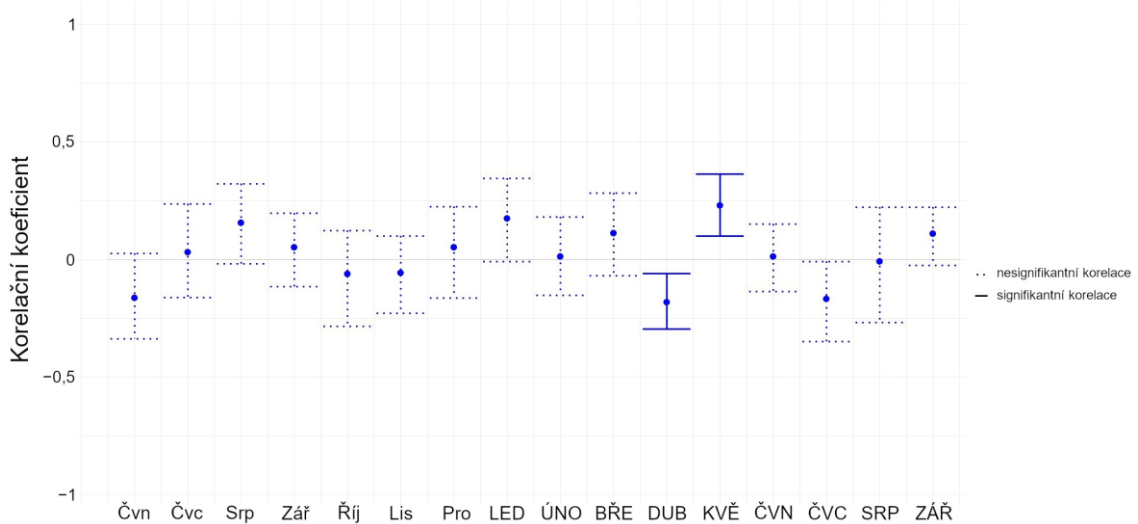
Obrázek 6 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a šířkami letokruhů borovice lesní v oblasti Kevo během období 1901–2018



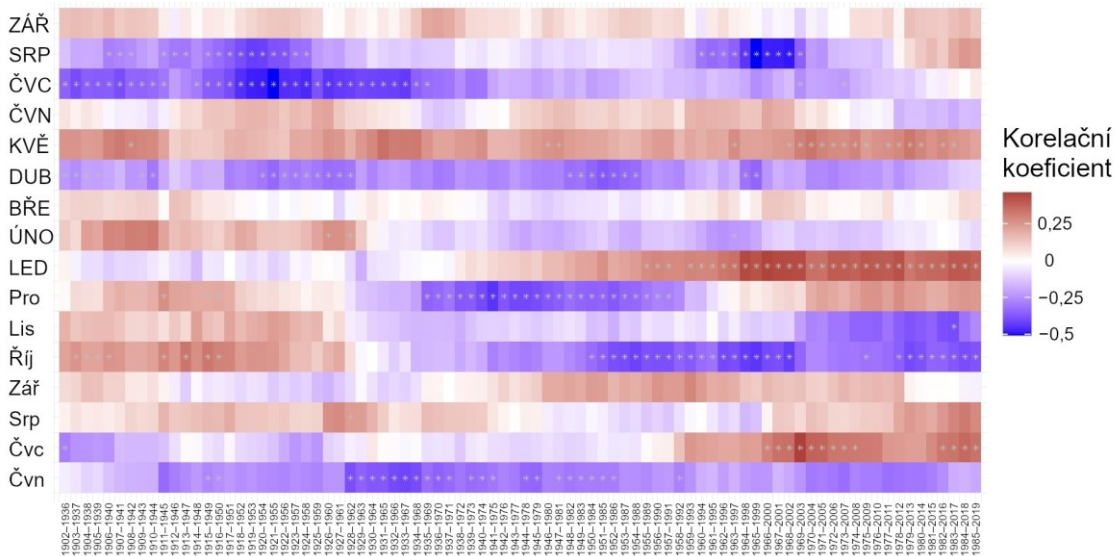
Statisticky signifikantní korelace mezi srážkovými úhrny a přírůsty letokruhů (obrázek 7) byly zjištěny pro květen ($R_{RWI-KVĚ} = 0,23$) a duben ($R_{RWI-DUB} = -0,18$) aktuálního roku. Klouzavé korelace (obrázek 8) ukázaly spíše negativní vliv měsíčních srážkových úhrnů na šířky letokruhů (současný duben, červenec a srpen, předcházející červen, říjen a prosinec), signifikantně ale vždy jen v přibližně jedné třetině časových

oken. Prokazatelné déletrvající pozitivní působení srážek bylo zjištěno pouze ve třetí třetině časových oken ledna.

Obrázek 7 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a šířkami letokruhů borovice lesní v oblasti Kevo během období 1901–2018



Obrázek 8 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a šířkami letokruhů borovice lesní v oblasti Kevo během období 1901–2018



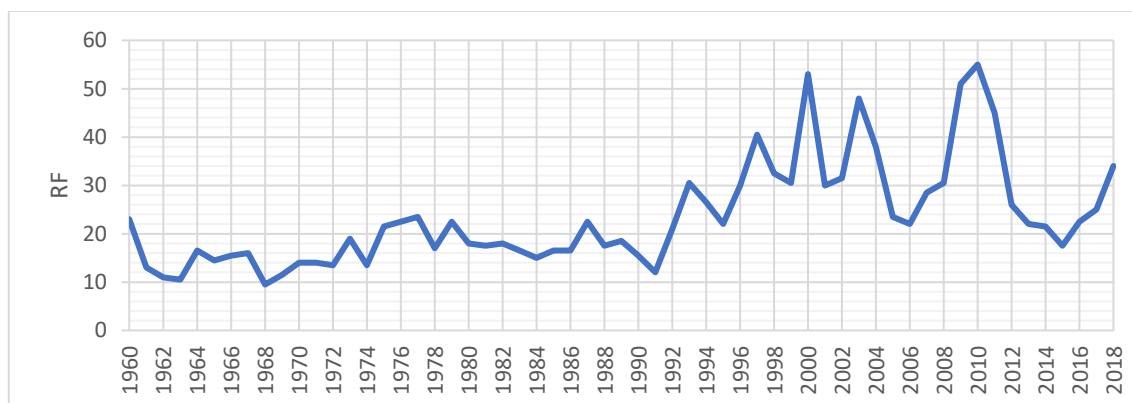
5.2 Dendroanatomická data

Sledovaný jedinec borovice lesní měl při odběru vývrtnu svého dřeva stáří 194 let (svůj růst započal v roce 1824), přičemž další dendroanatomické analýzy probíhaly s letokruhy od roku 1960 dále (tedy s třetí třetinou jeho tehdejšího věku). V dendroanatomických datech nebyl věkový trend prokazatelně zjištěn, proto standardizace pro jeho odstranění nebyla provedena. S klimatickými daty byla korelována jen nestandardizovaná (tzv. „nedetrendovaná“) dendroanatomická data.

5.2.1 Průměrné počty tracheid v letokruhu v radiálním směru

Průměrné počty tracheid v letokruhu v radiálním směru (RF) se ve sledovaném období pohybovaly od RF = 9,5 (r. 1968) až po RF = 55 (r. 2010) (obrázek 9). Mezi roky 1960–1990 RF nabývalo hodnot RF = 9,5–23,5, výkyvy hodnot RF byly poměrně malé. Od počátku 90. let 20. století začaly být letokruhy tvořeny vyšším počtem buněk dřeva (výkyvy RF hodnot se zvětšily také).

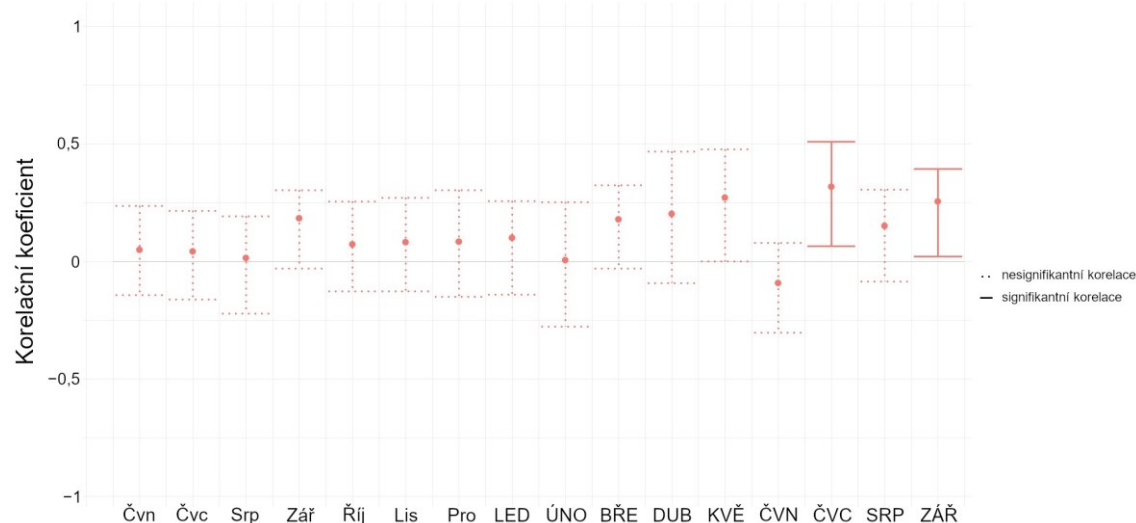
Obrázek 9 – Průměrný počet tracheid v letokruhu v radiálním směru u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



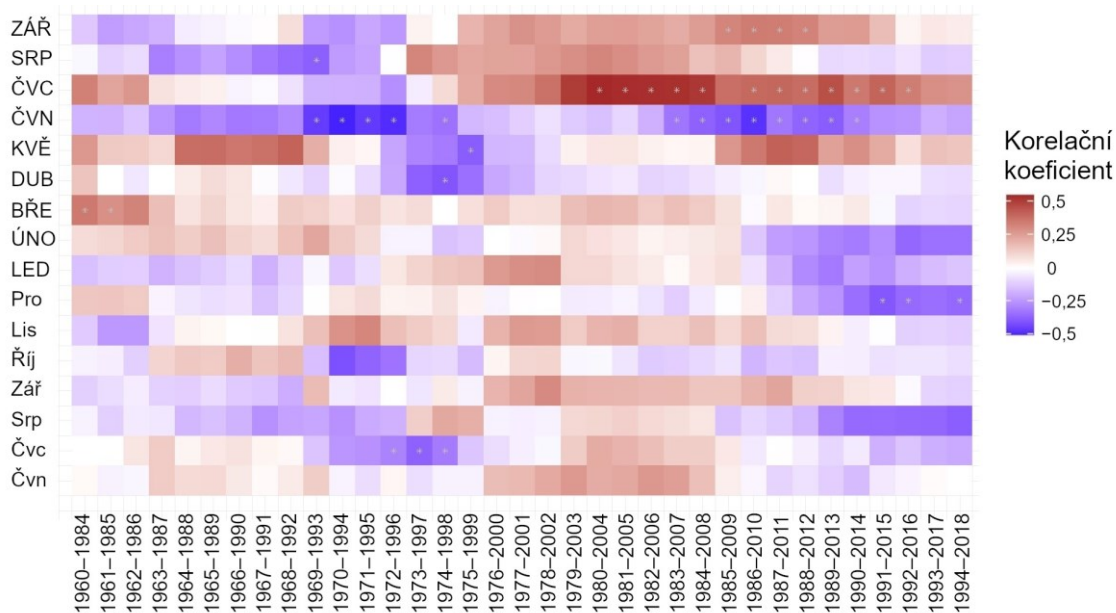
Vliv teploty vzduchu

Korelační vztahy mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami RF (obrázek 10) ukázaly pozitivní vliv červencových teplot na počet buněk dřeva ($R_{RF-ČVC} = 0,32$) – statisticky signifikantní pozitivní působení bylo v klouzavých korelacích zaznamenáno od 80. let 20. století (obrázek 11). V pozdějších časových oknech bylo zjištěno signifikantní negativní působení teplot v červnu. Signifikantním byl též vztah se zářijovými teplotami ($R_{RF-ZÁŘ} = 0,25$).

Obrázek 10 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018

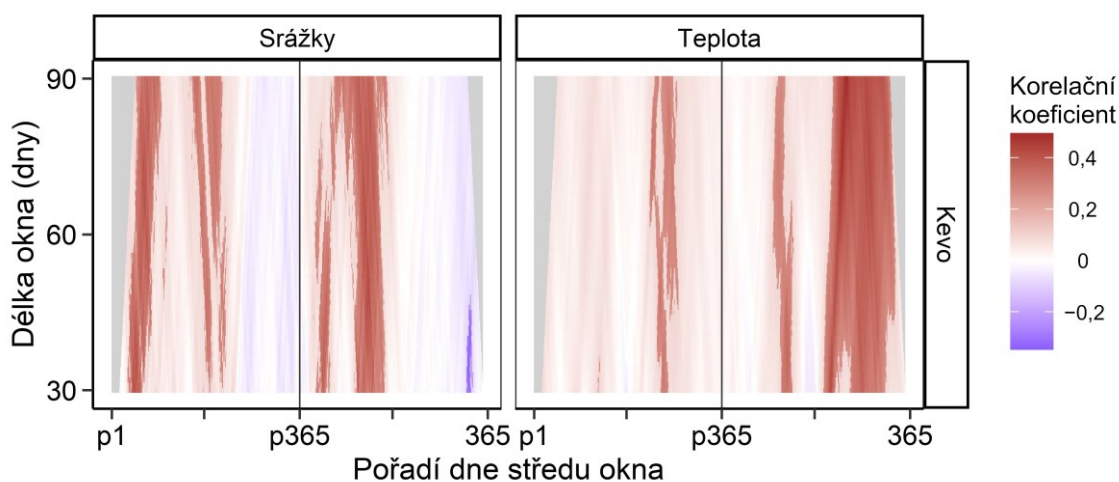


Obrázek 11 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



Silné pozitivní denní korelace mezi hodnotami RF a teplotami vzduchu (obrázek 12) byly v celém rozsahu délek oken zjištěny pro období druhé poloviny současného roku. Pozitivní denní korelace též vzešly pro období současného května a předcházejícího září.

Obrázek 12 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018

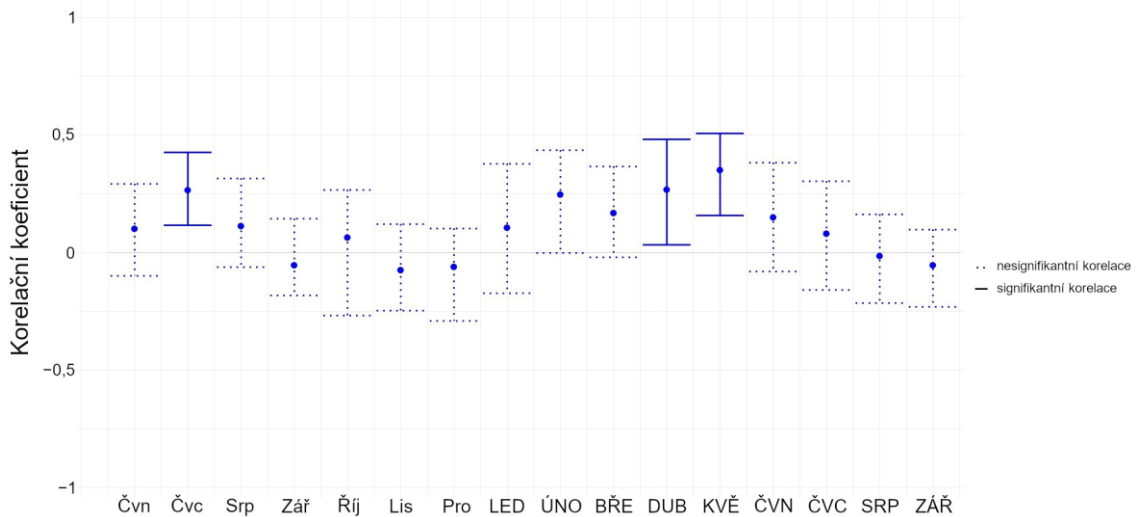


Vliv srážek

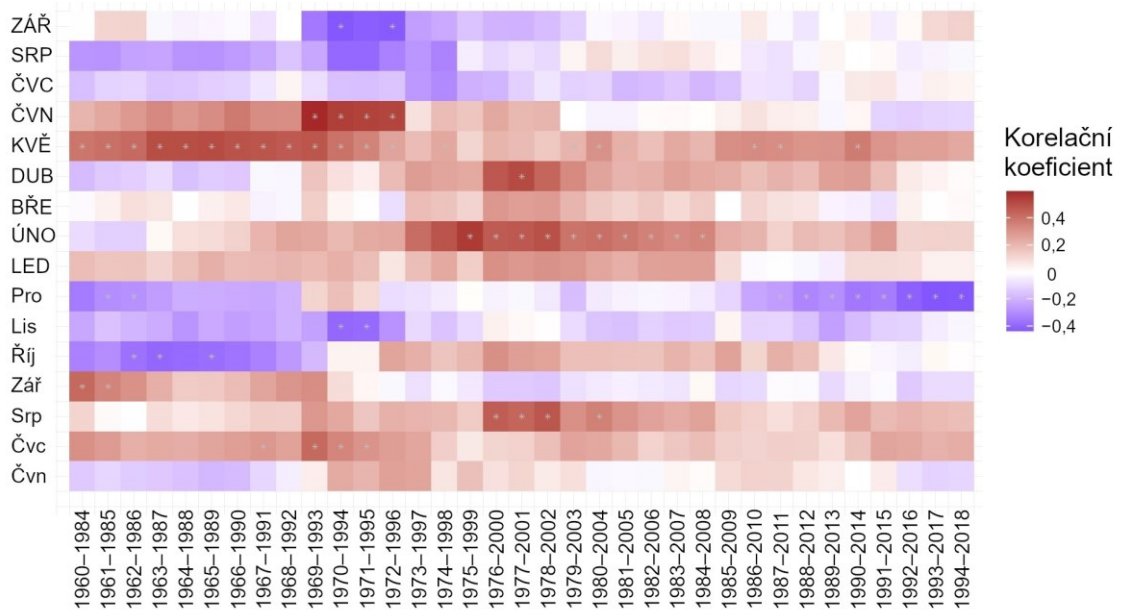
Signifikantně pozitivní vliv na počet buněk dřeva (obrázek 13) měly srážky spadlé v červenci předešlého roku ($R_{RF-Čvc} = 0,26$) a též srážky, které spadly v dubnu ($R_{RF-DUB} = 0,27$) a květnu ($R_{RF-KVĚ} = 0,35$) roku tvorby buněk. V případě květnových srážek byly signifikantní pozitivní klouzavé korelace (obrázek 14) zjištěny pro první třetinu

sledovaného období. V jeho druhé třetině měly pozitivní vliv na počet buněk dřeva zase únorové srážky.

Obrázek 13 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



Obrázek 14 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami RF u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018

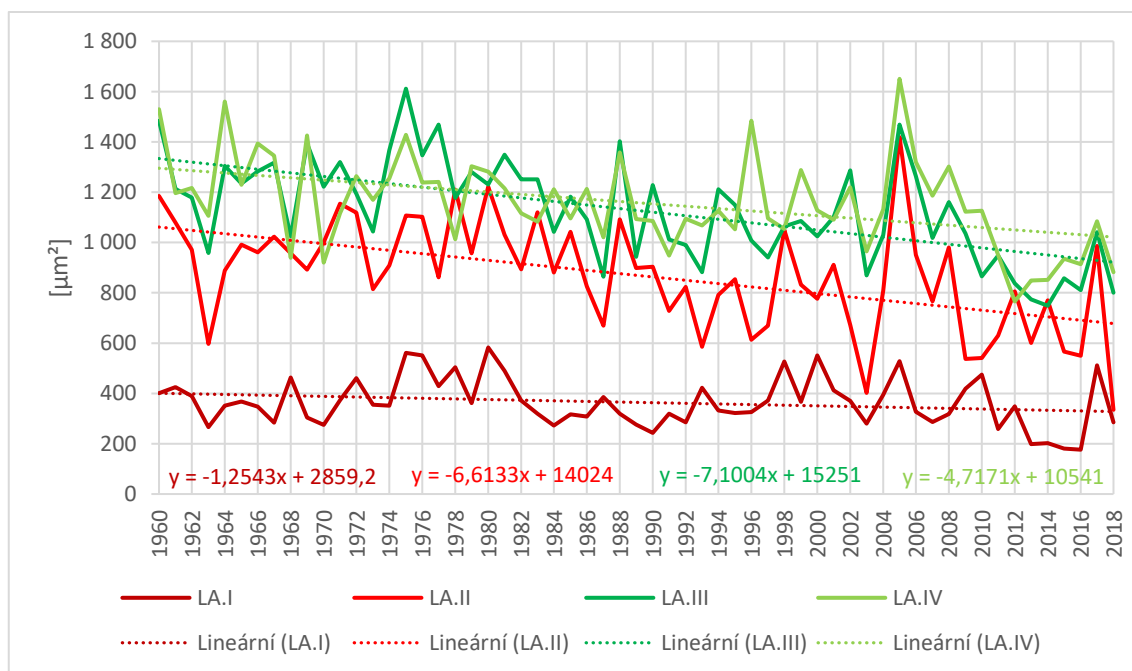


Mezi hodnotami RF a srážkovými úhrny byly silné pozitivní denní korelace (obrázek 12) zaznamenány v období od konce dubna do konce června současného roku (30denní okno), respektive od poloviny března do konce června (90denní okno). V předešlém roce ještě pozitivně působily srážky v období února a v 90denním okně se též projevil pozitivní vliv srážek v období vrcholného léta.

5.2.2 Plochy lumenů tracheid

Průměrné plochy lumenů buněk dřeva pozorovaného jedince se v průběhu sledovaného období (a tedy i s rostoucím věkem stromu) v rámci všech čtyř buněčných sektorů spíše zmenšovaly (obrázek 15). V rámci jednotlivých letokruhů docházelo ve směru od začátku jarního po konec letního dřeva k charakteristickému zmenšování ploch lumenů. V sektorech s buňkami jarního dřeva (IV a III) se průměrná plocha lumenu (LA) pohybovala od $LA.IV_{2012} = 766 \mu\text{m}^2$ po $LA.IV_{2005} = 1\,651 \mu\text{m}^2$ a od $LA.III_{2014} = 749 \mu\text{m}^2$ po $LA.III_{1975} = 1\,612 \mu\text{m}^2$. V rámci sektorů s buňkami letního dřeva (II a I) dosahovala průměrná plocha lumenu rozmezí od $LA.II_{2018} = 335 \mu\text{m}^2$ po $LA.II_{2005} = 1\,419 \mu\text{m}^2$ a od $LA.I_{2016} = 176 \mu\text{m}^2$ po $LA.I_{1980} = 583 \mu\text{m}^2$. Nejnižší hodnota variačního koeficientu pro ukazatel LA byla zjištěna v případě sektoru IV ($v_{xLA.IV} = 15,7\%$), pro sektor I byla naopak hodnota variačního koeficientu nejvyšší ($v_{xLA.I} = 26,7\%$). Největší rozpětí podílů hodnot ukazatele LA pro srovnání meziroční variability sektorů vzešlo pro sektor II – zejména vlivem nejvyššího meziročního podílu v rámci všech sektorů, kdy hodnota LA za rok 2017 byla téměř trojnásobná oproti roku 2018 ($LA.II_{2017/2018} = 986 \mu\text{m}^2/335 \mu\text{m}^2$). Rok 2017 figuroval též v sektoru I, kde byl pozorován nejnižší meziroční podíl, protože hodnota LA za rok 2016 byla oproti roku 2017 třetinová ($LA.I_{2016/2017} = 176 \mu\text{m}^2/512 \mu\text{m}^2$). Oba sektory s převážně jarním dřevem byly v meziročních podílech vyrovnanější.

Obrázek 15 – Průměrné plochy lumenů tracheid v letokruhu v radiálním směru za jednotlivé buněčné sektory u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



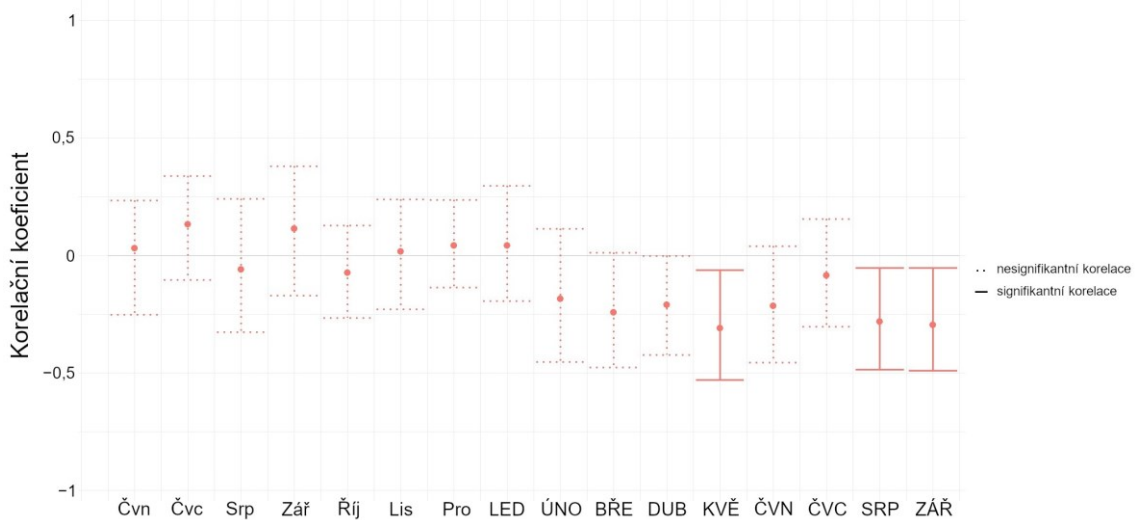
Při srovnání letokruhů měl nejnižší směrodatnou odchylku ten za rok 2012 ($\sigma_{LA.2012} = 198 \mu\text{m}^2$), nejnižší variační koeficient byl ale určen pro letokruh 1998 ($v_{xLA.1998} =$

24,8 %). Nejvyšší směrodatná odchylka vzešla pro letokruh za rok 1964 ($\sigma_{LA.1964} = 457 \mu\text{m}^2$), letokruh 1996 měl nejvyšší variační koeficient ($v_{xLA.1996} = 50,7 \%$). Při meziročním srovnání letokruhových směrodatných odchylek vzešel nejvyšší poměr za dvojici let 1967 a 1968 ($\sigma_{LA.1967/1968} = 428 \mu\text{m}^2/223 \mu\text{m}^2$) a nejnižší hned za následující rok 1969 ($\sigma_{LA.1968/1969} = 223 \mu\text{m}^2/456 \mu\text{m}^2$). Na úplném konci sledovaného období byla pozorována obdobná situace v případě meziročního srovnání letokruhových variačních koeficientů, kdy nejvyšší poměr byl zjištěn za dvojici let 2016 a 2017 ($v_{xLA.2016/2017} = 46,5 \%/25,4 \%$) a nejnižší opět za hned následující rok 2018 ($v_{xLA.2017/2018} = 25,4 \%/46,5 \%$). V delším časovém trendu docházelo mezi letokruhy k pozvolnému poklesu směrodatné odchylky a nepatrnému nárůstu hodnot variačního koeficientu.

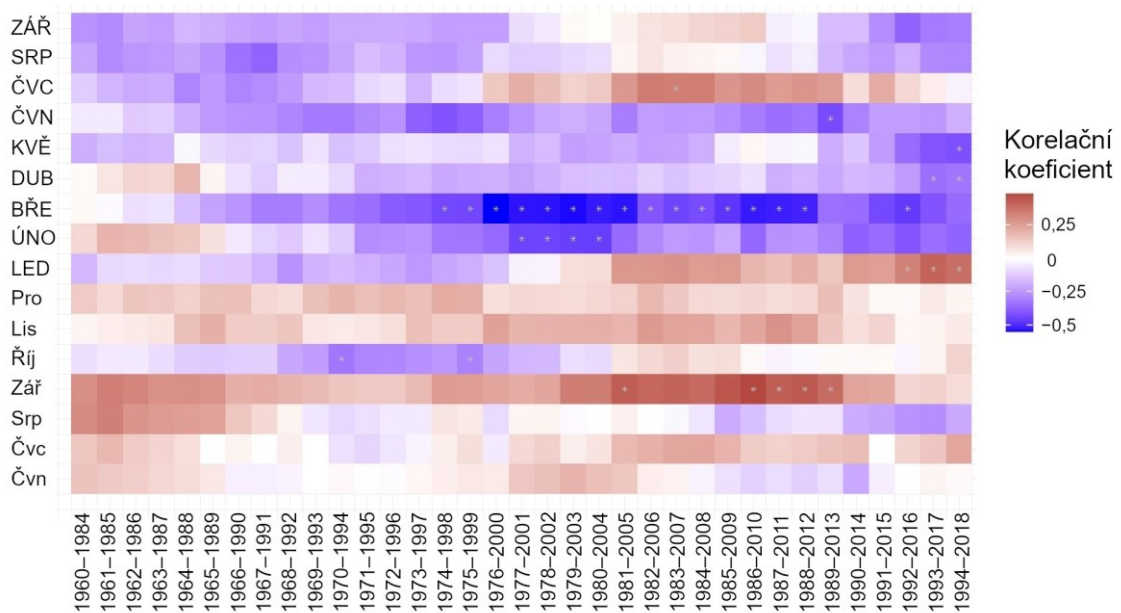
Vliv teploty vzduchu

Průměrné měsíční teploty vzduchu měly na hodnoty LA spíše negativní vliv. V případě květnových teplot byly pozorovány signifikantní negativní korelační vztahy ve všech čtyřech buněčných sektorech ($R_{LA.IV-KVĚ} = -0,25$, $R_{LA.III-KVĚ} = -0,33$, $R_{LA.II-KVĚ} = -0,43$, $R_{LA.I-KVĚ} = -0,31$), ačkoli prokazatelná závislost byla vždy zaznamenána až od 90. let 20. století, kdy byl nárůst teplot vzduchu doprovázen poklesem hodnot LA. Buněčný sektor IV (příloha O3) vykazoval signifikantní negativní vztah s teplotami v předcházejícím listopadu ($R_{LA.IV-LIS} = -0,24$) s poměrně silným působením v první polovině sledovaného období (příloha O4). V buněčném sektoru III (příloha O5) byl signifikantní pouze současný květen, v klouzavých korelacích (příloha O6) nebyl žádný z měsíců významný. Buněčný sektor II (příloha O7) sice byl v celkovém ohledu negativně ovlivňován dubnovými teplotami ($R_{LA.II-DUB} = -0,26$), ale jejich vliv byl v časových oknech vyhodnocen jako neutrální (příloha O8). K tomu navíc byl v přibližné třetí čtvrtině časových oken pozorován signifikantní negativní vztah vůči teplotám v březnu a současně pro poslední čtvrtinu sledovaného období byly zjištěny signifikantní pozitivní korelace s teplotami v předcházejícím říjnu. V buněčném sektoru I (obrázek 16) měly signifikantní negativní vliv teploty v srpnu ($R_{LA.I-SRP} = -0,28$) a září ($R_{LA.I-ZÁŘ} = -0,30$). Ve druhé polovině časových oken klouzavých korelací (obrázek 17) bylo též pozorováno velmi silné signifikantní negativní působení teplot v březnu.

Obrázek 16 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



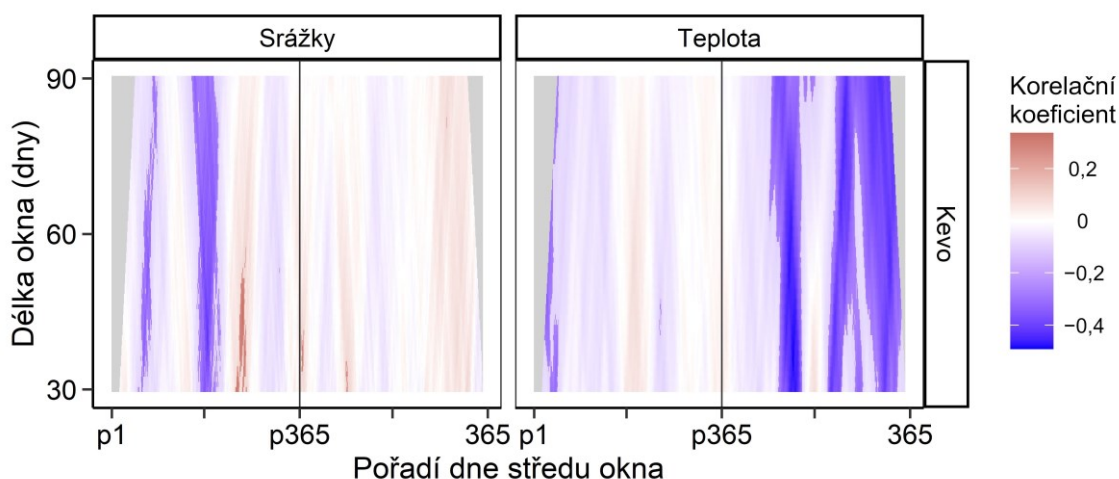
Obrázek 17 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



Průměrné denní teploty vzduchu měly na hodnoty LA též negativní vliv. V buněčném sektoru IV (příloha O9) se projevil především ve druhé polovině předešlého roku, během níž se směrem do delších časových oken spojil v souvislé období probíhající od poloviny srpna po konec října. V buněčném sektoru III (příloha O10) bylo silnější negativní působení zjištěno v předešlém i současném roce, a to v celém rozpětí délek časových oken. V předešlém roce se jednalo o rozmezí konce května až poloviny června (30denní okno), respektive konce dubna až poloviny června (90denní okno), a o období od poloviny srpna po začátek října (30denní okno), respektive od začátku srpna po polovinu

října (90denní okno). V současném roce vzešly silnější negativní korelace pro období od začátku května po polovinu června (30denní okno), respektive od začátku dubna po konec června (90denní okno), a pro období od poloviny září po polovinu října (30denní okno), respektive od začátku srpna po začátek listopadu (90denní okno). V buněčném sektoru II (obrázek 18) byly silnější negativní korelace pozorovány mezi začátkem dubna až koncem května současného roku a taktéž v jeho druhé polovině. V buněčném sektoru I (příloha O11) docházelo k silnějšímu negativnímu působení denních teplot v obdobích současného roku – od konce února po polovinu března (30–60denní okno), od začátku května po konec června (30denní okno), respektive od poloviny března po konec července (90denní okno), a od poloviny srpna po polovinu září.

Obrázek 18 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018

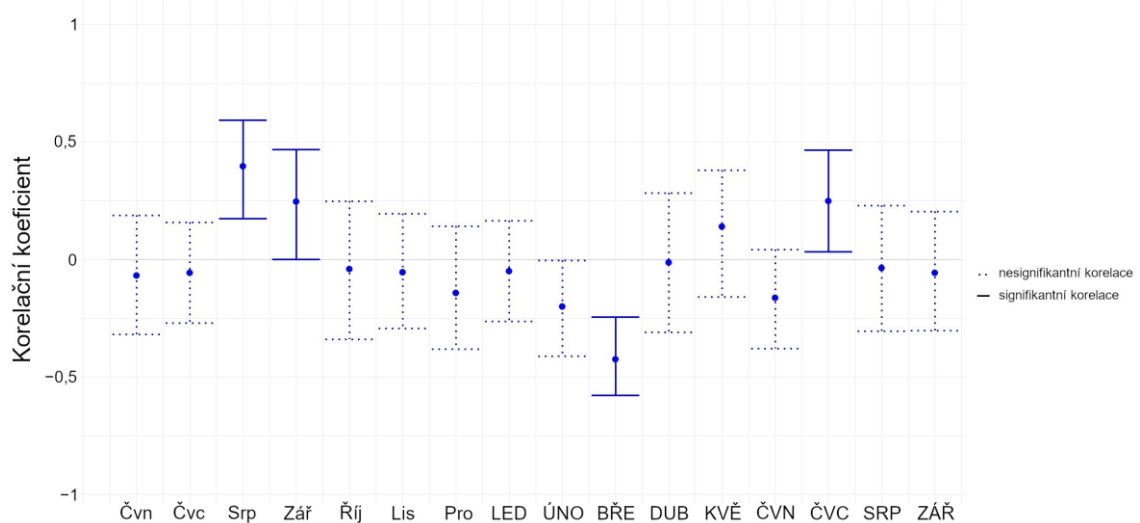


Vliv srážek

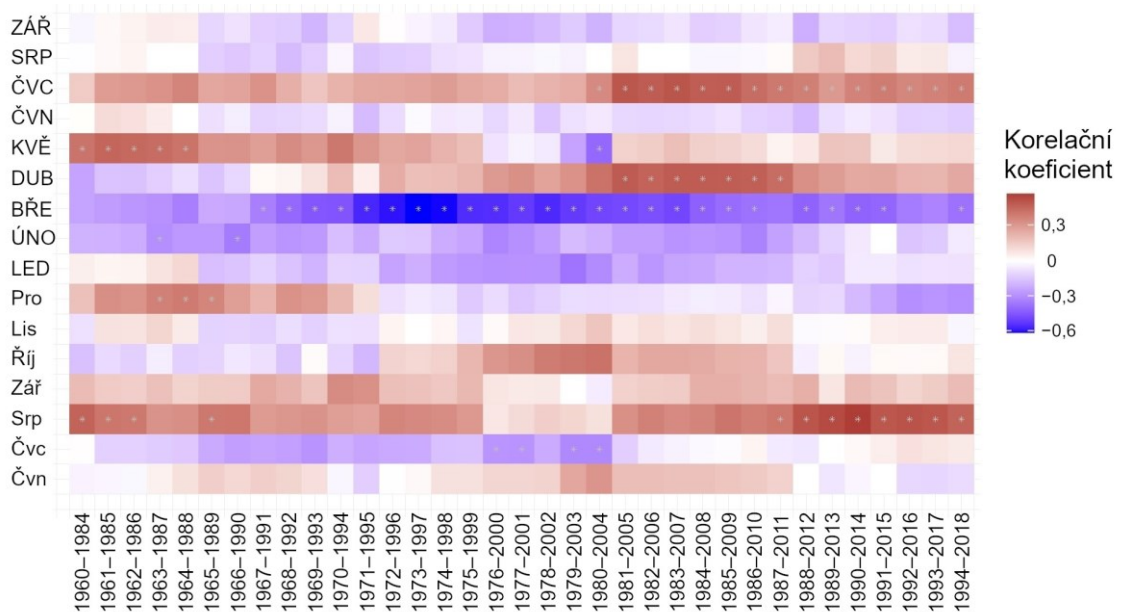
Mezi měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA byly zjištěny pozitivní i negativní korelační vztahy. Ačkoli směr a síla závislosti se mezi jednotlivými buněčnými sektory spíše lišily, vliv srážek spadlých během měsíců na konci předcházejícího roku byl napříč celým letokruhem často hodnocen jako signifikantní. V buněčném sektoru IV (obrázek 19) měly signifikantní pozitivní vliv srážky za předcházející srpen ($R_{LA.IV-Srp} = 0,39$), září ($R_{LA.IV-Zář} = 0,25$) a za současný červenec ($R_{LA.IV-ČVC} = 0,25$), jenž signifikantně působil během druhé poloviny studovaného období (obrázek 20). To srážkové úhrny aktuálního března působily silně negativně po celou dobu studovaného období ($R_{LA.IV-BŘE} = -0,43$). Šest měsíčních srážkových úhrnů vykazovalo signifikantní korelační vztahy v případě sektoru III (příloha O12) – jen u srážek za předešlé září se jednalo o pozitivní vztah ($R_{LA.III-Zář} = 0,22$), kdežto u srážek v předešlém říjnu ($R_{LA.III-Říj} = -0,25$), listopadu ($R_{LA.III-Lis} = -0,20$), prosinci ($R_{LA.III-Pro} = -0,28$) a současném únoru ($R_{LA.III-ÚNO} = -0,22$) a březnu ($R_{LA.III-BŘE} = -0,36$) byl zjištěn vztah negativní. Pouze březnové úhrny prokazatelně

působily ve vícero časových oknech (příloha O13). V sektoru II (příloha O14) byly taktéž nalezeny signifikantní korelační vztahy se srážkami za předcházející září ($R_{LA.II-Zář} = 0,34$) a říjen ($R_{LA.II-Řij} = -0,23$). Prokazatelný vliv říjnových srážek spadl do první poloviny sledovaného období (příloha O15), kdy silnější negativní korelace byly nalezeny i pro srážky za aktuální červen. Pro poslední buněčný sektor letokruhu – sektor I (příloha O16) – byla jako jediná celkově signifikantní korelace ta se srážkami spadlými během předcházejícího října ($R_{LA.I-Řij} = -0,24$), avšak ve druhé polovině časových oken vzešly velmi silné pozitivní korelace se srážkami předcházejícího srpna (příloha O17).

Obrázek 19 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



Obrázek 20 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018

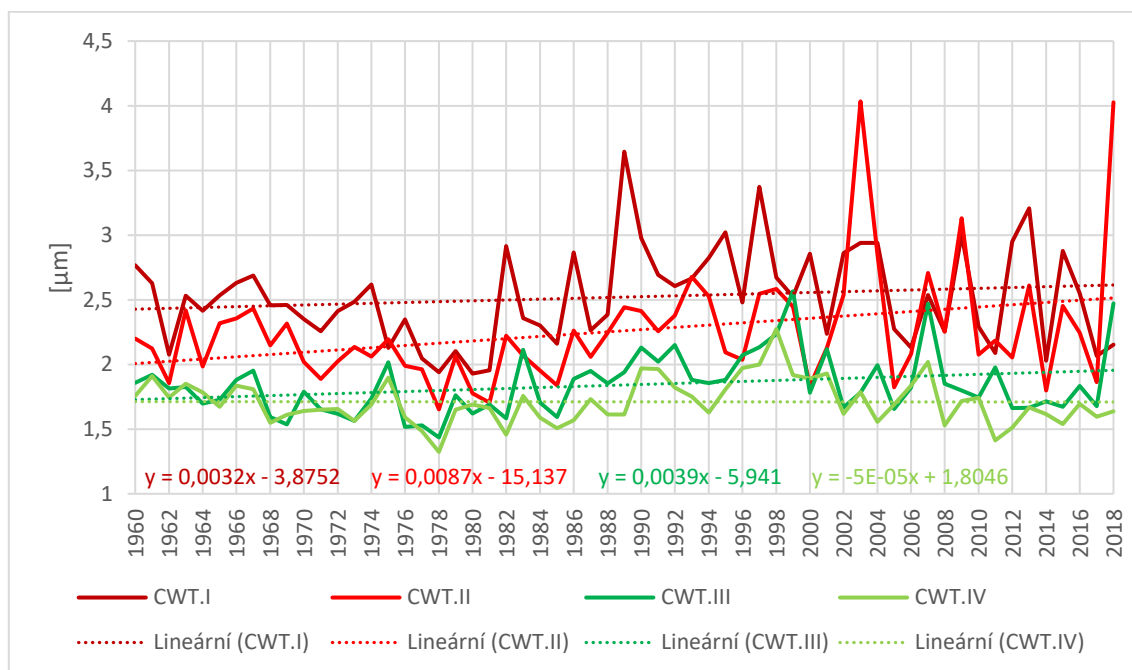


Denní úhrny srážek měly na hodnoty LA spíše negativní vliv, který byl ale časově omezený. V buněčných sektorech IV a III (přílohy O9 a O10) byl téměř zanedbatelný, respektive v případě prvního zmíněného byl o něco silnější v období od konce února po polovinu března (30–60denní okno) současného roku. V buněčném sektoru II (obrázek 18) se negativní působení projevovalo v období od poloviny června po polovinu července předešlého roku. V buněčném sektoru I (příloha O11) byly zaznamenány spíše pozitivní korelace náležící do období od začátku dubna po začátek května současného roku.

5.2.3 Šířky stěn tracheid

V delším časovém horizontu docházelo k mírnému nárůstu průměrných šířek buněčných stěn sledovaného jedince (obrázek 21). Jednotlivé letokruhy v sobě nesly typický trend postupného tloušťnutí stěn buněk dřeva. V sektorech s buňkami jarního dřeva (IV a III) se průměrná šířka buněčné stěny (CWT) pohybovala od $CWT.IV_{1978} = 1,32 \mu\text{m}$ po $CWT.IV_{1998} = 2,27 \mu\text{m}$ a od $CWT.III_{1978} = 1,44 \mu\text{m}$ po $CWT.III_{1999} = 2,57 \mu\text{m}$. V rámci sektorů s buňkami letního dřeva (II a I) dosahovala průměrná šířka buněčné stěny rozmezí od $CWT.II_{1978} = 1,65 \mu\text{m}$ po $CWT.II_{2003} = 4,03 \mu\text{m}$ a od $CWT.I_{1980} = 1,93 \mu\text{m}$ po $CWT.I_{1989} = 3,65 \mu\text{m}$. Nejnižší hodnota variačního koeficientu pro ukazatel CWT byla zjištěna v případě sektoru IV ($v_{xCWT.IV} = 9,9 \%$), pro sektor II byla naopak hodnota variačního koeficientu nejvyšší ($v_{xCWT.II} = 19,5 \%$). Rozpětí podílů hodnot pro srovnání meziroční variability sektorů bylo menší než v případě ukazatele LA – nejvyšší podíl byl stanoven pro sektor I, kde hodnota CWT za rok 2013 byla přibližně 1,6x větší než ta za rok 2014 ($CWT.I_{2013/2014} = 3,21 \mu\text{m}/2,03 \mu\text{m}$). Nejnižší meziroční podíl vzešel v sektoru II, kde hodnota CWT v roce 2017 činila necelou polovinu hodnoty za rok 2018 ($CWT.II_{2017/2018} = 1,86 \mu\text{m}/4,03 \mu\text{m}$). Oba sektory s převážně jarním dřevem byly v meziročních podílech opět vyrovnanější.

Obrázek 21 – Průměrné šířky stěn tracheid v letokruhu v radiálním směru za jednotlivé buněčné sektory u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



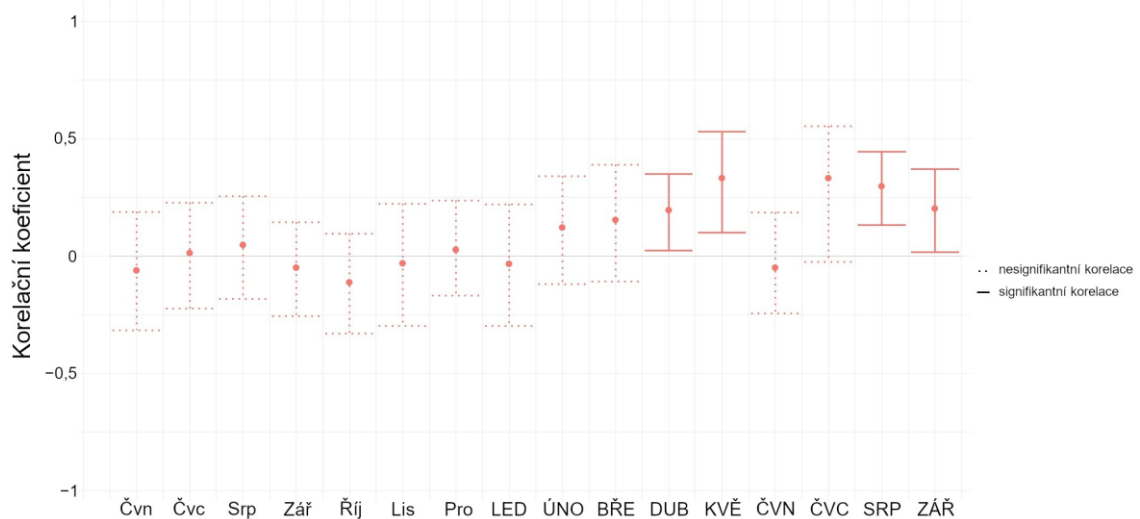
Od druhé třetiny sledovaného období docházelo kromě mírného nárůstu hodnot CWT i k jejich výraznějším výkyvům. O tom svědčí i nejnižší, respektive nejvyšší hodnoty směrodatné odchylky a variačního koeficientu, které byly zaznamenány ve vůči sobě blízkých letech – v roce 2001 ($\sigma_{\text{CWT.2001}} = 0,11 \mu\text{m}$, $v_{\text{xCWT.2001}} = 5,2 \%$) a 2003 ($\sigma_{\text{CWT.2003}} = 0,94 \mu\text{m}$, $v_{\text{xCWT.2003}} = 35,5 \%$). Při meziročním srovnání letokruhových směrodatných odchylek vzešel nejvyšší poměr za dvojici let 2013 a 2014 ($\sigma_{\text{CWT.2013/2014}} = 0,66 \mu\text{m}/0,15 \mu\text{m}$) a nejnižší hned za následující rok 2015 ($\sigma_{\text{CWT.2014/2015}} = 0,15 \mu\text{m}/0,55 \mu\text{m}$). Obdobná situace byla pozorována v případě meziročního srovnání letokruhových variačních koeficientů, kdy nejvyšší poměr byl zjištěn za dvojici let 2000 a 2001 ($v_{\text{xCWT.2000/2001}} = 21,2 \%/5,2 \%$) a nejnižší opět za hned následující rok 2002 ($v_{\text{xCWT.2001/2002}} = 5,2 \%/24,9 \%$).

Vliv teploty vzduchu

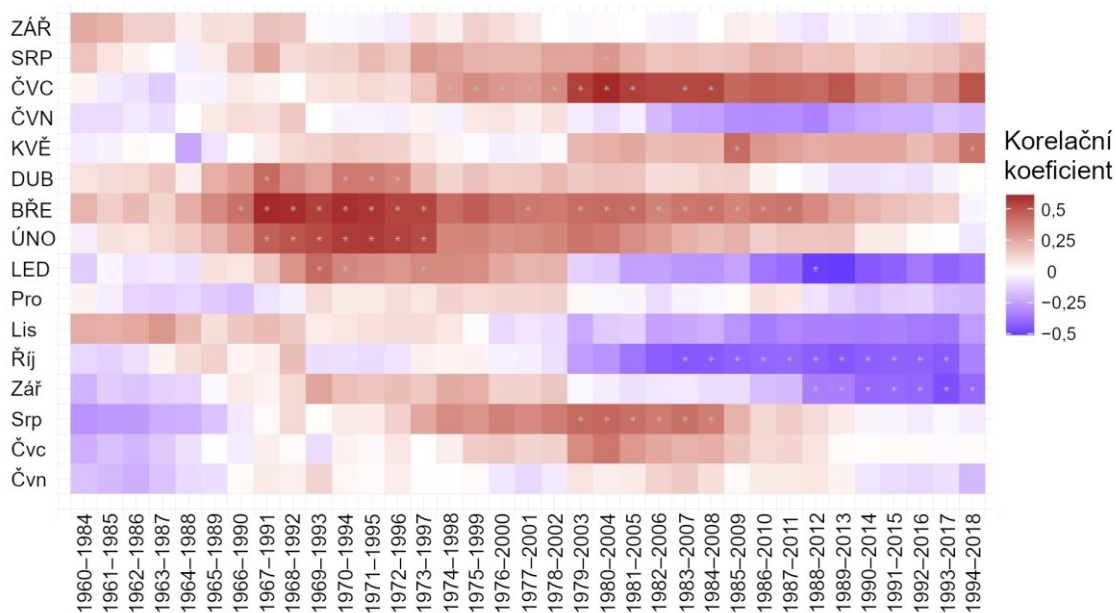
Mezi hodnotami CWT a průměrnými měsíčními teplotami vzduchu byly pozorovány převážně pozitivní korelační vztahy náležící spíše do letní části roku. Buněčný sektor IV (příloha O18) byl celkově signifikantně korelován jen s lednovými teplotami ($R_{\text{CWT.IV-LED}} = 0,24$), kromě nichž v delším rozpětí časových oken prokazatelně pozitivně působily též teploty v předcházejícím červnu a srpnu a v současném září (příloha O19). Právě se zářijovými teplotami byl zjištěn signifikantní pozitivní vztah v sektoru III (příloha O20) ($R_{\text{CWT.III-ZÁŘ}} = 0,32$), který probíhal zejména v prvních dvou třetinách časových oken (příloha O21). V kratších vymezeních, spíše v první polovině korelačních oken, byla jako prokazatelná vyhodnocena pozitivní působení teplot předcházejícího srpna, současného

února a března, kdežto v úplném závěru klouzavých korelací došlo k detekování negativního vztahu s květnovými teplotami. Celkově signifikantní pozitivní korelace s teplotami v dubnu ($R_{CWT.II-DUB} = 0,19$), květnu ($R_{CWT.II-KVĚ} = 0,34$), srpnu ($R_{CWT.II-SRP} = 0,30$) a září ($R_{CWT.II-ZÁŘ} = 0,21$) byly zjištěny v případě sektoru II (obrázek 22), avšak v případě těchto měsíců nebyly klouzavé korelace prokazatelné (obrázek 23). Oproti tomu, jako signifikantní pozitivní korelace ve vícero časových oknech byly vyhodnoceny ty s teplotami současného února, března, července a předcházejícího srpna. Prokazatelné negativní vztahy v závěru sledovaného období byly stanoveny s teplotami panujícími v předcházejícím září a zejména říjnu. Signifikantní pozitivní vztahy byly v sektoru I (příloha O22) nalezeny s únorovými ($R_{CWT.I-ÚNO} = 0,28$), březnovými ($R_{CWT.I-BŘE} = 0,38$) a srpnovými ($R_{CWT.I-SRP} = 0,32$) teplotami. Zmíněné jarní měsíce měly prokazatelné dlouhodobé působení, které bylo v několika časových oknech ohraničeno i pozitivním vlivem teplot v lednu a dubnu (příloha O23).

Obrázek 22 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018

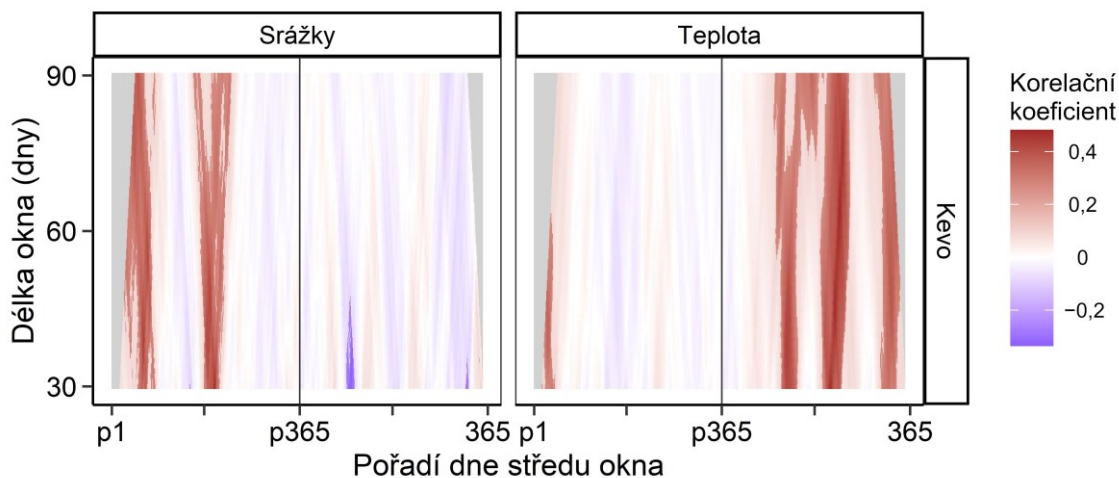


Obrázek 23 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



Průměrné denní teploty vzduchu měly na hodnoty CWT pozitivní vliv, který byl ale časově poměrně omezený. V buněčných sektorech IV a III (přílohy O24 a O25) se takřka neprojevil, respektive v případě druhého zmíněného byl zaznamenán v období od poloviny září po začátek října současného roku. V buněčném sektoru II (obrázek 24) byly silnější pozitivní korelace zjištěny v obdobích současného roku – od konce dubna po konec května (30–60denní okno), respektive od konce května po konec června (90denní okno), od poloviny července po konec srpna, od poloviny listopadu po polovinu prosince. V buněčném sektoru I (obrázek 27) byl silnější pozitivní vliv pozorován v období od začátku února po konec března (30denní okno), respektive od začátku února po začátek května (90denní okno) současného roku.

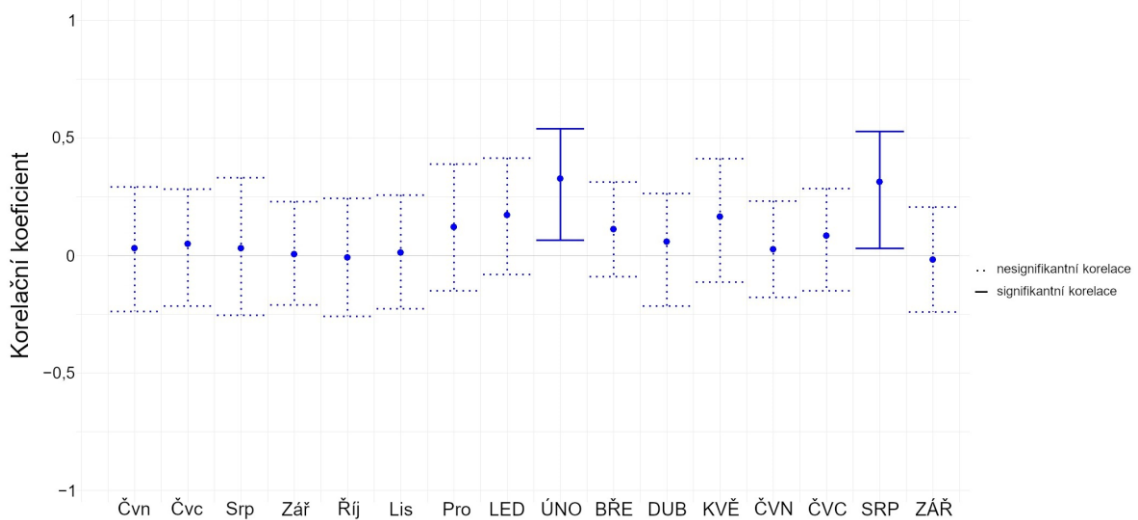
Obrázek 24 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



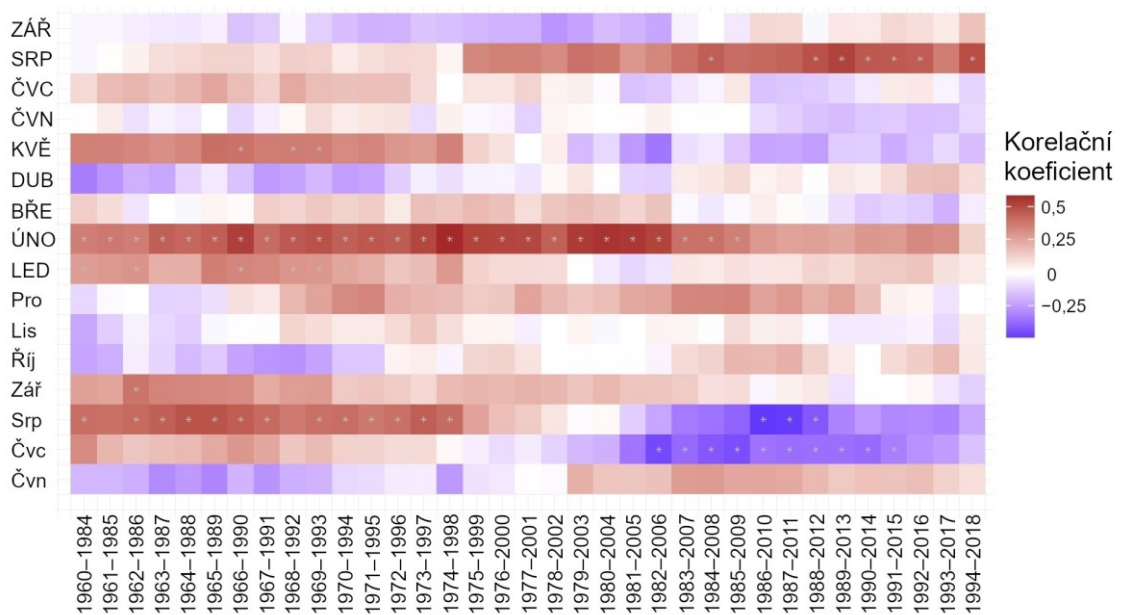
Vliv srážek

Mezi měsíčními srážkovými úhrny a hodnotami CWT převládaly pozitivní korelační vztahy. V případě únorových úhrnů byly zjištěny signifikantní pozitivní korelace ve třech buněčných sektorech ($R_{CWT.IV-ÚNO} = 0,33$, $R_{CWT.III-ÚNO} = 0,32$, $R_{CWT.I-ÚNO} = 0,32$), ačkoli prokazatelná dlouhodobá závislost byla pouze v sektoru III. V sektoru IV nebyl kromě února jiný měsíc signifikantní (příloha O26). Na začátku sledovaného období byly zjištěny signifikantní pozitivní korelace (příloha O27) se srážkami spadlými v předcházejícím srpnu a negativní korelace se srážkami současného dubna. Signifikantní pozitivní vliv měly v sektoru III (obrázek 25) srpnové srážky ($R_{CWT.III-SRP} = 0,32$), avšak až v několika závěrečných časových oknech zesílil natolik, aby byl průkazný (obrázek 26). Obdobná situace nastala v případě negativního vlivu srážek předcházejícího července, první polovina klouzavých korelací se srážkami spadlými během předcházejícího srpna vykazovala signifikantní pozitivní závislost. V případě sektoru II (příloha O28) nebyly v celkovém ohledu pozorovány žádné signifikantní korelace. Do poloviny sledovaného období prokazatelně pozitivně působily srážkové úhrny předcházejícího srpna a současného května, signifikantní negativní vztahy byly pozorovány v závěrečných časových oknech srážek současného dubna (příloha O29). Signifikantní pozitivní závislost vůči srážkám z předcházejícího října ($R_{CWT.I-Řij} = 0,25$) byla zjištěna v buněčném sektoru I (příloha O30), ale detekovatelná byla jen zkraje sledovaného období (příloha O31). Silnější a déletrvající klouzavé pozitivní korelace vzešly pro srážky lednové, srážky spadlé v červenci naopak působily v závěru sledovaného období negativně.

Obrázek 25 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



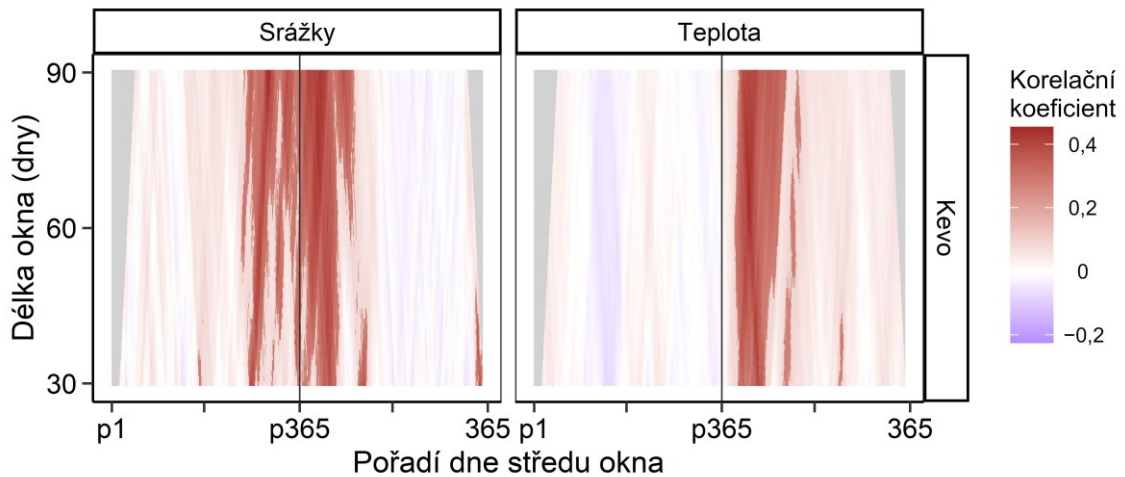
Obrázek 26 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



Denní úhrny srážek měly na hodnoty CWT pozitivní vliv. V buněčném sektoru IV (příloha O24) byl zjevný v první čtvrtině předešlého roku a v období od konce ledna po začátek března (30denní okno), respektive od začátku ledna po polovinu března (90denní okno) roku současného. V buněčném sektoru III (příloha O25) bylo pozitivní působení zjištěno opět v první čtvrtině předešlého roku, v období od začátku února po začátek března (30denní okno), respektive od začátku ledna po začátek března (90denní okno) roku současného, v jehož třetí čtvrtině se pozitivní ovlivnění projevilo taktéž. V buněčném sektoru II (obrázek 24) vzešly pozitivní korelace opět v první čtvrtině

předešlého roku a v období během jeho července a srpna. V buněčném sektoru I (obrázek 27) byl pozitivní vliv zjištěn na přelomu předešlého a současného roku, kdy směrem do delších časových oken docházelo ke spojování kratších časových úseků o silnějším pozitivním vlivu denních úhrnů srážek.

Obrázek 27 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



6 DISKUZE

6.1 Klimatické faktory řídící šířkový růst borovice lesní

6.1.1 Letokruhová úroveň

Nejsilnějším klimatickým faktorem ovlivňujícím šířkový růst borovice lesní v oblasti severní Skandinávie byla ve 20. a na počátku 21. století teplota vzduchu v červenci roku vytvoření letokruhu. Toto zjištění je v souladu s obdobně zaměřenými studiemi (Helama 2011; Pritzkow et al. 2014; Tuovinen 2005). Signifikantní korelace byly nalezeny i v případě dalších sledovaných měsíců letního období. Podle St. George (2014) mají letokruhové chronologie ze severní Skandinávie v této části roku vůbec nejsilnější teplotní signál v rámci celé severní polokoule. Proces fotosyntézy, kdy vznikají látky zabudovávané do dřeva, se vyznačuje citlivostí na světelné a teplotní poměry, které mají v boreálních oblastech výrazný roční chod (Korpilahti 1988). Vlivem toho stromy svou fotosyntetickou aktivitu maximalizují v létě (Hari, Mäkelä 2003; Kolari et al. 2007), kdy obě důležité veličiny dosahují nejvyšších hodnot (Korpilahti 1988). Z toho lze usuzovat, že při vyšší fotosyntetické produkci (náležící do léta) se formují i širší letokruhy. Popsanou souvislost modelovali na příkladu borovice lesní ze severního Finska Hari, Nöjd (2009).

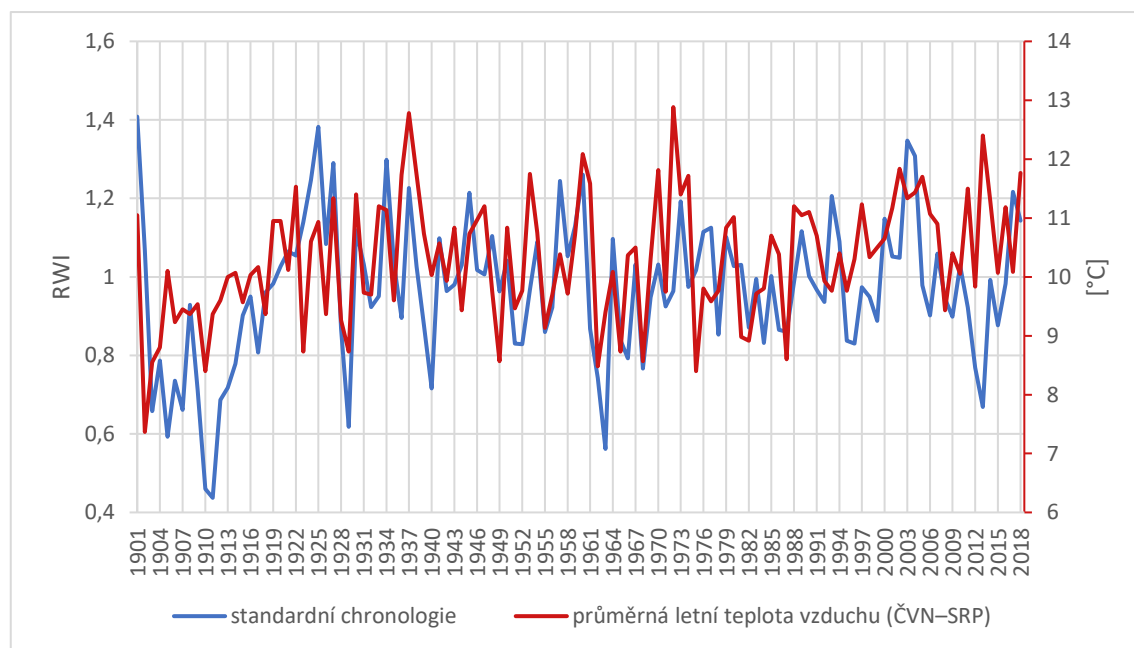
Pozitivní korelace s teplotami v červnu a červenci roku předcházejícího vytvoření letokruhu značí nezanedbatelný vliv klimatických podmínek předešlého roku na šířky letokruhů. Jak upozorňují Berninger et al. (2004), je třeba brát v potaz spojitost mezi fotosyntetickou produkcí v předešlém roce a šířkami letokruhů v roce současném. Pozitivní vliv teplot předešlého léta (především června) zjistili pro šířky letokruhů borovice lesní ze severní Skandinávie Babst et al. (2013). Oproti tomu, Salminen, Jalkanen, Lindholm (2009) pozorovali v případě borovice lesní ze severního Finska signifikantní ovlivnění teplotami uplynulého léta jen v případě výškového růstu. Stejní autoři ale připouští, že během nepříhodných období mohou být pro šířkový růst využity fotoasimiláty vytvořené v minulých, příznivých letech. To pro boreální oblasti v rozsáhlé studii zaměřené na prostorové rozložení klimatických faktorů růstu stromů ukázali Babst et al. (2019).

Teplotní poměry jarního období jsou významné pro začátek kambiální aktivity (Jyske et al. 2014). V této práci byly se šířkami letokruhů pozitivně korelovány teploty v březnu (pro 30.–90. léta 20. století) a dubnu. Tuovinen (2005) analýzou dřeva borovice lesní ze stejné oblasti zjistil pozitivní působení průměrných březnových teplot na šířku jarního dřeva, avšak průměrné dubnové teploty měly na šířku celého letokruhu negativní vliv. Pro teploty obou měsíců našli pozitivní korelace se šířkami letokruhů smrku černého a borovice Banksovy z boreální oblasti východní Kanady Huang et al. (2010). Jak uvádí

Jyske et al. (2014) či Seo et al. (2008), v těchto dvou měsících v oblasti severní Skandinávie ale tvorba nových tracheid ještě neprobíhá, z čehož lze usuzovat, že působí jako určitá přípravná fáze vlastního šířkového růstu. V případě vyšších jarních teplot se mluví o urychlení tání sněhu, díky čemuž je pro stromy dostupné větší množství vody (Goodine, Lavigne, Krasowski 2008). Takovéto vysvětlení je ale pro oblast Kevo diskutabilní, jelikož se zdejší teploty vzduchu častěji dostávají nad bod mrazu až od druhé poloviny dubna (KNMI 2021).

V této práci byl od 90. let 20. století pozorován pouze mírný náznak oddělení křivky letokruhové chronologie od teplotních trendů (obrázek 28). „Oddělení“ obou proměnných bývá v zahraniční literatuře označováno jako „divergence problem“ a spočívá ve ztrátě schopnosti stromů reagovat svým růstem na vzrůstající teploty vegetačního období v subarktických oblastech po roce 1970 (Briffa et al. 1998). Jednou z možných příčin může být změna srážkových poměrů panujících mimo vlastní vegetační období, jež ovlivní (opozdí) jeho začátek (Hofgaard et al. 2019). Büntgen et al. (2021) vidí důvod v poklesu množství dopadajícího slunečního záření vlivem zvyšujících se koncentrací aerosolů v atmosféře. Tyto aerosoly mohou mít původ v lidské činnosti, přirozených požárech či vulkanických erupcích. To má za následek tvorbu užších letokruhů, než které by se bývaly utvořily při sledování trendu nárůstu teplot (Büntgen et al. 2021). Camarero et al. (2021) dodávají, že ačkoli jsou subarktické oblasti v současnosti limitovány nízkými teplotami, kvůli divergenci bude oslaben vliv teplot, čímž vzroste význam podmínek mimo vegetační období a biotických interakcí, které tak bude nutné zohlednit v modelech vývoje vegetace.

Obrázek 28 – Standardní letokruhová chronologie borovice lesní a průměrné letní teploty vzduchu v oblasti Kevo během období 1901–2018



Ačkoli je růst borovice lesní ve studované oblasti limitován primárně teplotně, vliv srážek nelze opomenout. Signifikantní korelace hodnot RWI s dubnovými (negativní vztah) a květnovými srážkami (pozitivní vztah) mají souvislost se zahájením xylogeneze a navazují na srážkové poměry uplynulé zimy. Více sněhu spadlého během zimy (Yun et al. 2018) či pozdně jarní sněhové srážky mohou opozdit nástup vegetačního období (Vaganov et al. 1999). Naopak dostatek sněhu (pozitivní korelace s lednovými srážkami od roku 1960) napomáhá ochraně jehlic (Jacoby, Cook 1981), jež jsou potřebné při zahájení kambiální aktivity (Michelot et al. 2012). Díky květnovým kapalným srážkám může být dříve zahájen růst, jelikož urychlují tání sněhu a prohřátí půdy (Kirchhefer 2001). Negativní vliv přítomnosti květnové sněhové pokrývky na radiální růst borovice lesní v lokalitě Kevo prokázali Franke et al. (2017). Stejní autoři naopak potvrdili pozitivní vliv sumy úhrnů srážek za květen. Negativní působení srážkových úhrnů v červenci a srpnu (signifikantní do roku 1970) úzce souvisí s teplotami vzduchu během obou měsíců. Méně srážek indikuje méně oblačnosti, díky čemuž může atmosférou proniknout více slunečního záření, a tak dochází k oteplení (Heino 1994). Výsledky druhově a regionálně příbuzných studií ukázaly obdobné směry korelací šířek letokruhů s úhrny srážek, ačkoli se síly jednotlivých vztahů lišily (Helama et al. 2013; Seo, Eckstein, Jalkanen 2012; Tuovinen 2005).

6.1.2 Buněčná úroveň

Pro proces buněčného dělení je rozhodující teplota vzduchu (Rossi et al. 2008), jelikož napomáhá přeměně škrobu na cukr k dodání energie, jež je potřebná pro tvorbu nových buněčných stěn a pro souvislou kambiální aktivitu (Begum et al. 2013). Z toho plyne, že při vyšších teplotách se tvoří více buněk (Rossi, Girard, Morin 2014). Kambiální aktivita probíhá v oblasti Kevo přibližně od posledního týdne v červnu po polovinu srpna (Schmitt, Jalkanen, Eckstein 2004), což vypovídá o klíčovém vlivu teplot daného období na tvorbu nových tracheid (stejně jako na šířku letokruhů). Ostatně to potvrzují i pozitivní denní korelace, které vzešly poměrně silné pro vrcholné léto (obrázek 12). Stejně silné korelace ve zbývající části druhé poloviny současného roku jsou ale zavádějící, protože produkce buněk končí v severním Finsku okolo poloviny srpna, kdy jsou teploty výrazně vyšší než v dalších měsících (Jyske et al. 2014). Ačkoli měly podzimní teploty i hodnoty RF během sledovaného období vzrůstající trend, spíše se jednalo o samostatný vývoj dvou ukazatelů. Zda ale kambiální dynamika skutečně s nárůstem teplot začala zasahovat do září, by bylo třeba posoudit při monitoringu xylogeneze.

Měsíční klouzavé korelace hodnot RF s teplotami v červnu byly negativní (obrázek 11), v denních korelacích byl vztah velmi slabý (obrázek 12). To je překvapující, protože se jedná o období začátku vlastního buněčného dělení podmíněného dostatečnou akumulací kladných teplot (Jyske et al. 2014). Pozitivní působení srážek na ukazatel RF zkraje roku by bylo možno přičítat lepší tepelné izolaci kořenů díky sněhové pokrývce

(Linderholm 2001), v jarní části roku se zřejmě jedná o podporu tání sněhu (Kirchhefer 2001), který zvyšuje množství dostupné vody (Goodine, Lavigne, Krasowski 2008).

Na fázi buněčného zvětšování, která je typická pro jarní dřevo (Björklund et al. 2017), má zásadní vliv dostupnost vody (Capon et al. 2020). Díky ní se totiž může působením turgoru buňka rozpínat (Peters et al. 2021). Bylo by možné tedy očekávat pozitivní korelace mezi hodnotami LA a srážkami spadlými v období tvorby jarního dřeva. V sektoru IV byl skutečně zjištěn pozitivní korelační vztah s červencovými srážkami (obrázek 19). Kromě toho pozitivně působily srážky předešlého srpna a září. V sektoru III byly oproti tomu zaznamenány silné negativní korelace se srážkami předešlého října až března (příloha O12). Působení teplot bylo vůči hodnotám LA v sektorech IV a III taktéž vesměs negativní (především v denních korelacích – příloha O10), což je překvapující, jelikož Petit et al. (2011) uvádí, že v boreálních oblastech se vodivost xylému, vyjádřená jako plocha lumenů, zvyšuje s teplotou. Negativní vztah mezi plochou lumenů jarního dřeva borovice lesní ze severního Finska a červencovými teplotami ale pozorovali i Björklund et al. (2020).

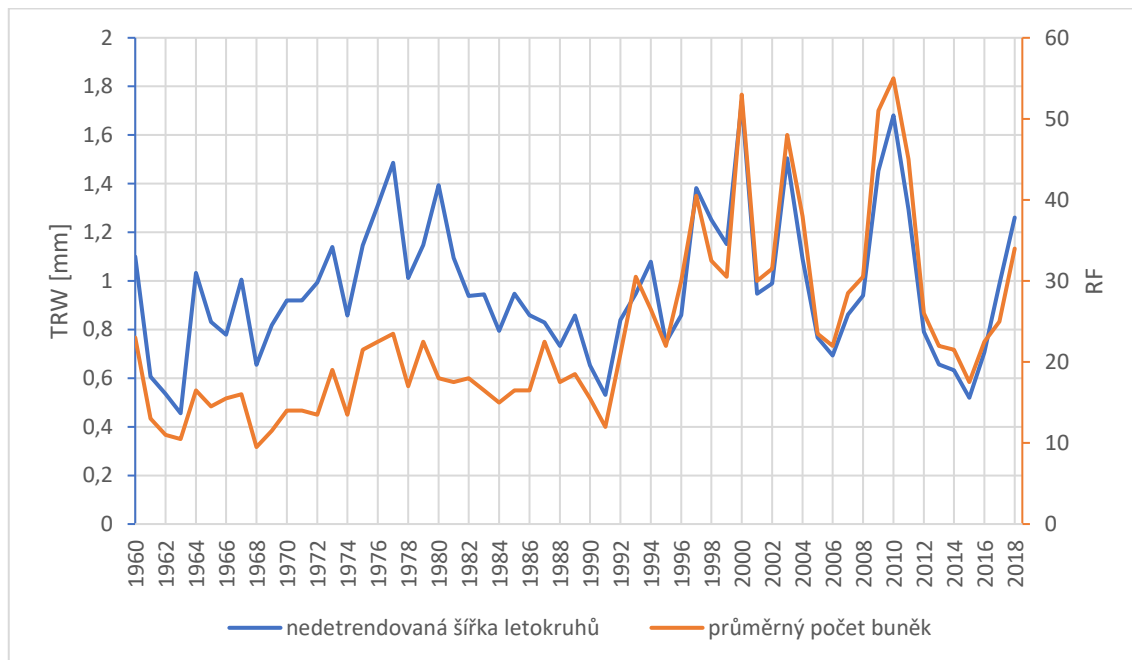
Fáze tvorby sekundární buněčné stěny, která charakterizuje letní dřevo (Björklund et al. 2017), je pod výrazným vlivem teplot (Björklund et al. 2020). Silnější pozitivní korelace hodnot CWT sektorů II a I s teplotami vzduchu byly skutečně zjištěny, na oba sektory pozitivně působily teploty na jaře i v létě (obrázek 22 a příloha O22). Velmi silné korelace mezi šířkami stěn tracheid letního dřeva a jarními, ale zejména letními teplotami též prokázali Björklund et al. (2020). Ačkoli Cuny, Rathgeber (2016) uvádí, že nejsilněji se daný vztah projevuje v šířkách stěn několika posledních tracheid letokruhu, tak v této práci vzešly silnější korelační vztahy s teplotami letního období pro stěny buněk utvořených ve dřívější části léta (obrázek 24). V případě denních korelací sektoru I (obrázek 27) vztah v období vrcholného léta zcela vymizel. Pozitivní vliv jarních a následně letních teplot na šířky stěn buněk letního dřeva vysvětlují Fonti et al. (2013) tak, že delší a teplejší vegetační období podporuje větší asimilaci uhlíku, která je urychlena díky účinnějšímu transportu vody ve větších buňkách jarního dřeva. Avšak Cuny et al. (2014) upozorňují, že takovéto vysvětlení nemusí být zcela platné. Autoři tvrdí, že množství biomasy, které se ukládá do buněčných stěn, je v rámci letokruhu téměř stejné. Stěny buněk letního dřeva jsou dle nich silnější z důvodu depozice podobného množství materiálu okolo stále se zmenšujícího obvodu lumenu (Cuny et al. 2014).

6.1.3 Srovnání šířek letokruhů a buněčných parametrů

Nedetrendovaná šířka letokruhů sledovaného jedince (TRW) se výrazně odvíjela od počtu tracheid v radiálním směru (obrázek 29). Od roku 1990 byly obě křivky téměř totožné. Úzký vztah mezi oběma charakteristikami pozorovali i Pritzkow et al. (2014) či Rossi,

Girard, Morin (2014). Na šířku letokruhu má totiž výraznější vliv rychlost dělení buněk než fáze jejich zvětšování (Martin-Benito, Beeckman, Cañellas 2013).

Obrázek 29 – Ndetrendované šířky letokruhů a průměrný počet tracheid v letokruhu v radiálním směru u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



6.2 Trendy šířkového růstu borovice lesní v čase

6.2.1 Letokruhová úroveň

Během sledovaného období (20. století a začátek 21. století) měly hodnoty RWI pozvolný rostoucí trend. Do trendů šířkového růstu borovice lesní v čase se v různé míře „propisovaly“ teplotní a srážkové poměry zejména letních měsíců. V kontrastu s pozorovaným rostoucím trendem je maximální hodnota RWI, která nastala v roce 1901 ($RWI = 1,41$). Krátce nato započala dekáda s podprůměrnými hodnotami RWI, v jejímž závěru byly zaznamenány dvě nejnižší hodnoty v celém sledovaném období ($RWI_{1910} = 0,46$, $RWI_{1911} = 0,44$). Příčinou této růstově slabé dekády byla především poměrně chladná léta. Lindholm et al. (2009) uvádí, že se jednalo o desetiletí s nejchladnějšími léty od počátku 17. století. Průměrná teplota letního období (červen–srpen) za rok 1910 činila $8,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ (druhá nejnižší ve sledovaném období), průměr za sledované období byl přibližně $10,3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Léto roku 1911 bylo teplejší, ale pravděpodobně došlo k projevu omezeného množství asimilátů vytvořených za nízkých teplot předešlého léta a vyústění vlivu déletrvajícího teplotního stresu.

V průběhu 20. let 20. století hodnoty RWI postupně vzrůstaly a kulminovaly v roce 1925 ($RWI = 1,38$). V případě tohoto lokálního maxima došlo zřejmě k souběžnému působení faktorů podporujících růst – srážkově slabé předcházející léto (suma za období

červen–srpen činila 89 mm), lehce podprůměrná suma srážek současného července a srpna (111 mm), průměrná teplota za předcházející (10,6 °C) a současné léto (10,9 °C). Důvodem propadu hodnoty RWI v roce 1929 ($RWI = 0,62$) by mohl být vůbec nejchladnější duben v rámci sledovaného období (−9,2 °C), jenž zbrzdil tání sněhu spadlého ve srážkově nadprůměrném lednu (53 mm) a březnu (42 mm). K tomu je však nutno připojit vliv značně podprůměrně teplého léta (8,7 °C).

V roce 1934 hodnota RWI činila 1,30. Pravděpodobně pozitivně zapůsobily nadprůměrné srážky v květnu (49 mm) a též jeho nadprůměrná teplota (4,1 °C), tedy podmínky podporující tání sněhu. Vedle toho ale nelze opomenout nadprůměrnou teplotu léta (11,1 °C). Nízkou hodnotu RWI za rok 1940 ($RWI = 0,72$) by bylo možné dát do souvislosti s jednou z nejvyšších sum srážek současného července a srpna (210 mm), teplota léta byla průměrná (10,0 °C). Nelze ani vyloučit působení srážkově silně podprůměrného května (11 mm), jehož příspěvek k tání sněhu byl značně omezen. Lindholm et al. (2009) zmiňují, že období 1921–1950 mělo nadprůměrně teplé letní sezóny (především během 30. let 20. století, kdy byla léta výrazně slunečná). Vliv teplotně příznivých 30. let 20. století by mohl být podložen nárůstem hustoty porostů při polární hranici lesa (Dalen, Hofgaard 2005).

V roce 1960 hodnota RWI vzrostla na 1,26, a to především díky nadprůměrně teplému létu (12,1 °C). Průměrná červencová teplota vzduchu činila 16,1 °C, čímž se jednalo o nejteplejší červenec ve sledovaném období. Růst byl též podpořen teplým květnem (4,8 °C). V průběhu tří následujících let hodnota RWI klesala a v roce 1963 dosáhla lokálního minima ($RWI = 0,56$). Jednalo se o třetí nejnižší hodnotu RWI. Ačkoli květen daného roku byl vůbec nejteplejší (6,5 °C), tak jeho příspěvek tání sněhu zřejmě nebyl dostatečně podpořen srážkami, jež činily značně podprůměrných 20 mm. Hlavním důvodem nízké hodnoty RWI by ale zřejmě mohlo být výrazně chladné předcházející léto (8,5 °C). Teplota současného léta byla mírně podprůměrná (9,4 °C), bylo by tak možné usuzovat o souběžném vlivu teplotně nepříznivých letních sezón. Lindholm et al. (2009) tvrdí, že letní období dekády 1961–1970 byla osmá nejchladnější od počátku 17. století (a druhá nejchladnější v průběhu 20. století).

Od 70. let 20. století se postupně na letokruhové chronologii podílelo více letokruhových sérií. Výraznější výkyvy hodnot RWI se projevily až na počátku 21. století. Vyšší hodnoty RWI v letech 2003 a 2004 ($RWI_{2003} = 1,35$, $RWI_{2004} = 1,31$) by mohly být důsledkem nadprůměrných letních teplot na přelomu tisíciletí (11,3, respektive 11,4 °C), a to navzdory nadprůměrným sumám srážkových úhrnů za červenec a srpen (141, respektive 197 mm). Poslední významnější propad hodnot RWI nastal v letech 2012 a 2013 ($RWI_{2012} = 0,77$, $RWI_{2013} = 0,67$). V případě roku 2012 mohlo být jednou z příčin mírně chladnější léto (9,8 °C). Určit hlavní příčinu nižší hodnoty RWI

v roce následujícím, kdy dané léto bylo třetí nejteplejší (12,4 °C), je složitější. Květen byl druhý nejteplejší (6,2 °C), zato během něho spadlo pouhých 16 mm srážek, které tak mohly chybět při tání sněhu.

Velmi obdobné trendy v letokruhových křivkách pozorovali i další autoři analyzující šířkový růst borovice lesní v oblasti severní Skandinávie (Düthorn et al. 2016; Franke et al. 2017; Lindholm et al. 2000; Tuovinen 2005; Tuovinen et al. 2009). Franke et al. (2017) v případě stejného druhu jehličnanu z lokality Kevo zaznamenali od 90. let 20. století mírné oddělení křivky RWI od křivky letních teplot. Autoři dávají takovou situaci do souvislosti se změnou množství spadlého sněhu, trvání sněhové pokrývky či výskytu mrazových událostí. Pokud v zimní části roku dojde k nárůstu teplot a zvýšení úhrnu sněhových srážek, může dojít k „zakrytí“ potenciálně podpůrného vlivu vyšších letních teplot. S větším množstvím spadlého sněhu se totiž zvyšuje riziko mechanického poškození vrcholu stromu. Franke et al. (2017) spojují změnu v klimatických podmínkách zimního období, jež mohou „brzdit“ vliv teplejších letních měsíců, s kladnou fází severoatlantické oscilace (NAO⁺). Vyšší teploty v zimních měsících, stejně jako zvýšené úhrny srážek během nich, byly pozorovány i v této práci, avšak oddělení křivek v daném časovém období nebylo zcela průkazné. Franke et al. (2017) se zmiňují ještě o negativním dopadu jarních mrazů, jež mohou poškodit již vyrašené pupeny a výrazně tak omezit další růst. K tomu může dojít i zamrznutím vodních kapek na pupenech. Vůči takovýmto ohrožením jsou náchylnější otevřené lesní porosty při polární hranici lesa, kde jsou stromy podstatně méně chráněny (Franke et al. 2017). Ačkoli pro účely této práce byly odebrány vývrty z viditelně nepoškozených jedinců, jejich případné ovlivnění popsány nepříznivými jevy nelze úplně vyloučit.

6.2.2 Buněčná úroveň

Hodnoty ukazatele RF měly v čase rostoucí trend, jenž kulminoval na přelomu prvního a druhého desetiletí 21. století (RF₂₀₁₀ = 55). Bezprostředně před tímto obdobím (2001–2009) činila průměrná hodnota RF 33,7, což pro borovici lesní ze severního Finska určili i Jyske et al. (2014). Pritzkow et al. (2014) stanovili pro borovici lesní ze severního Švédska průměrný počet tracheid v radiálním směru na 36. V průběhu sledovaného období (1960–2018) měly na hodnoty RF silnější vliv postupně tři klimatické faktory. Prokazatelně více buněk bylo vytvořeno až při převládajícím vlivu červencových teplot, kdy působení srážek spadlých v období jara nebylo natolik silné.

Hodnoty ukazatele LA měly ve všech čtyřech sektorech klesající tendenci, nebyl tak zaznamenán očekávaný věkový trend. Plochy lumenů v letokruzích borovice lesní ze severního Švédska za období 2. poloviny 20. století měřili Pritzkow et al. (2014). V jejich studii byly nedetrendované průměrné plochy lumenů výrazně menší (zejména u letního dřeva). Průměrná plocha lumenu činila u jarního dřeva 591 μm² (v této práci 2x více,

jejich absolutní maximum bylo $793 \mu\text{m}^2$), lumeny letního dřeva měly průměrnou plochu $55 \mu\text{m}^2$ (v této práci 6,6x více, jejich absolutní minimum bylo $37 \mu\text{m}^2$). Seo, Eckstein, Jalkanen (2012) stanovili průměrnou plochu lumenu jarního dřeva borovice lesní z lokality Kevo na $939 \mu\text{m}^2$, pro letní dřevo plochu lumenu neurčili.

V průběhu času měly hodnoty ukazatele CWT ve všech čtyřech sektorech mírně rostoucí tendenci, což bylo v souladu s očekávaným věkovým trendem. Havimo et al. (2009) našli v letokruzích borovice lesní z jižního Finska širší stěny tracheid – průměr stěn jarního dřeva činil $2,0 \mu\text{m}$ (v této práci 1,17x méně), průměr stěn dřeva letního byl $3,7 \mu\text{m}$ (v této práci 1,47x méně). To by odpovídalo předpokladu, že ve vyšších zeměpisných šířkách se kvůli nižším teplotám tvoří užší stěny tracheid (St-Germain, Krause 2008). Avšak oproti tomu, Seo, Eckstein, Jalkanen (2012) v případě lokality Kevo určili průměrnou šířku buněčné stěny jarního dřeva daného druhu jehličnanu dokonce na $3,2 \mu\text{m}$ (v této práci 1,87x méně), tedy na hodnotu vyšší, než byl v této práci průměr šířek stěn buněk letního dřeva. Pro letní dřevo šířky stěn autoři neurčili.

6.3 Diskuze metodiky

Výrazným limitem této práce je malý soubor dendroanatomických dat založený na jednom stromu. Při studiu xylému bývá využito alespoň pět jedinců za lokalitu (Pritzkow et al. 2014; Rossi et al. 2008; Seo et al. 2011). Z toho důvodu je i diskuze získaných výsledků dendroanatomické části stručná, poněvadž jsou zatíženy značnou mírou nejistoty. Delší časový rozsah analyzovaných buněčných parametrů by býval umožnil hodnocení trendů jejich vývoje během 20. století.

Rozdělení letokruhů na čtyři sektory obsahující přibližný počet buněk v radiálním směru je poměrně jednoduchý způsob, jak hodnotit dendroanatomii za kratší časové úseky. Dũthorn et al. (2016) zjistili, že v letokruzích borovice lesní z Finska bývá poměr jarního dřeva ku letnímu téměř zachován, kdy jarní dřevo tvoří přibližně 70 % a letní dřevo 30 % délky samotného letokruhu. Mezi nimi ještě bývá vymezena přechodová zóna (Cuny et al. 2014). Z uvedeného tak vyplývá riziko tohoto přístupu, tedy že v prostředních sektorech mohou být současně obsaženy tracheidy až trojího typu. To může dendroanatomické parametry a posléze i korelační vztahy zkreslit, jelikož se tracheidy liší nejen ve své velikosti a tvaru (Castagneri et al. 2017), ale i obdobím tvorby (Schmitt, Jalkanen, Eckstein 2004). Jako vhodnější přístup se tak jeví rozdělení buněk do sektorů dle daného typu dřeva. U takového postupu by se ale mohla objevit nejistota při rozlišení obou typů dřeva od přechodové zóny.

Z buněčných dat nebyl odstraněn věkový trend, jelikož pokrývala věk stromu 136–194 let, kdy již věkový trend není tolik výrazný (Lundqvist et al. 2018). Taktéž nebyl v datech jednoznačně vizuálně identifikován. S věkem/velikostí stromu dochází ke změnám hodnot buněčných parametrů. Lundqvist et al. (2018) uvádí, že se věkový trend

v buněčných parametrech projevuje klesajícím počtem tracheid v letokruhu, nepatrně rostoucím radiálním průměrem buněk a mírným nárůstem šířek stěn tracheid. Oproti tomu, v této práci byl pozorován spíše nárůst počtu tracheid v letokruhu, plochy lumenů buněk (ukazatel silně korelovaný s radiálním průměrem buněk (Pritzkow et al. 2014)) se zmenšovaly. U šířek buněčných stěn došlo skutečně k jejich mírnému zesílení.

V této práci byly šířky letokruhů a dendroanatomické parametry dávány do souvislosti s teplotami vzduchu a úhrny srážek. V případě druhého klimatického prvku nebylo rozlišováno, zda se jednalo o srážky dešťové, nebo sněhové. Ačkoli nejsou srážky (dostupnost vody) v oblasti severní Skandinávie považovány za limitující faktor růstu (Hellmann et al. 2016), jistě by vyšší vypovídací hodnotě celé práce napomohly informace o množství spadlého sněhu, o výšce sněhové pokrývky či o rychlosti odtávání sněhové pokrývky. Déletrvající sněhová pokrývky zvyšuje albedo povrchu, zpomaluje tak ohřívání přízemní vrstvy, čímž se opoždí zahájení kambiální aktivity (Yun et al. 2018). Současně je sněhová pokrývky chápána jako tepelný izolant chránící kořeny stromu před mrazovým poškozením (Linderholm 2001). Aby tedy mohl být upřesněn a lépe pochopen vztah šířkového růstu a srážek v oblasti severní Skandinávie, bude důležité přihlídnout i k typu srážek.

7 ZÁVĚR

Záměrem této práce bylo na úrovni buněk dřeva a celých letokruhů zhodnotit klimatický signál šířkového růstu kmene borovice lesní z oblasti Kevo. Byl potvrzen, pro severní Skandinávii typický, klíčový vliv červencových teplot vzduchu na šířky letokruhů. S vyššími teplotami letního období se tvořily širší letokruhy. Letní srážky měly na letokruhové přírůsty negativní vliv, naopak květnové srážky měly na šířky letokruhů vliv pozitivní. Oddělení křivky letokruhové chronologie od vzrůstajících letních teplot označované jako „divergence problem“ nebylo, na rozdíl od jiných současných dendrochronologických studií, v této práci prokazatelně zjištěno.

Klimatický signál obsažený v dendroanatomických parametrech sice nebyl jednoznačný, ale do určité míry se v něm projeví klimatické faktory působící na šířky samotných letokruhů. Byl pozorován obecně přijímaný pozitivní vliv letních teplot na počet buněk dřeva či na šířky stěn tracheid letního dřeva. V případě ploch lumenů buněk jarního dřeva bylo zjištěno negativní působení teplot i pozitivní vliv srážek, což poukazuje na komplexnost vztahu mezi boreálním klimatem a buněčným zvětšováním. Aby budoucí práce hodnotící vliv klimatu na tvorbu dřeva jehličnanů přinášely reprezentativnější výsledky umožňující zobecňující závěry, budou muset využívat rozsáhlejší soubor dendroanatomických dat.

ZDROJE

Literárni zdroje

- AUTIO, J., COLPAERT, A. (2005): The impact of elevation, topography and snow load damage of trees on the position of the actual timberline on the fells in central Finnish Lapland. *Fennia*, 1, 183, 15–36.
- AUTIO, J., HEIKKINEN, O. (2002): The climate of northern Finland. *Fennia*, 1–2, 180, 61–66.
- BABST, F., BOURIAUD, O., POULTER, B., TROUET, V., GIRARDIN, M. P., FRANK, D. C. (2019): Twentieth century redistribution in climatic drivers of global tree growth. *Science Advances*, 1, 5.
- BABST, F., POULTER, B., TROUET, V., TAN, K., NEUWIRTH, B., WILSON, R., CARRER, M., GRABNER, M., TEGEL, W., LEVANIC, T., PANAYOTOV, M., URBINATI, C., BOURIAUD, O., CIAIS, P., FRANK, D. (2013): Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Global Ecology and Biogeography*, 6, 22, 706–717.
- BEDNORZ, E. (2013): Synoptic conditions of heavy snowfalls in Europe. *Geografiska Annaler, Series A: Physical Geography*, 1, 95, 67–78.
- BEGUM, S., KUDO, K., RAHMAN, M. H., NAKABA, S., YAMAGISHI, Y., NABESHIMA, E., NUGROHO, W. D., ORIBE, Y., KITIN, P., JIN, H. O., FUNADA, R. (2018): Climate change and the regulation of wood formation in trees by temperature. *Trees - Structure and Function*, 1, 32, 3–15.
- BEGUM, S., NAKABA, S., YAMAGISHI, Y., ORIBE, Y., FUNADA, R. (2013): Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: Understanding the role of temperature in wood formation of trees. *Physiologia Plantarum*, 1, 147, 46–54.
- BEGUM, S., SHIBAGAKI, M., FURUSAWA, O., NAKABA, S., YAMAGISHI, Y., YOSHIMOTO, J., JIN, H. O., SANO, Y., FUNADA, R. (2012): Cold stability of microtubules in wood-forming tissues of conifers during seasons of active and dormant cambium. *Planta*, 1, 235, 165–179.
- BERNINGER, F., HARI, P., NIKINMAA, E., LINDHOLM, M., MERILÄINEN, J. (2004): Use of modeled photosynthesis and decomposition to describe tree growth at the northern tree line. *Tree Physiology*, 24, 193–204.
- BJÖRKLUND, J., SEFTIGEN, K., FONTI, P., NIEVERGELT, D., VON ARX, G. (2020): Dendroclimatic potential of dendroanatomy in temperature-sensitive *Pinus sylvestris*. *Dendrochronologia*, 60.

- BJÖRKLUND, J., SEFTIGEN, K., SCHWEINGRUBER, F., FONTI, P., VON ARX, G., BRYUKHANOVA, M. V., CUNY, H. E., CARRER, M., CASTAGNERI, D., FRANK, D. C. (2017): Cell size and wall dimensions drive distinct variability of earlywood and latewood density in Northern Hemisphere conifers. *New Phytologist*, 3, 216, 728–740.
- BOLLHÖNER, B., PRESTELE, J., TUOMINEN, H. (2012): Xylem cell death: Emerging understanding of regulation and function. *Journal of Experimental Botany*, 3, 63, 1081–1094.
- BONAN, G. B. (2008): Forests and Climate Change: Forcings, Feedbacks, and the Climate Benefits of Forests. *Science*, 1444–1449.
- BOURIAUD, O., LEBAN, J.-M., BERT, D., DELEUZE, C. (2005): Intra-annual variations in climate influence growth and wood density of Norway spruce. *Tree Physiology*, 6, 25, 651–660.
- BRIFFA, K. R., SCHWEINGRUBER, F. H., JONES, P. D., OSBORN, T. J., SHIYATOV, S. G., VAGANOV, E. A. (1998): Reduced sensitivity of recent tree-growth to temperature at high northern latitudes. *Nature*, 6668, 391, 678–682.
- BÜNTGEN, U., KIRDYANOV, A. V., KRUSIC, P. J., SHISHOV, V. V., ESPER, J. (2021): Arctic aerosols and the ‘Divergence Problem’ in dendroclimatology. *Dendrochronologia*, 67.
- CABON, A., FERNÁNDEZ-DE-UÑA, L., GEA-IZQUIERDO, G., MEINZER, F. C., WOODRUFF, D. R., MARTÍNEZ-VILALTA, J., DE CÁCERES, M. (2020): Water potential control of turgor-driven tracheid enlargement in Scots pine at its xeric distribution edge. *New Phytologist*, 1, 225, 209–221.
- CAMARERO, J. J., GAZOL, A., SÁNCHEZ-SALGUERO, R., FAJARDO, A., MCINTIRE, E. J. B., GUTIÉRREZ, E., BATLLORI, E., BOUDREAU, S., CARRER, M., DIEZ, J., DUFOUR-TREMBLAY, G., GAIRE, N. P., HOFGAARD, A., JOMELLI, V., KIRDYANOV, A. V., LÉVESQUE, E., LIANG, E., LINARES, J. C., MATHISEN, I. E., MOISEEV, P. A., SANGÜESA-BARRERA, G., SHRESTHA, K. B., TOIVONEN, J. M., TUTUBALINA, O. V., WILMKING, M. (2021): Global fading of the temperature–growth coupling at alpine and polar treelines. *Global Change Biology*, 9, 27, 1879–1889.
- CARRER, M., VON ARX, G., CASTAGNERI, D., PETIT, G. (2015): Distilling allometric and environmental information from time series of conduit size: The standardization issue and its relationship to tree hydraulic architecture. *Tree Physiology*, 1, 35, 27–33.

- CASTAGNERI, D., FONTI, P., VON ARX, G., CARRER, M. (2017): How does climate influence xylem morphogenesis over the growing season? Insights from long-Term intraring anatomy in *Picea abies*. *Annals of Botany*, 6, 119, 1011–1020.
- COSGROVE, D. J. (2005): Growth of the plant cell wall. *Nature Reviews Molecular Cell Biology*, 11, 6, 850–861.
- COSGROVE, D. J., JARVIS, M. C. (2012): Comparative structure and biomechanics of plant primary and secondary cell walls. *Frontiers in Plant Science*, 3, 1–6.
- CUNY, H. E., RATHGEBER, C. B. K. (2016): Xylogenesis: Coniferous trees of temperate forests are listening to the climate tale during the growing season but only remember the last words! *Plant Physiology*, 1, 171, 306–317.
- CUNY, H. E., RATHGEBER, C. B. K., FRANK, D., FONTI, P., FOURNIER, M. (2014): Kinetics of tracheid development explain conifer tree-ring structure. *New Phytologist*, 4, 203, 1231–1241.
- DALEN, L., HOFGAARD, A. (2005): Differential regional treeline dynamics in the Scandes Mountains. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 3, 37, 284–296.
- DANKERS, R. (2003): Sub-arctic hydrology and climate change: A case study of the Tana River Basin in Northern Fennoscandia. *Dizertační práce*. Universiteit Utrecht, Utrecht.
- DELPIERRE, N., LIREUX, S., HARTIG, F., CAMARERO, J. J., CHEAIB, A., ČUFAR, K., CUNY, H., DESLAURIERS, A., FONTI, P., GRÍČAR, J., HUANG, J. G., KRAUSE, C., LIU, G., DE LUIS, M., MÄKINEN, H., DEL CASTILLO, E. M., MORIN, H., NÖJD, P., OBERHUBER, W., PRISLAN, P., ROSSI, S., SADARI, S. M., TREML, V., VAVRČÍK, H., RATHGEBER, C. B. K. (2019): Chilling and forcing temperatures interact to predict the onset of wood formation in Northern Hemisphere conifers. *Global Change Biology*, 3, 25, 1089–1105.
- DESLAURIERS, A., HUANG, J. G., BALDUCCI, L., BEAULIEU, M., ROSSI, S. (2016): The contribution of carbon and water in modulating wood formation in black spruce saplings. *Plant Physiology*, 4, 170, 2072–2084.
- DOBBERTIN, M. (2005): Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: A review. *European Journal of Forest Research*, 4, 124, 319–333.
- DOMEC, J. C., GARTNER, B. L. (2002): How do water transport and water storage differ in coniferous earlywood and latewood? *Journal of Experimental Botany*, 379, 53, 2369–2379.

- DONALDSON, L. A. (2001): Lignification and lignin topochemistry-an ultrastructural view. *Phytochemistry*, 859–873.
- DÜTHORN, E., SCHNEIDER, L., GÜNTHER, B., GLÄSER, S., ESPER, J. (2016): Ecological and climatological signals in tree-ring width and density chronologies along a latitudinal boreal transect. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 8, 31, 750–757.
- ESSEEN, P.-A., EHNSTRÖM, B., ERICSON, L., SJÖBERG, K. (1997): Boreal Forests. *Processes and Conservation of Biodiversity*, 16–47.
- EVANS, M. E. K., FALK, D. A., ARIZPE, A., SWETNAM, T. L., BABST, F., HOLSINGER, K. E. (2017): Fusing tree-ring and forest inventory data to infer influences on tree growth. *Ecosphere*, 7, 8, 1–20.
- FONTI, P., BRYUKHANOVA, M. V., MYGLAN, V. S., KIRDYANOV, A. V., NAUMOVA, O. V., VAGANOV, E. A. (2013): Temperature-induced responses of xylem structure of *Larix sibirica* (pinaceae) from the Russian Altay. *American Journal of Botany*, 7, 100, 1332–1343.
- FONTI, P., VON ARX, G., GARCÍA-GONZÁLEZ, I., EILMANN, B., SASS-KLAASSEN, U., GÄRTNER, H., ECKSTEIN, D. (2010): Studying global change through investigation of the plastic responses of xylem anatomy in tree rings. *New Phytologist*, 1, 185, 42–53.
- FRANKE, A. K., BRÄUNING, A., TIMONEN, M., RAUTIO, P. (2017): Growth response of Scots pines in polar-alpine tree-line to a warming climate. *Forest Ecology and Management*, 399, 94–107.
- FRANKE, A. K., FEILHAUER, H., BRÄUNING, A., RAUTIO, P., BRAUN, M. (2019): Remotely sensed estimation of vegetation shifts in the polar and alpine tree-line ecotone in Finnish Lapland during the last three decades. *Forest Ecology and Management*, 454.
- GIAGLI, K., GRIČAR, J., VAVRČÍK, H., GRYC, V. (2016): Nine-year monitoring of cambial seasonality and cell production in Norway spruce. *IForest*, 9, 375–382.
- GONZÁLEZ DE ANDRÉS, E., CAMARERO, J. J., BLANCO, J. A., IMBERT, J. B., LO, Y. H., SANGÜESA-BARREDA, G., CASTILLO, F. J. (2018): Tree-to-tree competition in mixed European beech–Scots pine forests has different impacts on growth and water-use efficiency depending on site conditions. *Journal of Ecology*, 1, 106, 59–75.
- GOODINE, G. K., LAVIGNE, M. B., KRASOWSKI, M. J. (2008): Springtime resumption of photosynthesis in balsam fir (*Abies balsamea*). *Tree Physiology*, 28, 1069–1076.

- GRISSINO-MAYER, H. D. (2017): Dendroclimatology. In: International Encyclopedia of Geography. Wiley, 1–6.
- GU, H., QIAO, Y., XI, Z., ROSSI, S., SMITH, N. G., LIU, J., CHEN, L. (2022): Warming-induced increase in carbon uptake is linked to earlier spring phenology in temperate and boreal forests. *Nature Communications*, 1, 13.
- GUADA, G., CAMARERO, J. J., SÁNCHEZ-SALGUERO, R., CERRILLO, R. M. N. (2016): Limited growth recovery after drought-induced forest dieback in very defoliated trees of two pine species. *Frontiers in Plant Science*, 7.
- HACKE, U. G., LACHENBRUCH, B., PITTERMANN, J., STEFAN, M., DOMEK, J. C., SCHULTE, P. J. (2015): The hydraulic architecture of conifers. In: *Functional and Ecological Xylem Anatomy*. Springer International Publishing, 39–75.
- HACKE, U. G., SPERRY, J. S. (2001): Functional and ecological xylem anatomy. *Perspectives in Plant Ecology*, 2, 4, 97–115.
- HACKE, U. G., SPERRY, J. S., PITTERMANN, J. (2004): Analysis of circular bordered pit function II. Gymnosperm tracheids with torus-margo pit membranes. *American Journal of Botany*, 3, 91, 386–400.
- HARI, P., MÄKELÄ, A. (2003): Annual pattern of photosynthesis in Scots pine in the boreal zone. *Tree Physiology*, 23, 145–155.
- HARI, P., NÖJD, P. (2009): The effect of temperature and PAR on the annual photosynthetic production of Scots pine in northern Finland during 1906–2002. *Boreal Environment Research*, 14, 5–18.
- HAVIMO, M., RIKALA, J., SIRVIÖ, J., SIPI HAVIMO, M. (2009): Tracheid Cross-sectional Dimensions in Scots Pine (*Pinus sylvestris*)-Distributions and Comparison with Norway Spruce (*Picea abies*). *Silva Fennica*, 4, 43, 681–688.
- HEINO, R. (1994): Climate in Finland during the period of meteorological observations. *Finnish Meteorological Institute Contributions*, 12, 1–209.
- HELAMA, S. (2011): Climate and Scots pine tree-rings in Utsjoki-Kevo district (North-East Finnish Lapland) during the 20th century, with special emphasis on mid-summer connexions. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station*, 24, 129–138.
- HELAMA, S., LINDHOLM, M., TIMONEN, M., ERONEN, M. (2004): Detection of climate signal in dendrochronological data analysis: A comparison of tree-ring standardization methods. *Theoretical and Applied Climatology*, 3–4, 79, 239–254.

- HELAMA, S., MIELIKÄINEN, K., TIMONEN, M., HERVA, H., TUOMENVIRTA, H., VENÄLÄINEN, A. (2013): Regional climatic signals in Scots pine growth with insights into snow and soil associations. *Dendrobiology*, 70, 27–34.
- HELLE, T., MOILANEN, H. (1993): The effects of reindeer grazing on the natural regeneration of *Pinus sylvestris*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 1–4, 8, 395–407.
- HELLMANN, L., AGAFONOV, L., LJUNGQVIST, F. C., SIDOROVA, O., DÜTHORN, E., ESPER, J., HÜLSMANN, L., KIRDYANOV, A. V., MOISEEV, P., MYGLAN, V. S., NIKOLAEV, A. N., REINIG, F., SCHWEINGRUBER, F. H., SOLOMINA, O., TEGEL, W., BÜNTGEN, U. (2016): Diverse growth trends and climate responses across Eurasia's boreal forest. *Environmental Research Letters*, 7, 11.
- HENTTONEN, H. M., MÄKINEN, H., HEISKANEN, J., PELTONIEMI, M., LAURÉN, A., HORDO, M. (2014): Response of radial increment variation of Scots pine to temperature, precipitation and soil water content along a latitudinal gradient across Finland and Estonia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 198, 294–308.
- HOFGAARD, A., OLS, C., DROBYSHEV, I., KIRCHHEFER, A. J., SANDBERG, S., SÖDERSTRÖM, L. (2019): Non-stationary Response of Tree Growth to Climate Trends Along the Arctic Margin. *Ecosystems*, 2, 22, 434–451.
- HUANG, J. A., TARDIF, J. C., BERGERON, Y., DENNELER, B., BERNINGER, F., GIRARDIN, M. P. (2010): Radial growth response of four dominant boreal tree species to climate along a latitudinal gradient in the eastern Canadian boreal forest. *Global Change Biology*, 2, 16, 711–731.
- HUANG, J.-G., MA, Q., ROSSI, S., BIONDI, F., DESLAURIERS, A., FONTI, P., LIANG, E., MÄKINEN, H., OBERHUBER, W., RATHGEBER, C. B. K., TOGNETTI, R., TREML, V., YANG, B., ZHANG, J.-L., ANTONUCCI, S., BERGERON, Y., CAMARERO, J. J., CAMPELO, F., ČUFAR, K., CUNY, H. E., DE LUIS, M., GIOVANNELLI, A., GRIČAR, J., GRUBER, A., GRYC, V., GÜNEY, A., GUO, X., HUANG, W., JYSKE, T., KAŠPAR, J., KING, G., KRAUSE, C., LEMAY, A., LIU, F., LOMBARDI, F., MARTINEZ DEL CASTILLO, E., MORIN, H., NABAIS, C., NÖJD, P., PETERS, R. L., PRISLAN P, SARACINO, A., SWIDRAK, I., VAVRČÍK, H., VIEIRA, J., YU, B., ZHANG, S., ZENG, Q., ZHANG, Y., ZIACO, E. (2020): Photoperiod and temperature as dominant environmental drivers triggering secondary growth resumption in Northern Hemisphere conifers. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 34, 117, 20645–20652.

- IPCC (2021): Changing State of the Climate System. In: *Climate Change 2021: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Sixth Assessment Report*. Cambridge University Press, Cambridge, 287–422.
- JACOBY, G. C., COOK, E. R. (1981): Past Temperature Variations Inferred from a 400-Year Tree-Ring Chronology from Yukon Territory, Canada. *Arctic and Alpine Research*, 4, 13, 409–418.
- JALKANEN, R. (1993): Defoliation of pines caused by injury to roots resulting from low temperatures. Finnish Forest Research Institute, Research Papers, 451, 77–88.
- JYSKE, T., MÄKINEN, H., KALLIOKOSKI, T., NÖJD, P. (2014): Intra-annual tracheid production of Norway spruce and Scots pine across a latitudinal gradient in Finland. *Agricultural and Forest Meteorology*, 194, 241–254.
- KALLIO, P. (1975): Kevo, Finland. *Ecological Bulletins: Structure and Function of Tundra Ecosystems*, 20, 193–223.
- KAŠPAR, J., ANFODILLO, T., TREML, V. (2019): Tree size mostly drives the variation of xylem traits at the treeline ecotone. *Trees - Structure and Function*, 6, 33, 1657–1665.
- KIRCHHEFER, A. J. (2001): Reconstruction of summer temperatures from tree-rings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) in coastal northern Norway. *The Holocene*, 11, 41–52.
- KOLARI, P., LAPPALAINEN, H. K., HÄNNINEN, H., HARI, P. (2007): Relationship between temperature and the seasonal course of photosynthesis in Scots pine at northern timberline and in southern boreal zone. *Tellus, Series B: Chemical and Physical Meteorology*, 3, 59, 542–552.
- KORPELA, M., NÖJD, P., HOLLMÉN, J., MÄKINEN, H., SULKAVA, M., HARI, P. (2011): Photosynthesis, temperature and radial growth of Scots pine in northern Finland: Identifying the influential time intervals. *Trees - Structure and Function*, 2, 25, 323–332.
- KORPILAHTI, E. (1988): Photosynthetic production of Scots pine in the natural environment. *Acta Forestalia Fennica*, 202, 1–71.
- KRAUSS, A., MOLIŃSKI, W., KÚDELA, J., ČUNDERLÍK, I. (2011): Differences in the mechanical properties of early and latewood within individual annual rings in dominant pine tree (*Pinus sylvestris* L.). *Wood Research*, 1, 56, 1–12.
- LANGE, J., CARRER, M., PISARIC, M. F. J., PORTER, T. J., SEO, J. W., TROUILLIER, M., WILMKING, M. (2020): Moisture-driven shift in the climate sensitivity of white spruce xylem anatomical traits is coupled to large-scale oscillation patterns across northern treeline in northwest North America. *Global Change Biology*, 3, 26, 1842–1856.

- LINDERHOLM, H. W. (2001): Climatic Influence on Scots Pine Growth on Dry and Wet Soils in the Central Scandinavian Mountains, Interpreted from Tree-Ring Widths. *Silva Fennica*, 4, 35, 415–424.
- LINDHOLM, M., LEHTONEN, H., KOLSTROM, T., MERILAINEN, J., ERONEN, M., TIMONEN, M. (2000): Climatic signals extracted from ring-width chronologies of Scots pines from the northern, middle and southern parts of the boreal forest belt in Finland. *Silva Fennica*, 4, 34, 317–330.
- LINDHOLM, M., OGURTSOV, M., AALTO, T., JALKANEN, R., SALMINEN, H. (2009): A summer temperature proxy from height increment of Scots pine since 1561 at the northern timberline in Fennoscandia. *Holocene*, 8, 19, 1131–1138.
- LIU, S., LI, X., ROSSI, S., WANG, L., LI, W., LIANG, E., LEAVITT, S. W. (2018): Differences in xylogenesis between dominant and suppressed trees. *American Journal of Botany*, 5, 105, 950–956.
- LUNDQVIST, S. O., SEIFERT, S., GRAHN, T., OLSSON, L., GARCÍA-GIL, M. R., KARLSSON, B., SEIFERT, T. (2018): Age and weather effects on between and within ring variations of number, width and coarseness of tracheids and radial growth of young Norway spruce. *European Journal of Forest Research*, 5, 137, 719–743.
- MACIAS FAURIA, M., HELLE, T., NIVA, A., POSIO, H., TIMONEN, M. (2008): Removal of the lichen mat by reindeer enhances tree growth in a northern Scots pine forest. *Canadian Journal of Forest Research*, 12, 38, 2981–2993.
- MARTIN-BENITO, D., BEECKMAN, H., CAÑELLAS, I. (2013): Influence of drought on tree rings and tracheid features of *Pinus nigra* and *Pinus sylvestris* in a mesic Mediterranean forest. *European Journal of Forest Research*, 132, 33–45.
- MATHISEN, I. E., HOFGAARD, A. (2011): Recent height and diameter growth variation in scots pine (*Pinus sylvestris* L.) along the arctic margin: The importance of growing season versus non-growing season climate factors. *Plant Ecology and Diversity*, 1, 4, 1–11.
- MATÍAS, L., JUMP, A. S. (2012): Interactions between growth, demography and biotic interactions in determining species range limits in a warming world: The case of *Pinus sylvestris*. *Forest Ecology and Management*, 282, 10–22.
- MICHELOT, A., SIMARD, S., RATHGEBER, C., DUFRÊNE, E., DAMESIN, C. (2012): Comparing the intra-annual wood formation of three European species (*Fagus sylvatica*, *Quercus petraea* and *Pinus sylvestris*) as related to leaf phenology and non-structural carbohydrate dynamics. *Tree Physiology*, 8, 32, 1033–1045.

- MU, W., WU, X., CAMARERO, J. J., FU, Y. H., HUANG, J., LI, X., CHEN, D. (2023): Photoperiod drives cessation of wood formation in northern conifers. *Global Ecology and Biogeography*, 4, 32, 603–617.
- NÖJD, P., KORPELA, M., HARI, P., RANNIK, Ü., SULKAVA, M., HOLLMÉN, J., MÄKINEN, H. (2017): Effects of precipitation and temperature on the growth variation of Scots pine—A case study at two extreme sites in Finland. *Dendrochronologia*, 46, 35–45.
- PAMPUCH, T., ANADON-ROSELL, A., TROUILLIER, M., LANGE, J., WILMKING, M. (2021): Direct and Indirect Effects of Environmental Limitations on White Spruce Xylem Anatomy at Treeline. *Frontiers in Plant Science*, 12.
- PAN, Y., BIRDSEY, R. A., FANG, J., HOUGHTON, R., KAUPPI, P. E., KURZ, W. A., PHILLIPS, O. L., SHVIDENKO, A., LEWIS, S. L., CANADELL, J. G., CIAIS, P., JACKSON, R. B., PACALA, S. W., MCGUIRE, A. D., PIAO, S., RAUTIAINEN, A., SITCH, S., HAYES, D. (2011): A Large and Persistent Carbon Sink in the World's Forests. *Science*, 6045, 333, 988–993.
- PEARSON, R. G., PHILLIPS, S. J., LORANTY, M. M., BECK, P. S. A., DAMOULAS, T., KNIGHT, S. J., GOETZ, S. J. (2013): Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature Climate Change*, 7, 3, 673–677.
- PERROT-RECHENMANN, C. (2010): Cellular responses to auxin: division versus expansion. *Cold Spring Harbor perspectives in biology*, 5, 2, 1–15.
- PETERS, R. L., STEPPE, K., CUNY, H. E., DE PAUW, D. J. W., FRANK, D. C., SCHAUB, M., RATHGEBER, C. B. K., CABON, A., FONTI, P. (2021): Turgor – a limiting factor for radial growth in mature conifers along an elevational gradient. *New Phytologist*, 1, 229, 213–229.
- PETIT, G., ANFODILLO, T., CARRARO, V., GRANI, F., CARRER, M. (2011): Hydraulic constraints limit height growth in trees at high altitude. *New Phytologist*, 1, 189, 241–252.
- PIKE, G., PEPIN, N. C., SCHAEFER, M. (2013): High latitude local scale temperature complexity: The example of Kevo Valley, Finnish Lapland. *International Journal of Climatology*, 8, 33, 2050–2067.
- PRITZKOW, C., HEINRICH, I., GRUDD, H., HELLE, G. (2014): Relationship between wood anatomy, tree-ring widths and wood density of *Pinus sylvestris* L. and climate at high latitudes in northern Sweden. *Dendrochronologia*, 4, 32, 295–302.

- PUCHI, P. F., CASTAGNERI, D., ROSSI, S., CARRER, M. (2020): Wood anatomical traits in black spruce reveal latent water constraints on the boreal forest. *Global Change Biology*, 3, 26, 1767–1777.
- RANTANEN, M., KARPECHKO, A. Y., LIPPONEN, A., NORDLING, K., HYVÄRINEN, O., RUOSTEENOJA, K., VIHMA, T., LAAKSONEN, A. (2022): The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979. *Communications Earth and Environment*, 1, 3.
- RATHGEBER, C. B. K., CUNY, H. E., FONTI, P. (2016): Biological basis of tree-ring formation: A crash course. *Frontiers in Plant Science*, 7.
- RATHGEBER, C. B. K., ROSSI, S., BONTEMPS, J. D. (2011): Cambial activity related to tree size in a mature silver-fir plantation. *Annals of Botany*, 3, 108, 429–438.
- RICHARDSON, A. D., HUFKENS, K., MILLIMAN, T., AUBRECHT, D. M., FURZE, E., SEYEDNASROLLAH, B., KRASSOVSKI, M. B., LATIMER, J. M., ROBERT NETTLES, W., HEIDERMAN, R. R., WARREN, J. M., HANSON, P. J. (2018): Ecosystem warming extends vegetation activity but heightens vulnerability to cold temperatures. *Nature*, 560, 368–371.
- ROSSI, S., ANFODILLO, T., ČUFAR, K., CUNY, H. E., DESLAURIERS, A., FONTI, P., FRANK, D., GRIČAR, J., GRUBER, A., HUANG, J. G., JYSKE, T., KAŠPAR, J., KING, G., KRAUSE, C., LIANG, E., MÄKINEN, H., MORIN, H., NÖJD, P., OBERHUBER, W., PRISLAN, P., RATHGEBER, C. B. K., SARACINO, A., SWIDRAK, I., TREML, V. (2016): Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*, 11, 22, 3804–3813.
- ROSSI, S., ANFODILLO, T., MENARDI, R. (2006): Trephor: A New Tool for Sampling Microcores from tree stems. *IAWA Journal*, 1, 27, 89–97.
- ROSSI, S., DESLAURIERS, A., ANFODILLO, T., MORIN, H., SARACINO, A., MOTTA, R., BORGHETTI, M. (2006): Conifers in cold environments synchronize maximum growth rate of tree-ring formation with day length. *New Phytologist*, 2, 170, 301–310.
- ROSSI, S., DESLAURIERS, A., GRIČAR, J., SEO, J. W., RATHGEBER, C. B. K., ANFODILLO, T., MORIN, H., LEVANIC, T., OVEN, P., JALKANEN, R. (2008): Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography*, 6, 17, 696–707.
- ROSSI, S., GIRARD, M. J., MORIN, H. (2014): Lengthening of the duration of xylogenesis engenders disproportionate increases in xylem production. *Global Change Biology*, 7, 20, 2261–2271.

- ROTURIER, S., BERGSTEN, U. (2006): Influence of soil scarification on reindeer foraging and damage to planted *Pinus sylvestris* seedlings. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 3, 21, 209–220.
- SALMINEN, H., JALKANEN, R., LINDHOLM, M. (2009): Summer temperature affects the ratio of radial and height growth of Scots pine in northern Finland. *Annals of Forest Science*, 8, 66, 810–810.
- SCHMITT, U., JALKANEN, R., ECKSTEIN, D. (2004): Cambium Dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the Northern Boreal Forest in Finland. *Silva Fennica*, 2, 38, 167–178.
- SCHOPFER, P. (2006): Biomechanics of plant growth. *American Journal of Botany*, 10, 93, 1415–1425.
- SEO, J. W., ECKSTEIN, D., JALKANEN, R. (2012): Screening various variables of cellular anatomy of Scots pines in Subarctic Finland for climatic signals. *IAWA Journal*, 4, 33, 417–429.
- SEO, J. W., ECKSTEIN, D., JALKANEN, R., RICKEBUSCH, S., SCHMITT, U. (2008): Estimating the onset of cambial activity in Scots pine in northern Finland by means of the heat-sum approach. *Tree Physiology*, 28, 105–112.
- SEO, J. W., ECKSTEIN, D., JALKANEN, R., SCHMITT, U. (2011): Climatic control of intra- and inter-annual wood-formation dynamics of Scots pine in northern Finland. *Environmental and Experimental Botany*, 3, 72, 422–431.
- SHEPPARD, P. R. (2010): *Dendroclimatology: Extracting climate from trees*. Wiley Interdisciplinary Reviews: Climate Change, 3, 1, 343–352.
- SPERRY, J. S., HACKE, U. G., PITTERMANN, J. (2006): Size and function in conifer tracheids and angiosperm vessels. *American Journal of Botany*, 10, 93, 1490–1500.
- ST. GEORGE, S. (2014): An overview of tree-ring width records across the Northern Hemisphere. *Quaternary Science Reviews*, 95, 132–150.
- ST-GERMAIN, J. L., KRAUSE, C. (2008): Latitudinal variation in tree-ring and wood cell characteristics of *Picea mariana* across the continuous boreal forest in Quebec. *Canadian Journal of Forest Research*, 6, 38, 1397–1405.
- STRIDBECK, P., BJÖRKLUND, J., FUENTES, M., GUNNARSON, B. E., JÖNSSON, A. M., LINDERHOLM, H. W., LJUNGQVIST, F. C., OLSSON, C., RAYNER, D., ROCHA, E., ZHANG, P., SEFTIGEN, K. (2022): Partly decoupled tree-ring width and leaf phenology response to 20th century temperature change in Sweden. *Dendrochronologia*, 75.

- TAKAMATSU, T., WATANABE, M., KOSHIKAWA, M. K. (2023): Convenient Sampling of Xylem Sap from Adult Tree Trunks and Analysis of Its Components. *Forests*, 2, 14.
- TUOVINEN, M. (2005): Response of tree-ring width and density of *Pinus sylvestris* to climate beyond the continuous northern forest line in Finland. *Dendrochronologia*, 2, 22, 83–91.
- TUOVINEN, M., MCCARROLL, D., LOS, S., GRUDD, H., JALKANEN, R. (2009): Spatial and temporal stability of the climatic signal in northern Fennoscandian pine tree-ring width and maximum density. *Boreas*, 1, 38, 1–12.
- VAGANOV, E. A., HUGHES, M. K., KIRDYANOV, A. V., SCHWEINGRUBER, F. H., SILKIN, P. P. (1999): Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Nature*, 6740, 400, 149–151.
- VÄRE, H., OHTONEN, R., OKSANEN, J. (1995): Effects of reindeer grazing on understorey vegetation in dry *Pinus sylvestris* forests. *Journal of Vegetation Science*, 4, 6, 523–530.
- VON ARX, G., CRIVELLARO, A., PRENDIN, A. L., ČUFAR, K., CARRER, M. (2016): Quantitative wood anatomy—practical guidelines. *Frontiers in Plant Science*, 7, 1–13.
- WADE, R. H. (2009): On and around microtubules: An overview. *Molecular Biotechnology*, 2, 43, 177–191.
- WIELGOLASKI, F. E., HOFGAARD, A., HOLTMEIER, F. K. (2017): Sensitivity to environmental change of the treeline ecotone and its associated biodiversity in European mountains. *Climate Research*, 1–2, 73, 151–166.
- WILLIAMS, C. B., ANFODILLO, T., CRIVELLARO, A., LAZZARIN, M., DAWSON, T. E., KOCH, G. W. (2019): Axial variation of xylem conduits in the Earth’s tallest trees. *Trees - Structure and Function*, 5, 33, 1299–1311.
- YUN, J., JEONG, S. J., HO, C. H., PARK, C. E., PARK, H., KIM, J. (2018): Influence of winter precipitation on spring phenology in boreal forests. *Global Change Biology*, 11, 24, 5176–5187.
- ZAMIL, M. S., GEITMANN, A. (2017): The middle lamella - More than a glue. *Physical Biology*, 1, 14.
- ZENG, Q., ROSSI, S., YANG, B. (2018): Effects of age and size on xylem phenology in two conifers of northwestern China. *Frontiers in Plant Science*, 8.

ZHANG, T. (2005): Influence of the seasonal snow cover on the ground thermal regime: An overview. *Reviews of Geophysics*, 4, 43.

ZHONG, R., YE, Z. (2009): Secondary Cell Walls. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. Wiley, 1–6.

Datové zdroje

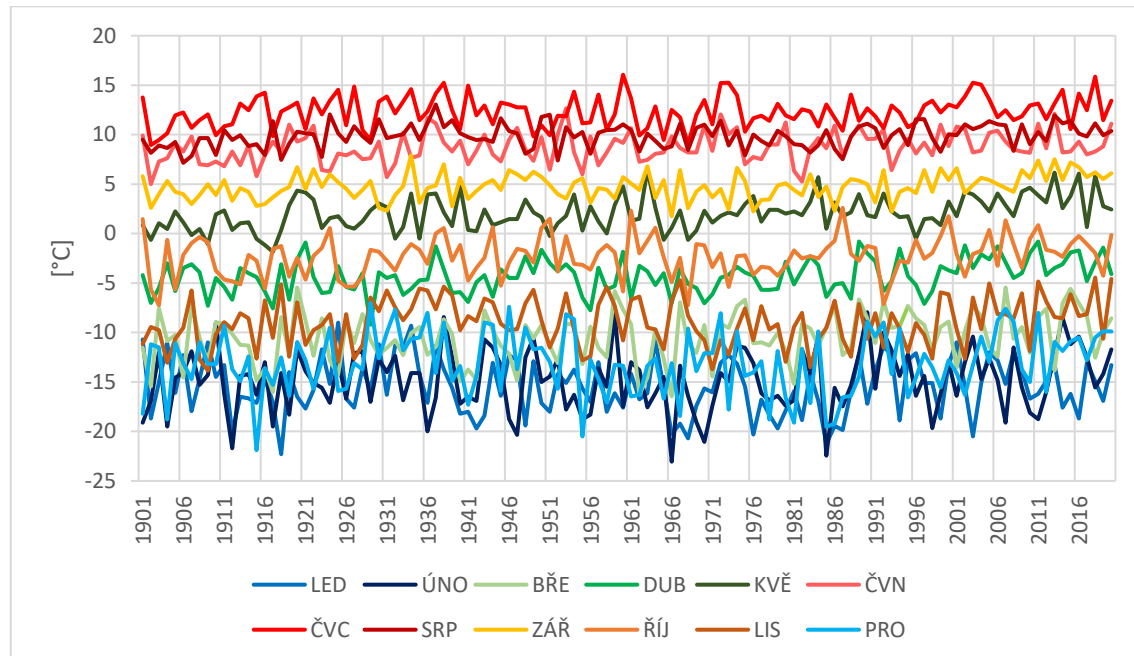
KNMI (2021): KNMI Climate Explorer. Dostupné z <https://climexp.knmi.nl> (cit. 3. 1. 2023).

NLS (2023): National Land Survey of Finland – MapSite. Dostupné z <https://asiointi.maanmittauslaitos.fi/karttapaikka/> (cit. 1. 12. 2023).

PŘÍLOHY

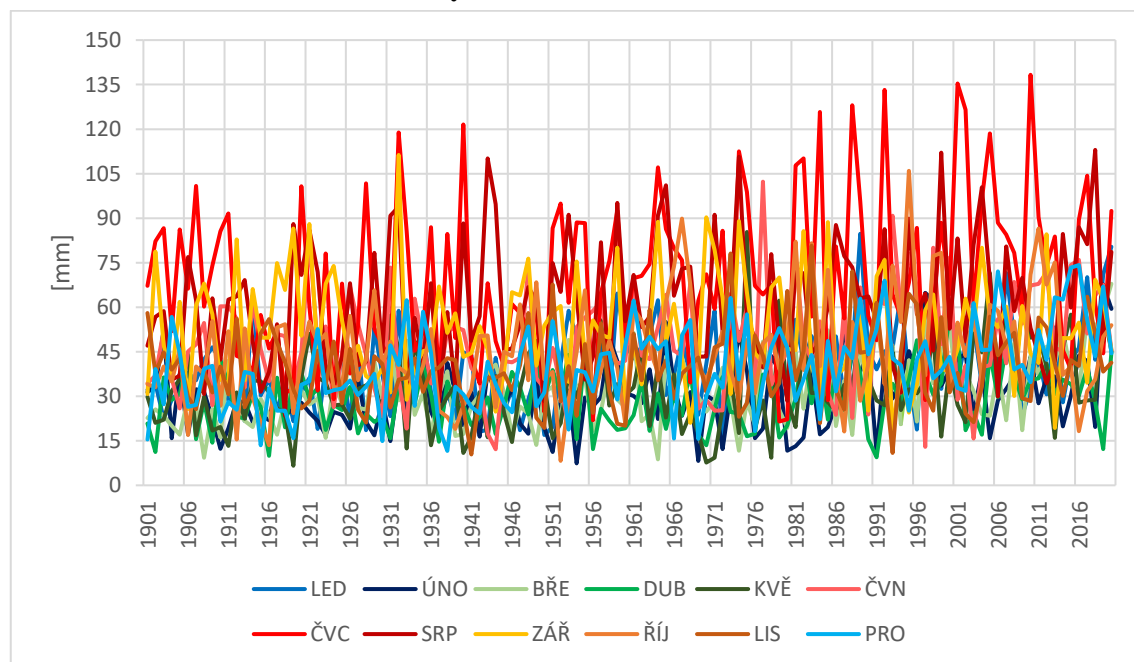
Obrázky

Příloha O1 – Průměrné měsíční teploty vzduchu v oblasti Kevo během období 1901–2020



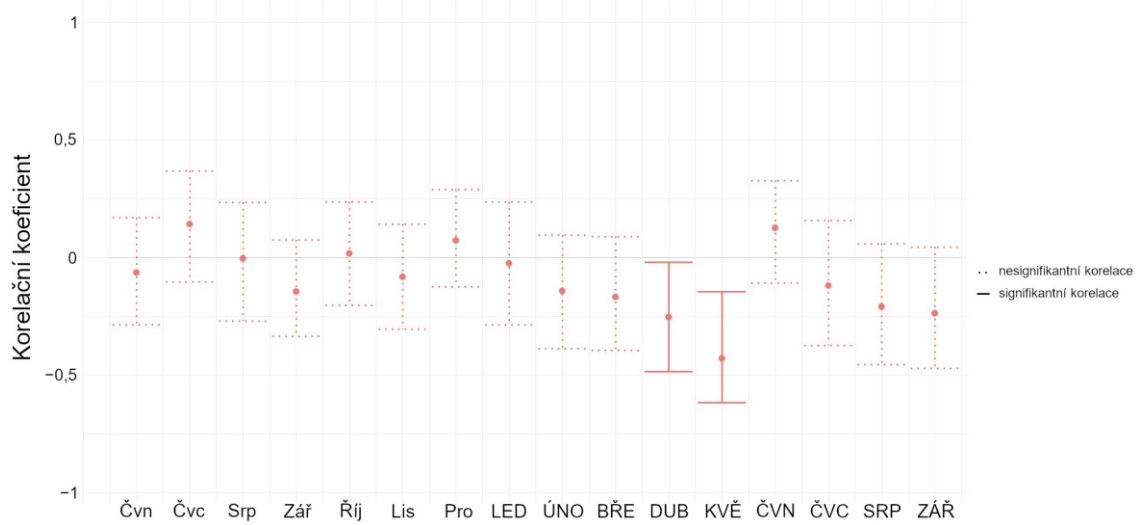
Zdroj: vlastní zpracování na základě KNMI (2021)

Příloha O2 – Celkové měsíční úhrny srážek v oblasti Kevo během období 1901–2020

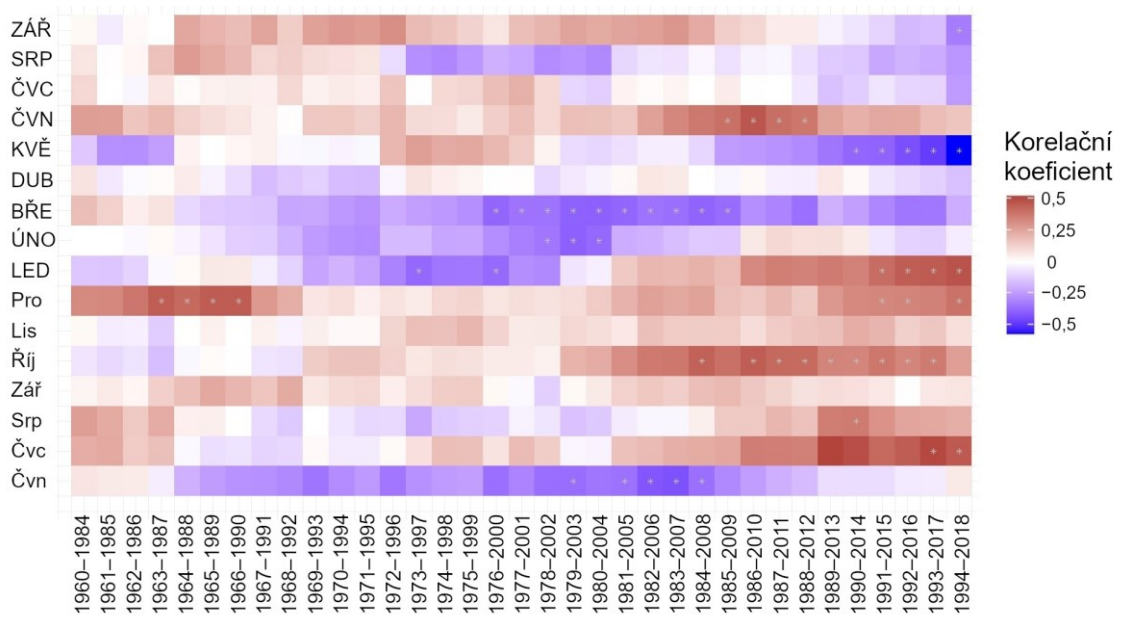


Zdroj: vlastní zpracování na základě KNMI (2021)

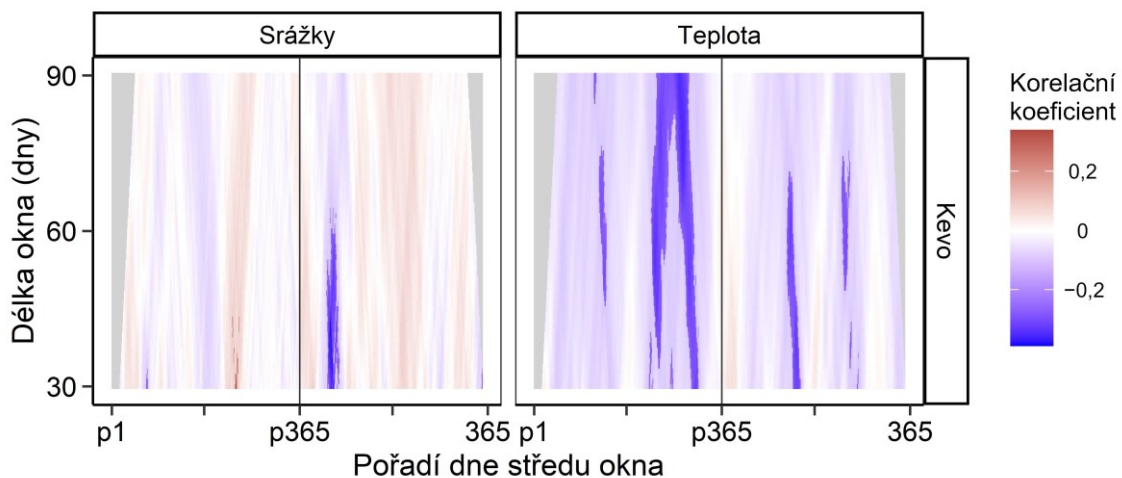
Příloha O7 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



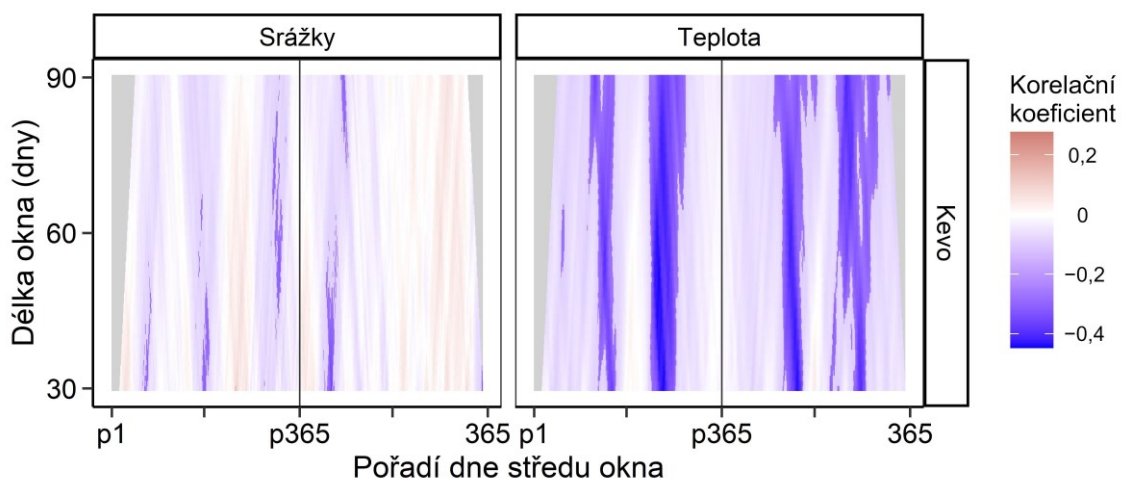
Příloha O8 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



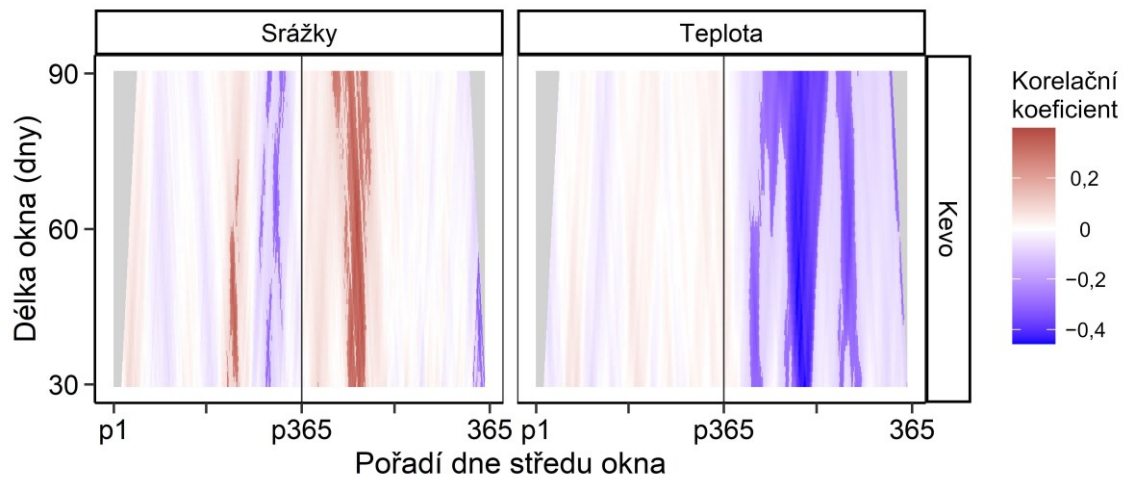
Příloha O9 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



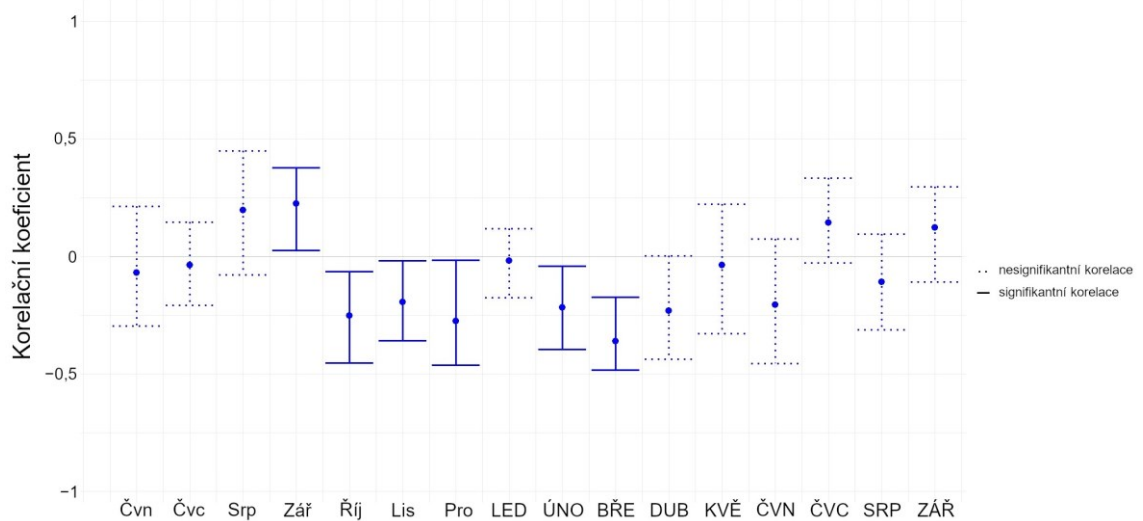
Příloha O10 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



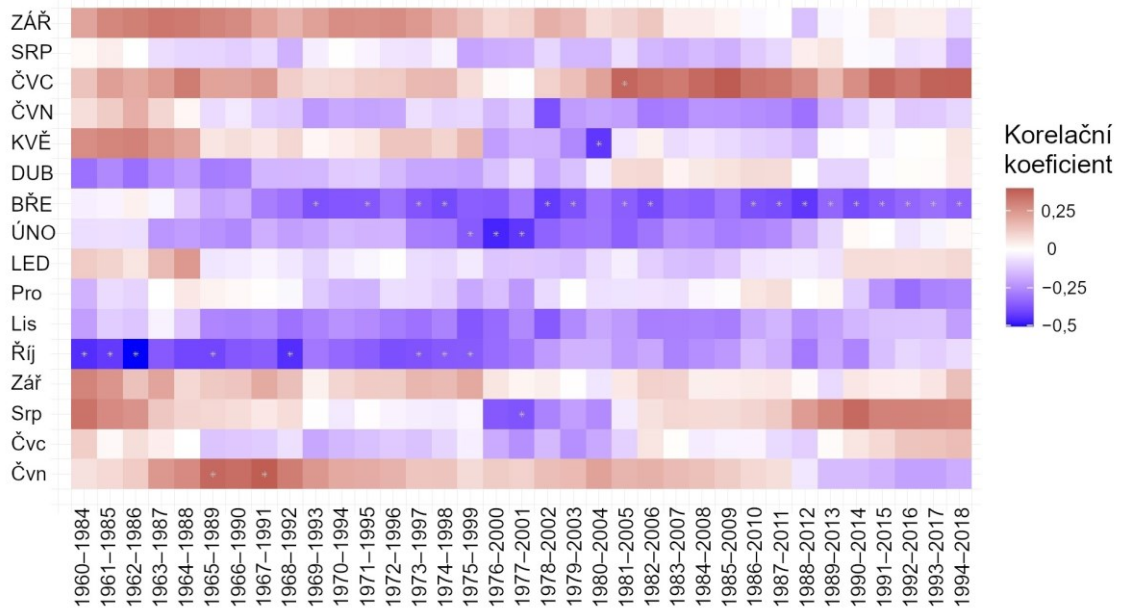
Příloha O11 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



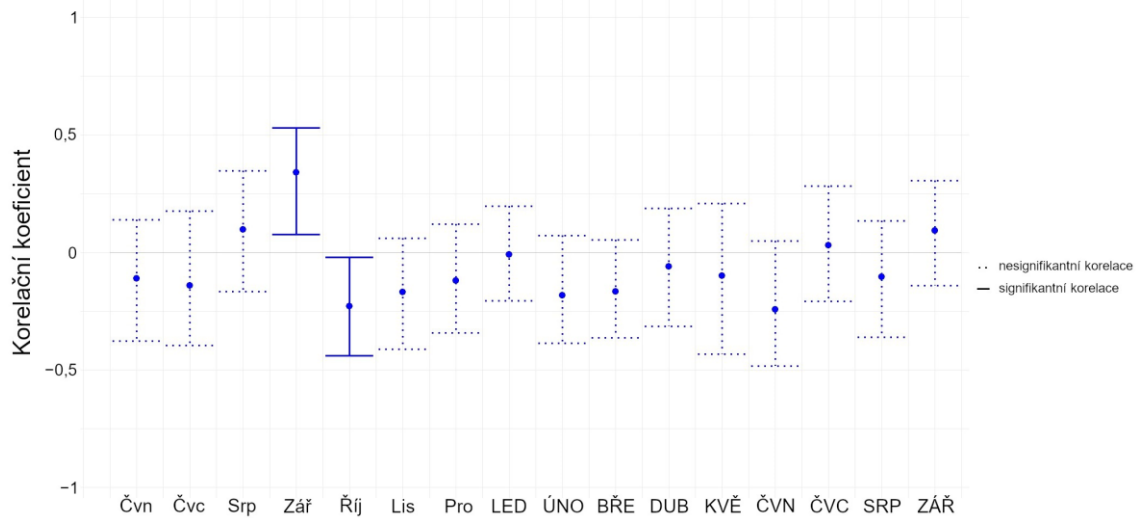
Příloha O12 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



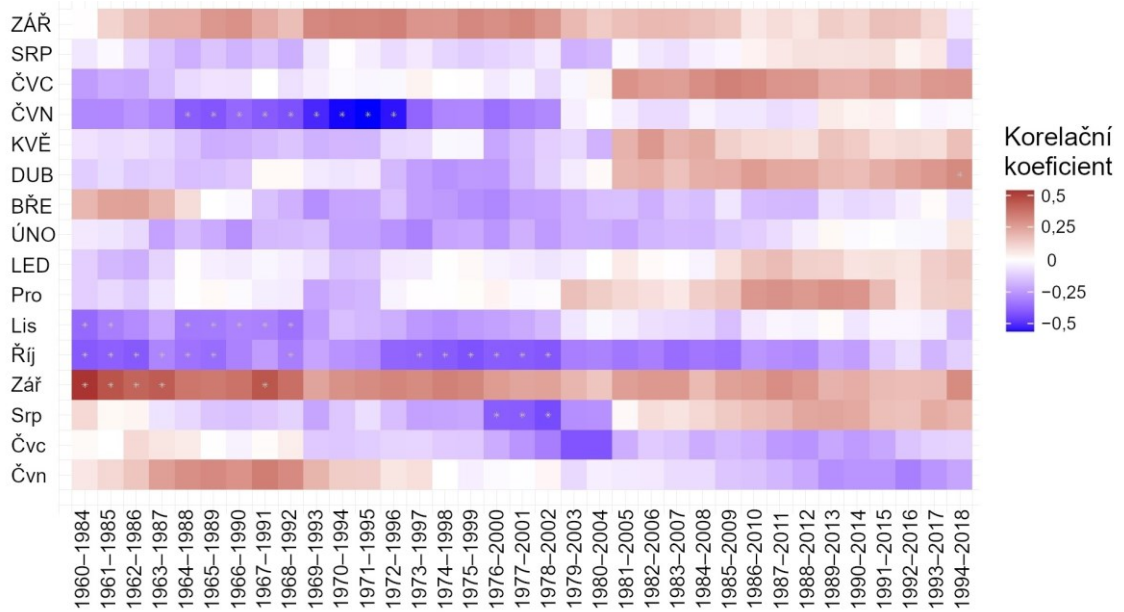
Příloha O13 – Klouzávé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



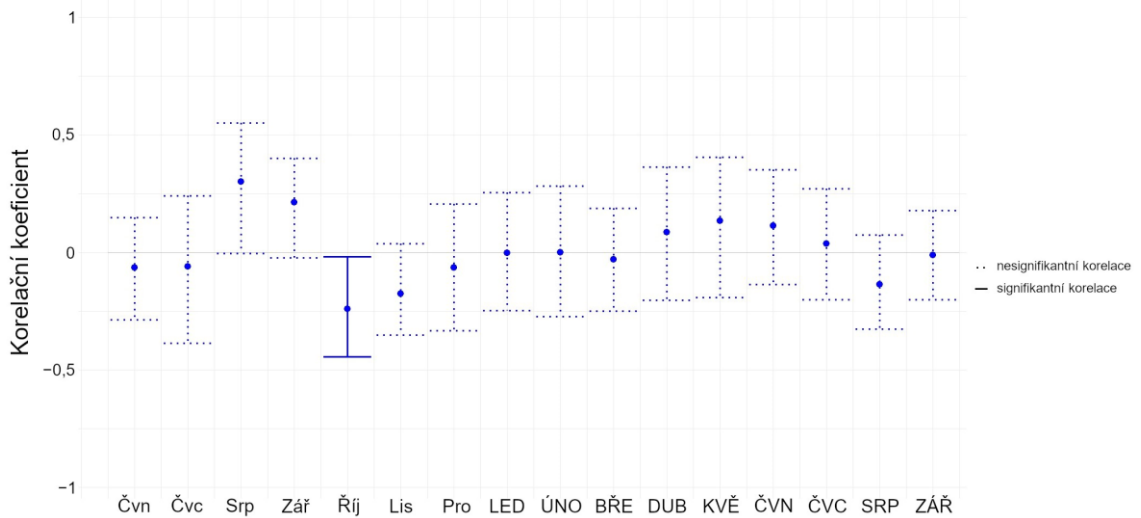
Příloha O14 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



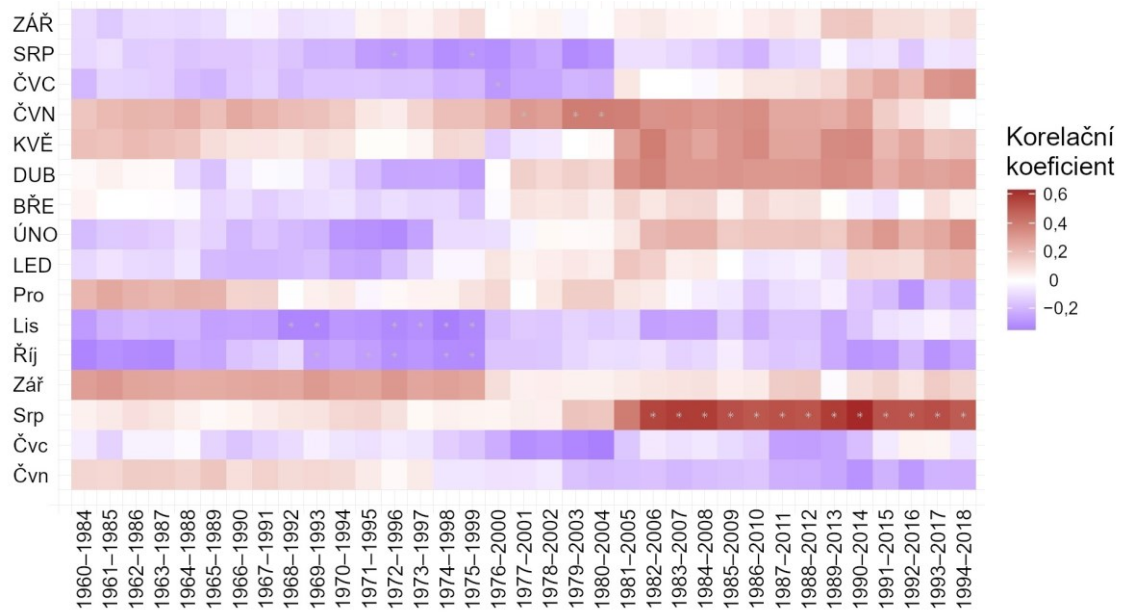
Příloha O15 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



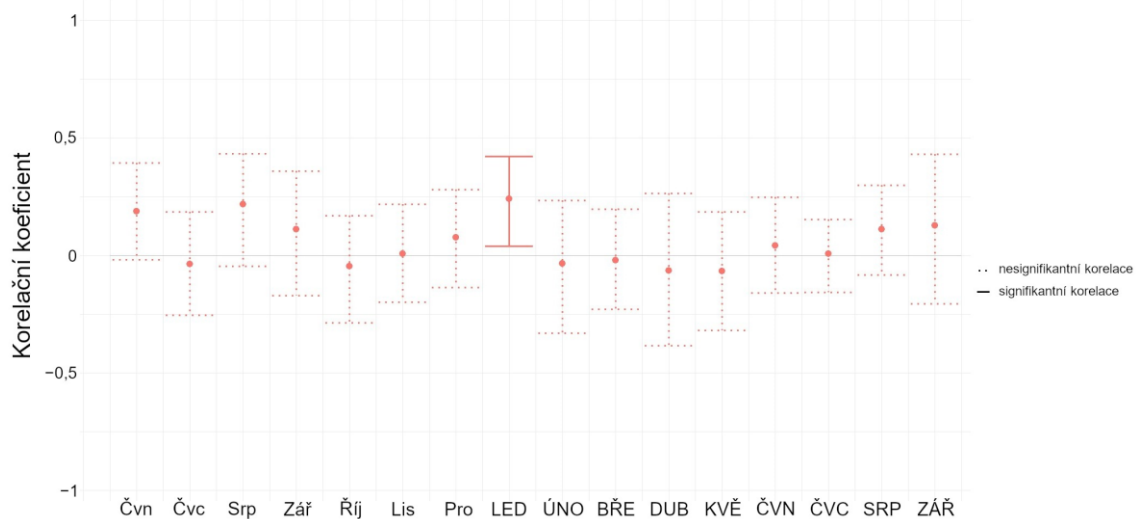
Příloha O16 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



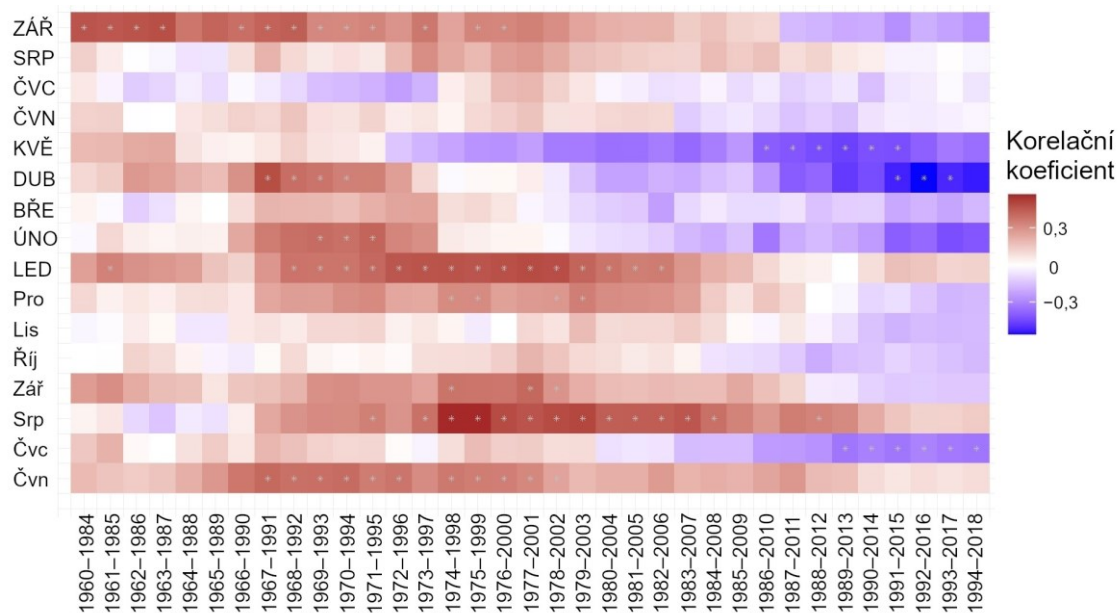
Příloha O17 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami LA sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



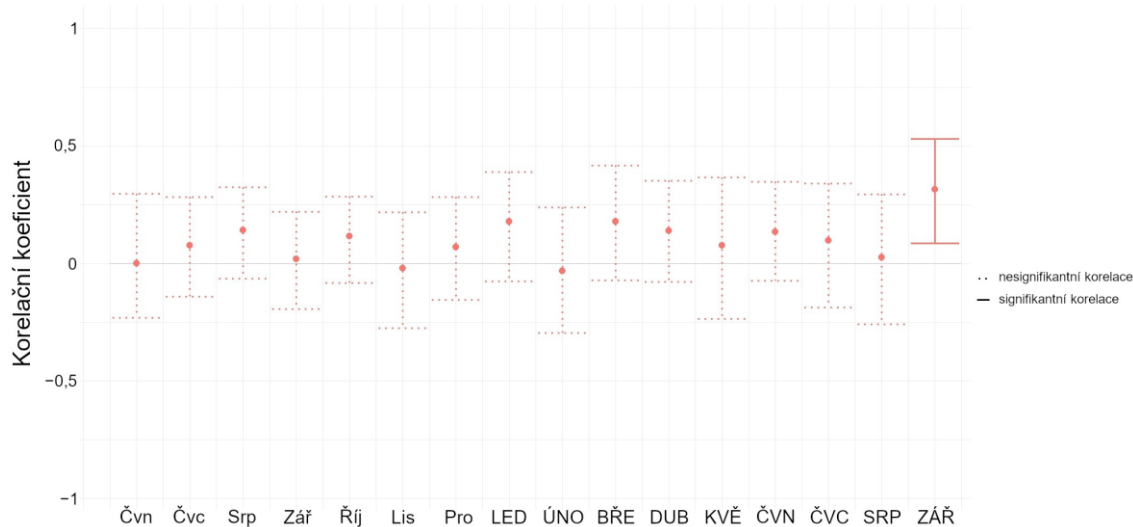
Příloha O18 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



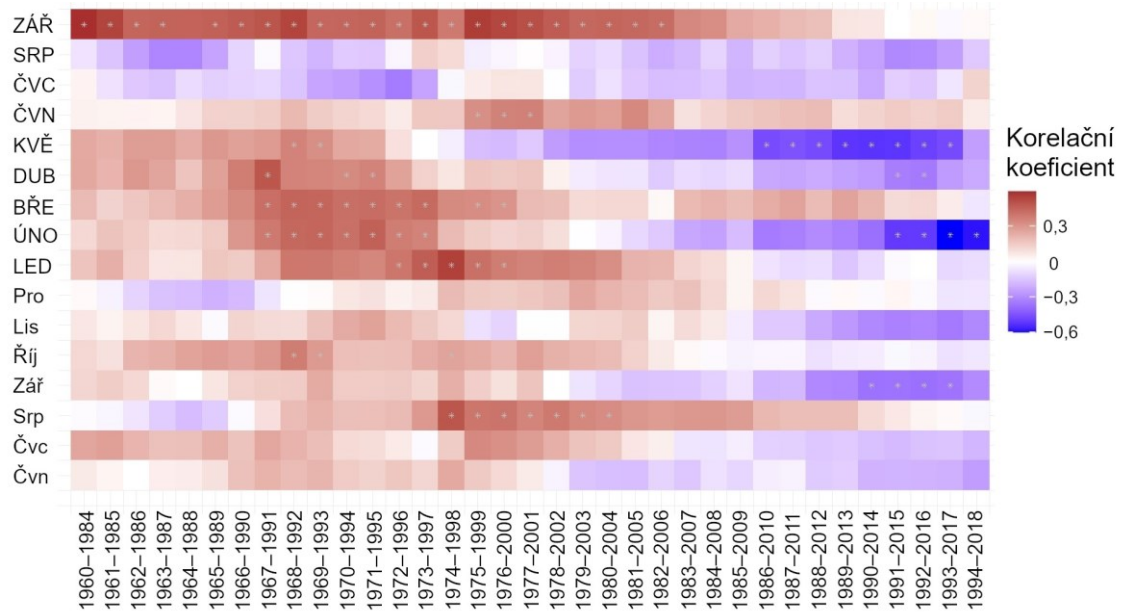
Příloha O19 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



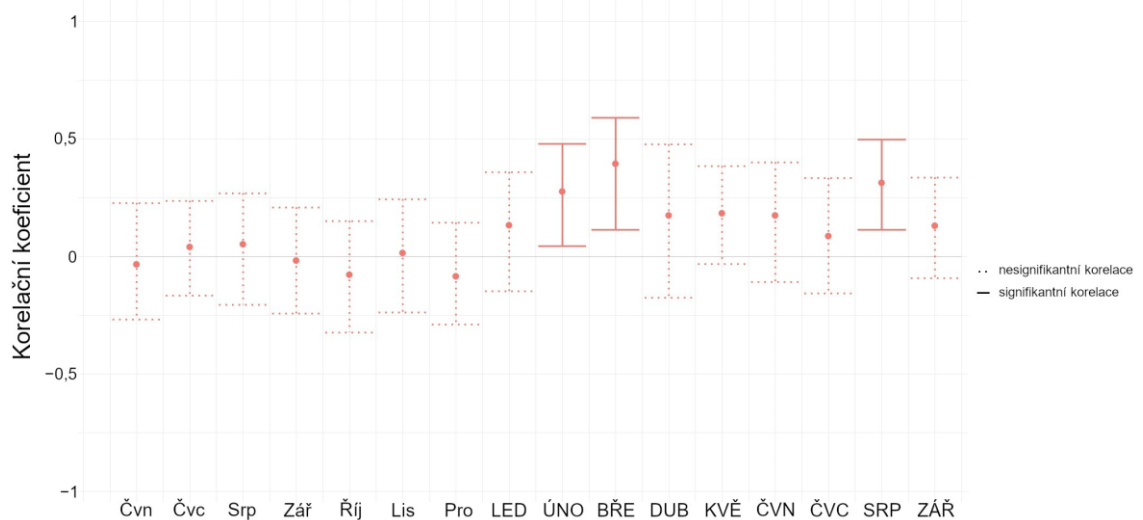
Příloha O20 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



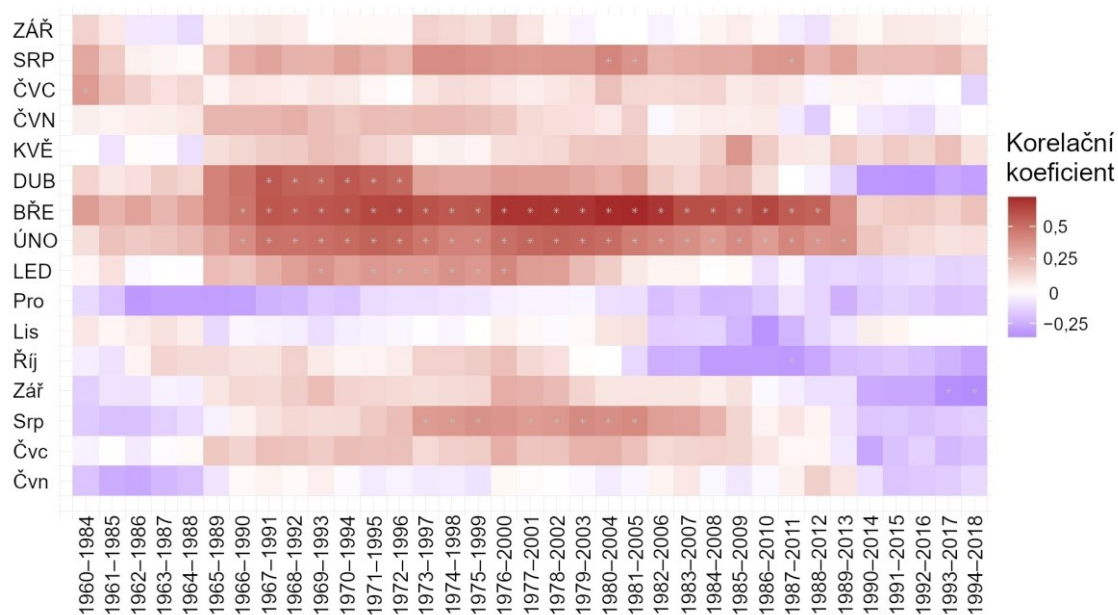
Příloha O21 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



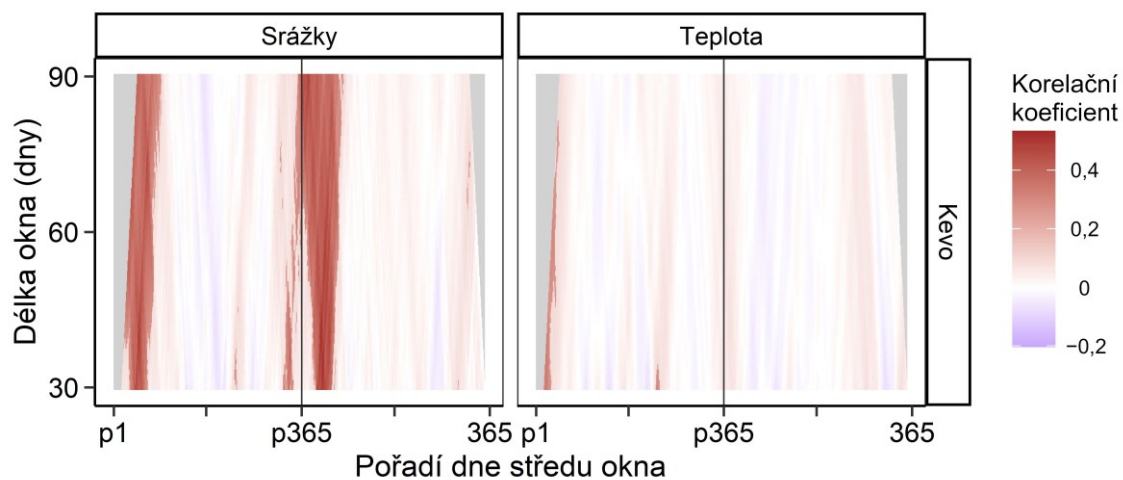
Příloha O22 – Korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



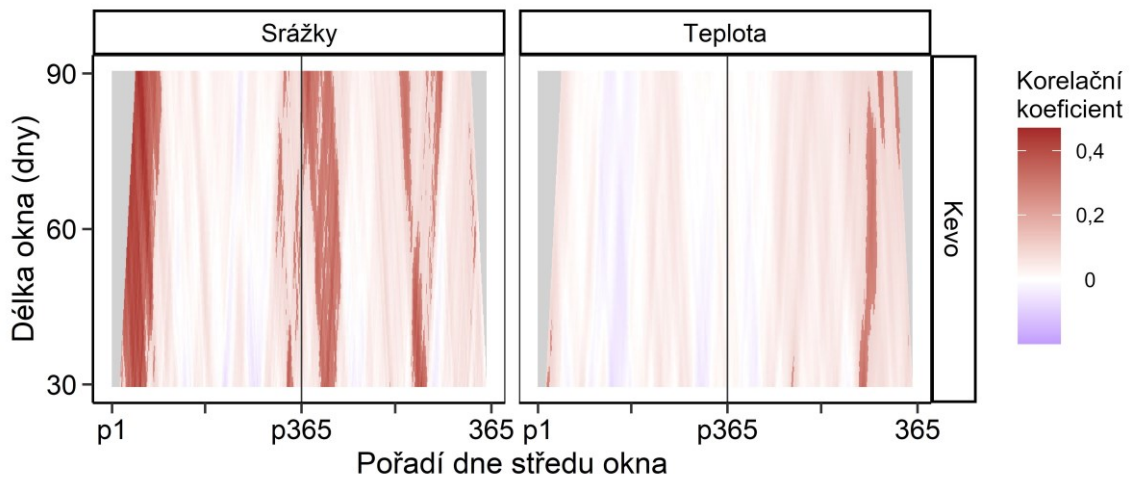
Příloha O23 – Klouzavé korelace mezi průměrnými měsíčními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



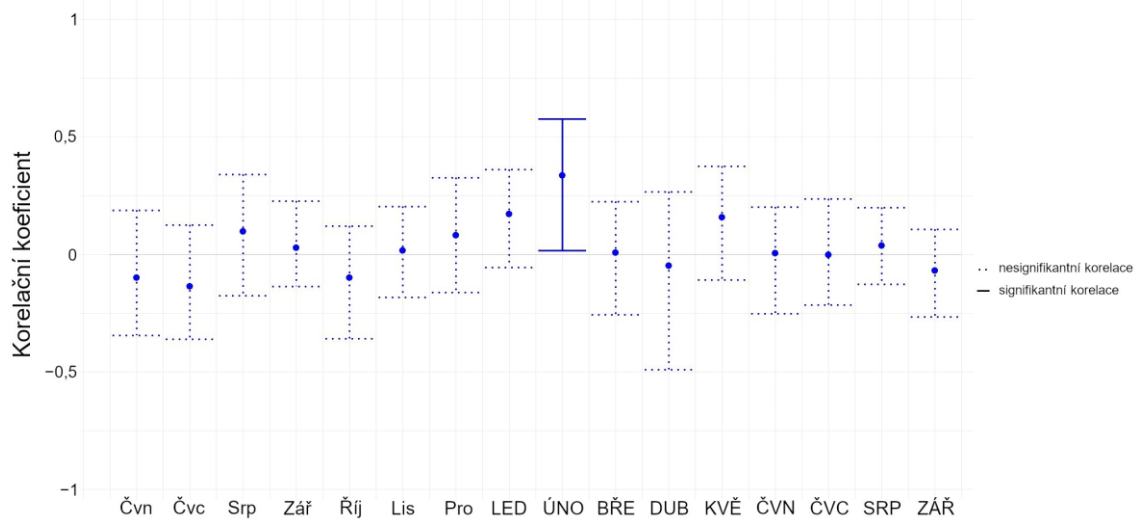
Příloha O24 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



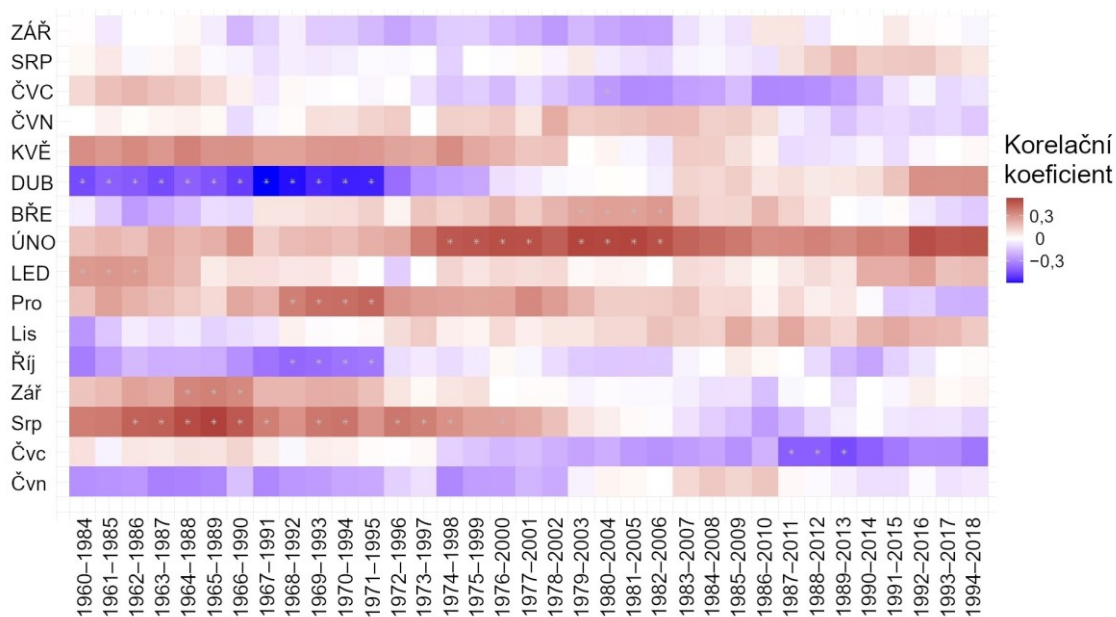
Příloha O25 – Korelace mezi celkovými denními úhrny srážek a průměrnými denními teplotami vzduchu a hodnotami CWT sektoru III u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



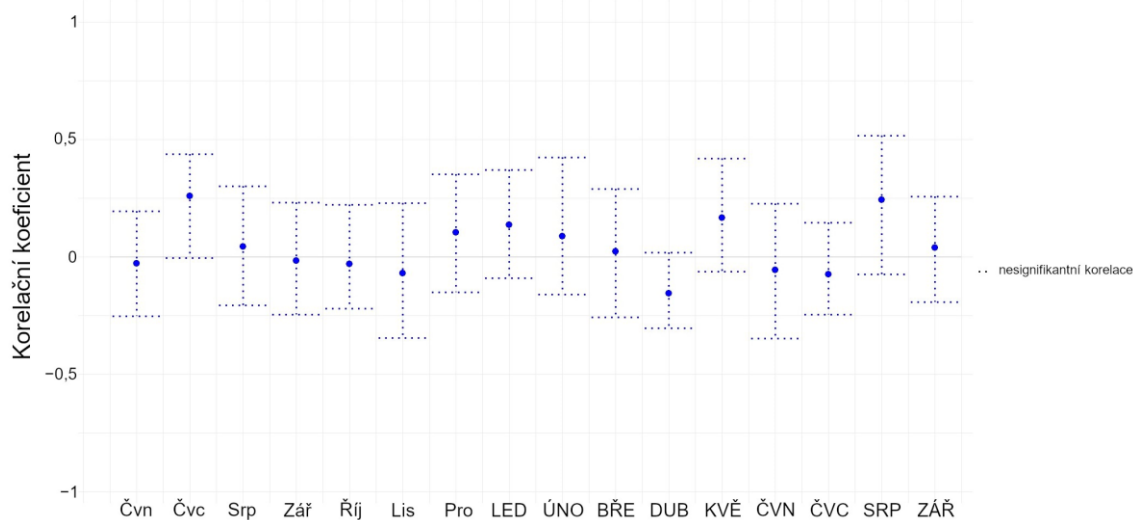
Příloha O26 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



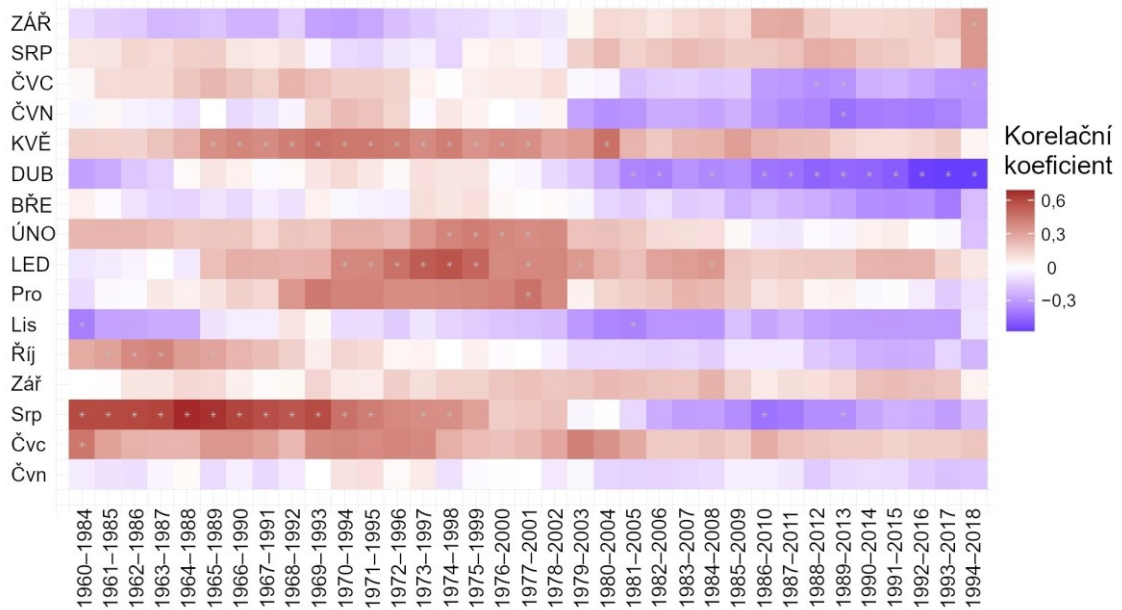
Příloha O27 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru IV u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



Příloha O28 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



Příloha O29 – Klouzavé korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru II u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018



Příloha O30 – Korelace mezi celkovými měsíčními úhrny srážek a hodnotami CWT sektoru I u sledovaného jedince borovice lesní v oblasti Kevo během období 1960–2018

