

CHARLES UNIVERSITY
FACULTY OF SCIENCE

Physical Geography and Geoecology



Jakub Kašpar

The influence of wind on treeline position – the question of summit syndrome

Vliv větru na polohu horní hranice lesa – otázka vrcholového fenoménu

Summary of the doctoral dissertation / Autoreferát disertační práce

Supervisor: Mgr. Václav Tremel Ph.D.

Praha 2017

Title: The influence of wind on treeline position – the question of summit syndrome

Author: Jakub Kašpar

Department: Department of Physical Geography and Geoecology, Faculty of Science, Charles University

Supervisor: Václav Treml, Department of Physical Geography and Geoecology, Faculty of Science, Charles University

Abstract: Growing season temperatures drive treeline position on a global scale. However, environmental factors including wind action may critically modify the position of treeline ecotone on a regional or a local scale. The intensity of wind action increases with shortening of treeline-summit distance. High intensity of wind action may cause the presence of a summit syndrome. This results into the lowering of treeline below its potential limit given by temperature conditions. Alpine treeline ecotones occurring in 11 mountain ranges including the Harz Mts., the High Sudetes and the Carpathians represented the model areas for my research. These mountains are located at the 50th parallel and reflect an increase in the gradient of continentality. Moreover, the distance of treeline from the summit is highly variable among these mountains. These mountains are moreover characterized by differences in mass elevation effect and in the summit syndrome intensity. Treeline position in Central Europe is increasing its elevation about 94 m per 100 km towards the east, when reflecting rise of elevation isotherms due to increasing continentality. However, thermal conditions of the majority of these treelines do not differ significantly from each other as well as from similar positions in the Alps. Treelines in the Harz, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník and Velká Fatra are, however, an exception. These mountains showed higher radial and apical growth when compared to the rest of investigated treelines. We found that temperature conditions were strongly correlated to radial growth, correlations were lesser for height growth below 2 m and there was no correlation with height growth above 2 m. Results of xylogenesis indicated a potential influence of wind action on wood formation in high-elevation tree stands. Anyway, the high wind speeds were reflected in higher occurrence of clonal tree islands and irregular tree crowns reflecting prevailing wind direction in winter. Wind was able to limit only apical growth of trees after they exceed the height of 2 m. The approximate rate of this limitation was 0.65 cm per 1 m.s⁻¹ of wind increment per year. Nevertheless, the overall wind-induced depression of highest treeline positions is probably low, even in windy mountain regions such as the mountainous regions of Central Europe, because even in the highest elevations, the wind-sheltered sites favourable for tree growth exist. Thus, overall effect of summit syndrome in mountains of Central Europe generally manifests in a difference in tree size between wind protected and wind affected sites. This might lead to slight treeline depression in mountain ranges such as the Králický Sněžník Mts. and Hrubý Jeseník Mts.

Keywords: treeline, summit syndrome, tree growth, wind influence, High Sudetes, Harz, Carpathians

Název: Vliv větru na polohu horní hranice lesa – otázka vrcholového fenoménu

Autor: Jakub Kašpar

Ústav: Katedra fyzické geografie a geoekologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova

Školitel: Václav Tremel, Katedra fyzické geografie a geoekologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova

Abstrakt: Na globální úrovni je poloha horní hranice lesa daná izotermou teploty vegetační sezony. Na regionální úrovni, však může být její poloha modifikována dalšími environmentálními faktory, jako je například působení větru. Intenzita působení větru roste se zkracující se vzdáleností mezi ekotonem horní hranice lesa a vrcholovými oblastmi. Vysoká intenzita působení větru může vést k přítomnosti vrcholového fenoménu. Ten může vést ke snížení polohy horní hranice lesa pod její potenciální elevaci danou teplotními podmínkami. Ekoton horní hranice lesa vyskytující se v jedenácti pohořích Střední Evropy v Harzu, Vysokých Sudetech a Karpatech sloužil jako model pro můj výzkum. Tato pohoří kopírují 50. rovnoběžku a podél gradientu rostoucí kontinentality. Vzdálenost polohy horní hranice lesa od vrcholu je v těchto pohořích značně variabilní. Kromě toho se jednotlivá pohoří liší svou hmotností a pravděpodobně také intenzitou vrcholového fenoménu. Poloha horní hranice lesa ve Střední Evropě roste o 94 m na 100 km směrem k východu, přičemž kopíruje nárůst nadmořské výšky izoterm v důsledku zvyšující se kontinentality a hmotnosti pohoří. Teplotní podmínky na většině horních hranic lesa se vzájemně neliší. Stejně tak se neliší od podmínek na podobných stanovištích v Alpách. Výjimku tvoří Harz, Králický Sněžník Hrubý Jeseník a Velká Fatra. V těchto pohořích byl rovněž zaznamenán vyšší radiální přírůst. Teplotní poměry silně korelovaly s radiálním růstem, ale pouze slabě s výškovým růstem stromů nižších než 2 m a vůbec s výškovým růstem stromů vyšších než 2 m. Také rozdíly v časování fenologických fází tvorby dřeva napříč ekotonem hranice lesa naznačily možný vliv větru na růst stromů v nejvyšších částech ekotonu. Vysoké rychlosti větru se odrazily ve vyšším výskytu klonálních stromových skupinek a nepravidelném tvaru korun kopírujícím převládající větrné proudění v zimních měsících. Navzdory tomu výsledky neprokázaly vliv větrem indukované ztráty biomasy na růst stromů ve zkoumaných pohořích. Vítr snižoval výškový přírůst stromu po dosažení výšky 2 m o 0.65 cm při nárůstu rychlosti větru o 1 m.s⁻¹. Přesto lze říci, že větrem způsobené snížení polohy horní hranice lesa je pravděpodobně malé i v větrných pohořích v rámci studované části střední Evropy. Vliv vrcholového fenoménu se v pohořích Střední Evropy projevuje pouze vytvářením rozdílu ve velikosti stromů mezi návětrnými a závětrnými polohami. Vrcholový efekt mohl tímto způsobem přispět ke snížení polohy horní hranice lesa v Králickém Sněžníku a Hrubém Jeseníku.

Klíčová slova: horní hranice lesa, vrcholový fenomén, růst stromů, Vysoké Sudety, Harz, Karpaty

1 Introduction

Treeline is a prominent vegetation boundary separating montane or subalpine forest from alpine zone (Körner 2012). The treeline ecotone is a transition zone of varying width, characterized by a considerable decline in tree size with increasing elevation. At global scale the main driving factor of treeline position is an insufficient amount of heat during the growing season (Körner and Paulsen 2004). Thus, treelines are located at positions with very similar temperature conditions all over the world (mean air temperature 5 to 7 °C in the growing season, Körner and Paulsen 2004). Nevertheless, at a regional or local scales, treeline position may be considerably modified by other factors including snow, wind, soil, and geomorphic conditions (Carlson et al 2011, Han et al. 2012, Takahashi 2014). Among these factors, wind is probably the most significant. Wind is primarily responsible for snow relocation and irregular distribution of snowpack (Jeník and Štursa 2003, Mamet and Kershaw 2013, Renard et al. 2016). Snow and ice transported by wind abrades tree stems and shoots (Han et al. 2012). In addition, wind accelerates heat exchange (Grace et al. 1989, Anten et al. 2010) and increases evaporative cooling (James et al. 1994).

Simultaneous influence of non-thermal factors including wind action near mountain summits is called as a summit syndrome (Carlson et al. 2011, Körner 2012, Odland 2015). The summit syndrome has been described from low elevated mountain ranges such as the Appalachians or High Sudetes (Jeník 1961, Leffler 1981, Cogbill et al. 1997). The summit syndrome manifests in abrupt change of several environmental characteristics in close vicinity of summits: (i) decrease in near the ground air temperature and soil temperature; (ii) change in soil conditions, and (iii) abrupt change in vegetation reflected in locally depressed climatically-driven vegetation boundaries (Cogbill et al. 1997, Carlson et al 2011). However, despite obvious evidences of varying intensity of summit syndrome, summit syndrome has been usually described as a binary factor which is just present or absent in given area and its quantification has not yet been discussed.

2 Work objectives

Mountain ranges in Central Europe offer a possibility to study treelines differing in wind conditions as well as treelines located in varying distances from summits. These treelines might be depressed against their potential position because of summit syndrome and associated wind influence (Jeník 1961). The reasons of wind-induced treeline depression might be attributed to

e.g. abrasion of stems and shoots by ice particles (Han et al. 2012), weakening of hormonal signal due to partial loss of buds (Susiluoto et al. 2010), apical breaks (Kajimoto et al 2002), or the need for production of reaction wood due to excessive bending, which demands a lot of resources (Du and Yamamoto 2007). To describe the influence of wind and summit syndrome on treeline the following goals were set:

- i) To calculate temperature metrics for the highest treeline positions in mountain ranges of Central Europe and to compare them with each other and with potential treeline temperature values published in literature.
- ii) To compare relation between growth and temperature metrics of the uppermost tree stands in Central Europe.
- iii) To analyse growth and morphology of trees growing along the wind speed gradient in treeline ecotone.
- iv) To evaluate differences in timing of wood phenology at lower and upper part of the treeline ecotone.

3 Study area and methods

Study area was represented by mountainous regions of Central Europe (from 48 to 51 °N and 10 to 20 °E; Figure 1) with paleological evidences of climate driven forest free zones (Obidowicz 1996, Beug et al. 1999, Treml et al. 2006, Novák et al. 2010).

The mountain ranges under study can be divided into two major groups. First the Hercynian mountains (the Harz, Krkonoše, Králický Sněžník and Hrubý Jeseník Mountain) characterized by flat summit surfaces and moderately steep slopes, with treelines located close to summits. The second group is represented by Western Carpatians, In the Western Carpathians, there are mountains with moderate relief (Babia Gora or Velká Fatra) or true alpine mountain ranges (the Vysoké or Západní Tatry Mountains). Treeline is located either close to summits or relatively far below summits. The majority of research activities were conducted in the Krkonoše Mountains because of their good accessibility and pronounced gradients of wind exposed and wind sheltered sites. The Krkonoše Mts. belong to the windiest mountains in Europe (Migala 2005) and were therefore suitable for studying the effect of wind on tree growth at treeline.

The dominant treeline tree species in the study area is Norway spruce (*Picea abies* [L.] Karst.) (Treml and Banaš 2000, Hertel and Schöling 2011, Czajka et al. 2015). In the

Carpathians *Pinus cembra* and *Larix decidua* occur as well (Czajka et al. 2015). Prostrate dwarf pine (*Pinus mugo*) either native or planted forms often extensive closed stands in and above the alpine treeline ecotone (Wild and Winkler 2008, Švajda et al. 2011). *Picea abies* in treeline occurs either as seed-based individuals or in the form of groups formed by vegetative reproduction (Šenfelder et al. 2014).

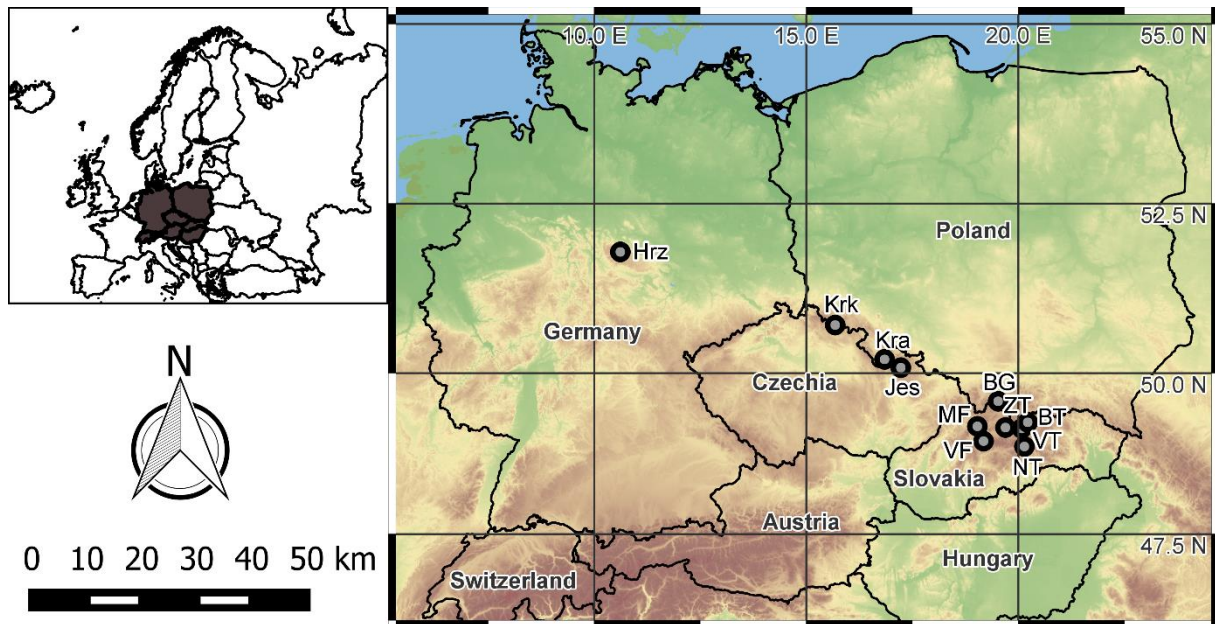


Figure 1: Location of the mountain ranges under the study. Abbreviations in alphabetical order: (BG) Babia góra and Pilsko; (BT) Belianské Tatry; (Jes) Hrubý Jeseník; (Kra) Králický Sněžník; (Krk) Krkonoše; (MF) Malá Fatra; (NT) Nizké Tatry; (VF) Velká Fatra; (VT) Vysoké Tatry; (ZT) Západné Tatry.

In this dissertation three different sets of methods of sample collection and processing were employed:

- First set of methods was used to calculate the thermal regime of treelines in Central Europe. These included particularly a computation of climatic variables and their adjustment to treeline position.
- Second set of methods was based on retrospective analysis of tree growth and morphometric measurements of selected trees. Retrospective analysis was carried out by standard dendrochronological procedures (Speer 2012) to discern growth parameters. Morphometrical measurements were undertaken to discern differences in the size and shape of trees as well as in symptoms of biomass loss.
- Last set of methods was related to monitoring of wood formation during growing season in response to microclimatic conditions.

4 Main results

4.1 Differences in intra-annual wood formation in *Picea abies* across the treeline ecotone, Giant Mountains, Czech Republic

Elevation-related decrease in growing season temperatures is a highly important factor in limiting tree growth in cold environments such as alpine treeline ecotones. We aimed to identify radial growth timing differences in *Picea abies* (L.) Karst. between the lower (timberline) and upper (treeline) parts of an alpine treeline ecotone. Over three growing seasons, soil and air temperatures were measured and phenology of wood formation was analysed at two sites separated by 140 m of elevation in the Giant Mountains, Czech Republic. The results showed that there were two periods with significant differences in wood phenology between timberline and treeline (Figure 2). In the early part of the growing season, higher ambient temperatures at timberline led to higher number of cambial and enlarging cells here than at treeline. In the second part of the growing season, the bigger and/or more numerous tracheids at timberline than at treeline required more time for maturation. Significant delay in the beginning of wood formation at treeline in comparison to timberline was observed only in 2011, when soil was frozen markedly longer at treeline. We found that cambial activity significantly increased when soil temperature increased from near zero to a threshold temperature of 4–5 °C. We therefore suggest that for *Picea abies* both the above and belowground parts of the tree must be sufficiently warm for full resumption of cambial activity.

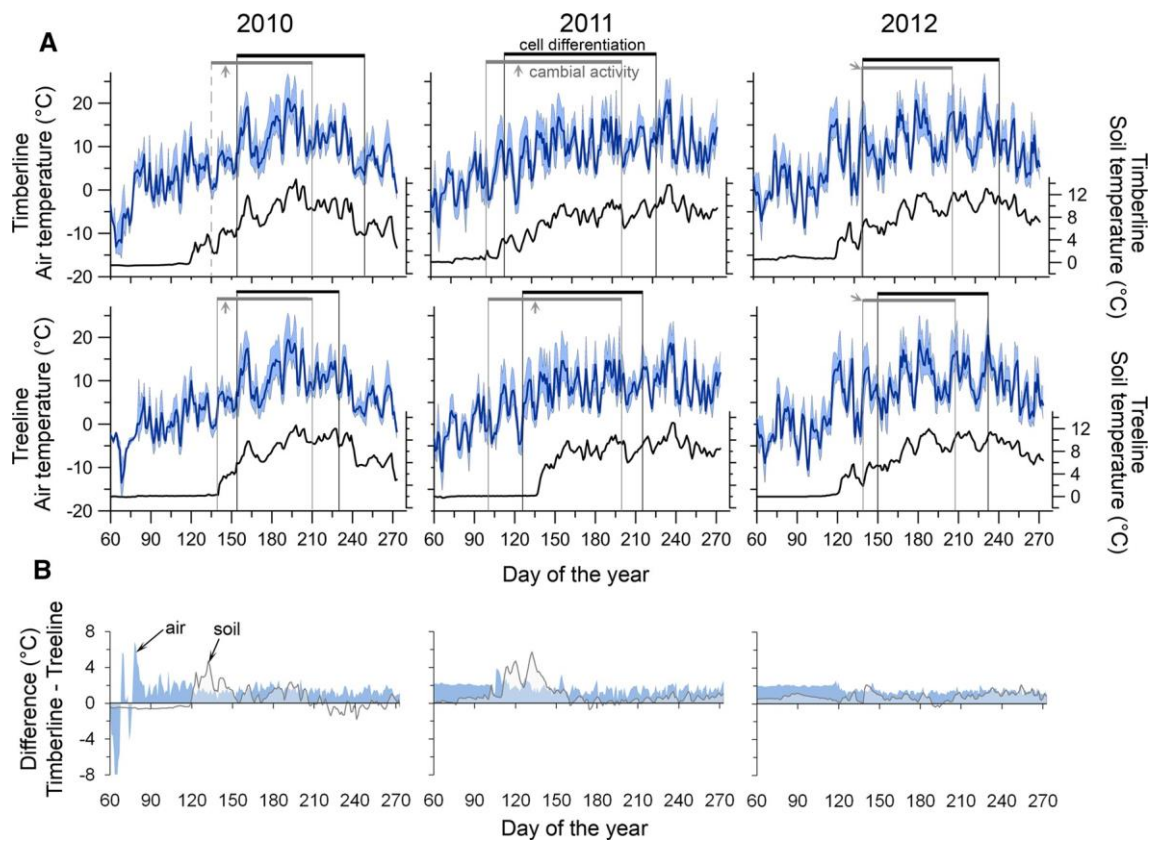


Figure 2: (A) Daily means of air and soil temperatures during growing seasons 2010, 2011 and 2012. Air temperatures are buffered by daily minima and maxima. Horizontal gray and black stripes indicate duration of cambial activity and cell differentiation, respectively. Arrows denote first significant increase in the number of cambial cells. (B) Between-site ($T_{TIMBERLINE} - T_{TREELINE}$) differences in daily air and soil temperature means.

4.2 Thermal characteristics of alpine treelines in Central Europe north of the Alps

Alpine treeline ecotones north of the Alps in Central Europe occur in 11 mountain ranges, including the Harz Mountains (Germany), mountain chains of the High Sudetes (Czechia and Poland) and the Western Carpathians (Czech Republic, Poland and Slovakia). These mountains are characterized by pronounced maritime–continental gradients, large differences in the mass elevation effect, and varying distance between the treeline and summits. We evaluated how these factors influence treeline temperatures and thus treeline elevation. We compared various treeline temperature metrics for all mountain ranges in the study region both among the mountain ranges and with treeline temperatures in the Alps. Our results show that treelines along the 50th parallel increase their elevation by approximately 94 m per 100 km towards the east, a reflection of a rise in elevation of isotherms of growing season temperatures along the maritime–continental gradient and with increasing mass elevation effect (Table 1).

Among the majority of evaluated mountain ranges, growing season treeline temperatures did not differ significantly, suggesting identical thermal limitation of tree growth in these ranges. However, we identified 4 regions (the Harz, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník and Velká Fatra Mountains) where the uppermost tree stands are situated below the common treeline isotherm, an indication that trees are limited by other factors (e.g. biomass loss). Based on a comparison of various treeline temperature metrics, we suggest that to reliably describe treeline climates in regions with pronounced maritime–continental gradients, it is necessary to use metrics capturing the entire growing season. Such metrics show that treeline temperatures in the study region are similar to those in the Alps.

Table 1: Temperature metrics characterizing the highest treeline positions in Central European mountain ranges north of the Alps.

Mountain range	Highest tree-group elevation (m)	Jun–Sep mean temperature (°C)	Sum of temperature >0°C (°D)	Number of days with mean temperatures >0.9°C without snow cover	Temperature of warmest month (°C)	Mean temperature over the period with temperatures >0.9°C without snow cover (°C)
Harz	1134	9.4	1495	139	10.6	7.4
Krkonoše	1508	7.7	1136	127	8.9	6.4
Králický Sněžník	1412	8.8	1336	142	9.9	7.4
Hrubý Jeseník	1478	8.3	1252	144	9.5	7.1
Babia Góra	1679	8.5	1293	130	9.7	6.6
Malá Fatra	1645	8.2	1245	137	9.4	6.4
Velká Fatra	1532	8.7	1338	141	10.0	7.0
Nízké Tatry	1777	7.2	1038	121	8.3	6.1
Západné Tatry	1806	8.6	1317	132	9.8	6.4
Vysoké Tatry	1790	8.5	1302	133	9.6	6.8
Belianské Tatry	1780	8.2	1237	130	9.3	6.8

4.3 How wind affects growth in treeline *Picea abies*

Globally, treeline position is driven by temperatures during the growing season. Nevertheless, at regional scales, the position of uppermost tree stands also reflects other climatic factors, including wind action. It remains uncertain, however, how much do intense winds depress the treeline below its potential position. Our objective was to quantify the effect of wind speed on the possible depression of upper forest margins below the potential treeline

in a windy mountain range with the treeline located close to summit areas. In the Giant Mountains, Czech Republic, growth parameters and symptoms of wind-induced loss of biomass were determined for Norway spruce (*Picea abies* [L] Karst.) in 70 plots distributed along a gradient of wind speed within the treeline ecotone. Wind speed was modelled for each plot. General linear models were applied to discern the effect of wind on tree growth. Our results show that high wind speeds are reflected in the presence of clonal tree islands and irregular tree crowns. Despite evident wind-induced biomass loss, radial growth was not significantly affected, and the effect of wind on height increment was limited only to parts of the stem from 2 m above ground (Figure 3). Considering that the height growth was substantially reduced by wind in about half of the treeline area, and wind was able to limit only growth of trees taller than 2 m, the overall wind-induced depression of highest treeline positions is probably low, even in windy mountain regions.

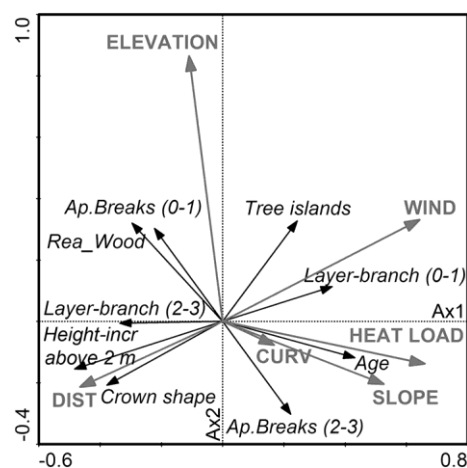


Figure 3: RDA analysis of growth metrics and environmental variables for plots distributed along the gradient of wind speed. Only variables with higher fit than 10% on Axis 1 and Axis 2 are depicted. Environmental variables are marked in grey capitals, growth metrics are in italics. Age age of trees; Ap.Breaks(0–1) 0–1 tree with apical breaks on a plot; Ap.Breaks(2–3) 2–3 trees with apical breaks on a plot; tree islands all trees on a plot grow within tree islands; height-incr above 2 m height increment above 2 m; layer-branch (0–1) 0–1 tree with layering branches on a plot; layer-branch (2–3) 2–3 trees with layering branches on a plot; Rea_Wood proportion of reaction wood; CURV terrain curvature; DIST distance from the nearest barrier; ELEV plot elevation; HEAT heat load index; SLOPE slope; WIND modelled wind speed

4.4 Relation between tree growth and temperature explains formation of regional treelines

In temperate and boreal zone, treeline growing season temperatures should be ideally the same, because of identically temperature-limited tree growth. However at regional scales, reported treeline temperatures and growth performances vary a lot suggesting either additional limiting factors or differential sensitivity of treelines to ongoing warming. Here we present a comparison of tree growth parameters and treeline temperatures across ten mountain ranges in Central Europe north of the Alps (51-48°N, 10-20°E). We test if tree growth is approximately same across all treelines and less limiting temperatures at warm treelines are counterbalanced by other limiting factors, or, if growth varies exclusively as a consequence of temperature variability. In all treeline regions, approximately 3 m high *Picea abies* were sampled to measure radial and height growth and to determine symptoms of biomass loss. Tree ring width, height increment below 2 m and the height increment above 2 m of stem height were modelled using treeline temperature metrics, symptoms of biomass loss, reaction wood presence, and site properties. We found that radial growth, height growth to 2 m and height growth above 2 m showed high, weak, or almost no correlation with temperature, respectively (Figure 4). Certain warm treelines with high radial growth rates were characterized by high proportion of reaction wood, frequent symptoms of biomass loss and high stem taper. However, the others revealed a limited evidence of biomass loss or reaction wood presence indicating that they are either a remnant of past disturbances or their response to recent temperature increase is lagged due to anthropogenic land-use. We propose that the comparison of growth, temperature metrics and symptoms of biomass loss is particularly helpful to discern formation of regional treelines.

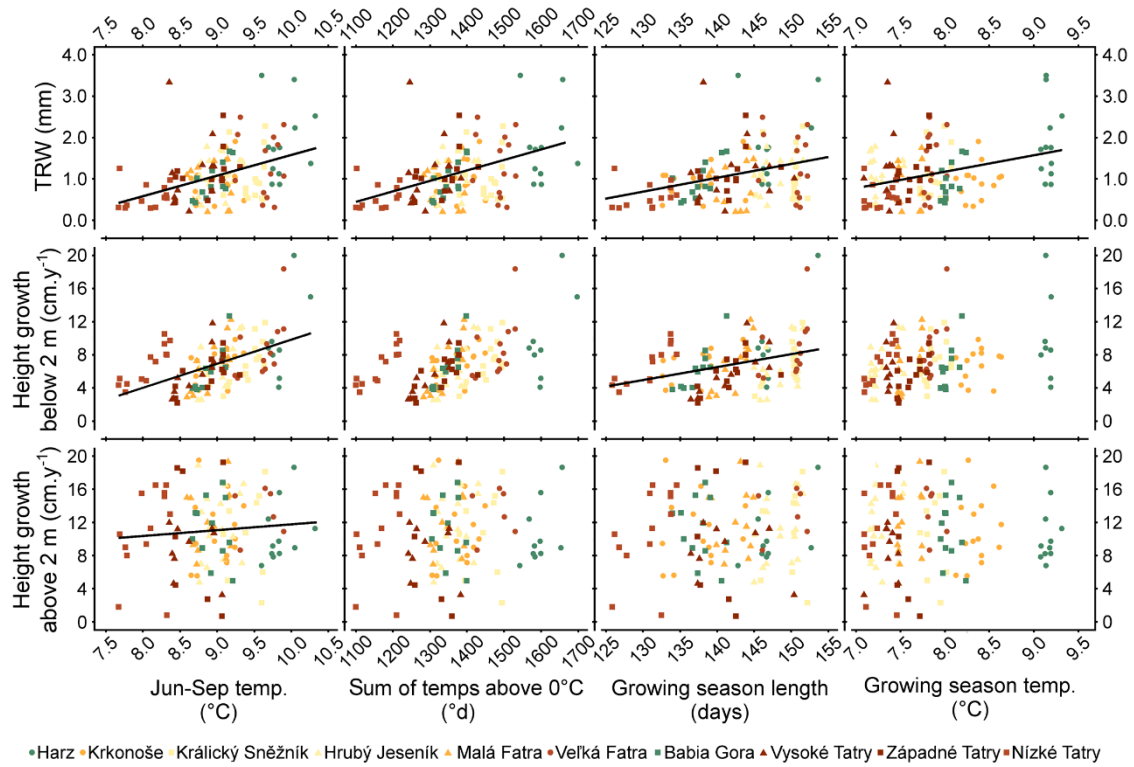


Figure 4: Relation between basic growth parameters (tree ring width, height growth below 2 m, height growth above 2 m) and treeline temperature metrics. Points represent individual trees. Linear fit is buffered by standard error. Regression line is not drawn when linear fit is not statistically significant ($p < 0.05$).

5 Conclusions

Across alpine treeline ecotone in the Krkonoše Mts. the difference in mean growing season air and soil temperature between upper and lower part of treeline ecotone was higher than expected considering common environmental lapse rates. This is most likely caused by high intensity of wind influence at upper part of treeline ecotone. High environmental lapse rate then leads to the delay of the growth onset at treeline in comparison with timberline. The thermal regime has significant effect on radial growth. On the other hand, the influence of temperature on height growth is decreasing with increasing distance of the apex from the ground, which was manifested by weak or no temperature effect on height growth below and above 2 m of stem respectively. As exemplified on the example of the Krkonoše Mts. height growth of trees reaching height more than 2 m to be limited by high wind speeds at wind-exposed stands.

We found that the uppermost tree stands of the major mountain ranges of Central Europe (Vysoké, Západné, Nízké Tatry, Malá Fatra, Babia Góra, Krkonoše) are located near their temperature limit. Remaining treelines located close to summits can be divided into two groups. In the first group (Králický Sněžník, Hrubý Jeseník), less limiting temperature conditions are outweighed by a substantial wind-caused biomass loss and depressed height growth. In the second group (Harz, Velká Fatra), tree growth at treeline is limited neither by temperature nor by biomass loss from wind action. The take-home message of this dissertation is that the summit syndrome affects treeline trees through wind-limited height growth and through increase in environmental lapse rate.

6 References

- Anten, N.P.R., Alcalá-Herrera, R., Schieving, F. & Onoda, Y. (2010) Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in *Plantago major*. *New Phytologist*, **188**, 554–564.
- Beug, H.-J., Henrion, I. & Schmüsser, A. (1999) *Landschaftsgeschichte im Hochharz. Die Entwicklung der Wälder und Moore seit dem Ende der letzten Eiszeit*. Goslar, Clausthall-Zellerfeld.
- Carlson, B.Z., Munroe, J.S. & Hegman, B. (2011) Distribution of alpine tundra in the Adirondack Mountains of New York, USA. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **43**, 331–342.
- Cogbill, C.V., White, P.S. & Wiser, S.K. (1997) Predicting treeline elevation in the southern appalachians. *Castanea*, **62**, 137–146.
- Czajka, B., Łajczak, A. & Kaczka, R.J. (2015) The influence of snow avalanches on the timberline in the babia góra massif, western carpathians. *Geographia Polonica*, **88**, 147–161.
- Du, S. & Yamamoto, F. (2007) An overview of the biology of reaction wood formation. *Journal of Integrative Plant Biology*, **49**, 131–143.
- Grace, J., Allen, S.J. & Wilson, C. (1989) Climate and the meristem temperatures of plant communities near the tree-line. *Oecologia*, **79**, 198–204.
- Han, A.R., Lee, S.K., Suh, G.U., Park, Y. & Park, P.S. (2012) Wind and topography influence the crown growth of *Picea jezoensis* in a subalpine forest on Mt. Deogyu, Korea. *Agricultural and Forest Meteorology*, **166–167**, 207–214.
- Hertel, D. & Schöling, D. (2011) Below-ground response of Norway spruce to climate conditions at Mt. Brocken (Germany)—A re-assessment of Central Europe’s northernmost treeline. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **206**, 127–135.
- James, J.C., Grace, J. & Hoad, S.P. (1994) Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology*, **82**, 297–306.
- Jeník, J. (1961) *Alpine Vegetation of Giant Mts., Hrubý Jeseník and Králický Sněžník Mts. - Theory of Anemo-Orographic Systems*. NČSAV, Prague.
- Jeník, J. & Štursa, J. (2003) Polygenous flora and its refugia in the Hercynian Mountains, Central Europe. *Alpine Biodiversity in Europe* (eds L. Nagy, G. Grabherr, C. Körner & D.B.A. Thompson), pp. 47–51. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Kajimoto, T., Seki, T., Ikeda, S., Daimaru, H., Okamoto, T. & Onodera, H. (2002) Effects of snowfall fluctuation on tree growth and establishment of subalpine *Abies mariesii* near upper forest-limit of Mt. Yumori, northern Japan. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **34**, 191–200.
- Körner, C. & Paulsen, J. (2004) A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, **31**, 713–732.
- Körner, C. (2012) *Alpine Treelines - Functional Ecology of the Global High*. Springer, Basel.
- Leffler, R. (1981) Using climatology to estimate the altitude required for Alpine timberlines throughout the Appalachian Mountains. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **62**, 562–562.
- Mamet, S.D. & Kershaw, G.P. (2013) Age-dependency, climate, and environmental controls of recent tree growth trends at subarctic and alpine treelines. *Dendrochronologia*, **31**, 75–87.
- Migala, K. (2005) Climatic belts in the European mountains and the issue of global changes. *Acta Universitatis Wratislaviensis, Studia Geograficzne*, 1–149.
- Novák, J., Petr, L. & Tremel, V. (2010) Late-holocene human-induced changes to the extent of alpine areas in the East Sudetes, Central Europe. *Holocene*, **20**, 895–905.
- Obidowicz, A. (1996) A late Glacial-Holocene history of the formation of vegetation belts in the Tatra Mts. *Acta Palaeobotanica*, **36**, 159–206.
- Odland, A. (2015) Effect of latitude and mountain height on the timberline (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) elevation along the central Scandinavian mountain range. *Fennia*, **193**, 260–270.
- Renard, S.M., McIntire, E.J.B. & Fajardo, A. (2016) Winter conditions – not summer temperature – influence establishment of seedlings at white spruce alpine treeline in Eastern Quebec. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 29–39.
- Šenfeldr, M., Tremel, V., Maděra, P. & Volařík, D. (2014) Effects of prostrate Dwarf Pine on Norway spruce clonal groups in the treeline ecotone of the Hrubý Jeseník Mountains, Czech Republic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **46**, 430–440.
- Speer, J.H. (2012) *Fundamentals of Tree Ring Research*, Reprint edition. University of Arizona Press, Tucson.
- Susiluoto, S., Hiltavuori, E. & Berninger, F. (2010) Testing the growth limitation hypothesis for subarctic Scots pine: Growth limitation hypothesis test for Scots pine. *Journal of Ecology*, **98**, 1186–1195.
- Švajda, J., Solar, J., Janiga, M. & Buliak, M. (2011) Dwarf Pine (*Pinus mugo*) and Selected Abiotic Habitat Conditions in the Western Tatra Mountains. *Mountain Research and Development*, **31**, 220–228.
- Takahashi, K. (2014) Effects of wind and thermal conditions on timberline formation in central Japan: a lattice model. *Ecological Research*, **29**, 121–131.
- Tremel, V. & Banaš, M. (2000) Alpine timberline in the High Sudeties. *Acta Universitatis Carolinae, Geographica*, 83–99.
- Tremel, V., Jankovská, V. & Petr, L. (2006) Holocene timberline fluctuations in the mid-mountains of Central Europe. *Fennia*, **184**, 107–119.
- Wild, J. & Winkler, E. (2008) Krummholz and grassland coexistence above the forest-line in the Krkonose Mountains: Grid-based model of shrub dynamics. *Ecological Modelling*, **213**, 293–307.

Jakub Kašpar (*1988)

Home address: Konstantinovy Lázně, Růžová 84

e-mail: kasparj7@natur.cuni.cz

Education:

2013-present	PhD student of Physical Geography and Geoecology, Faculty of Science, Charles University PhD project: The influence of wind on treeline position – the question of summit syndrome
2010-2013	Master's degree in Physical Geography and Geoecology, Faculty of Science, Charles University
2007-2010	Bachelor's degree in Environmental studies, University of West Bohemia

International internships:

- University of Padova (February- June 2016)

Student project investigator:

- Main investigator: Influence of summit syndrome on tree growth in treeline ecotone in Central European mountains (GAUK 332215)
- Assistant investigator: Factors influencing apical growth of Norway spruce at treeline ecotone and their response in anatomical structure. (GAUK 996216)

Professional courses:

- Quantitative wood anatomy course administered by University of Padova and WSL institute (2015)
- Dendroecological Fieldweek administered by University of Silesia, University of Padova and WSL institute (2015)

Work Experience:

2017-present	Department of Forest Ecology, The Silva Tarouca Research Institute for Landscape and Ornamental Gardening, Brno Participation in projects: <ul style="list-style-type: none">• Complex analysis of biological value of semi-natural forests in CHKO Šumava under administration of LČR, s. p. and proposal of their multifunctional management.• Tree-soil system in temperate forest: common determination its components and human impact.
2013-present	PhD student, Department of Physical Geography and Geoecology, Faculty of Science, Charles University

Publications:

2017	<ul style="list-style-type: none">• Kašpar J, Hošek J, Treml V. The effect of wind on growth of treeline Norway spruce. <i>Apline Botany</i>, in press. doi: 10.1007/s00035-017-0186-x• Kašpar J, Treml V. Relation between tree growth and temperature explains formation of regional treelines. <i>Journal of Biogeography</i>, under review.
2016	<ul style="list-style-type: none">• Kašpar J, Treml V (2016). Thermal characteristics of alpine treelines in Central Europe north of the Alps. <i>Climate research</i> 68, 1-12. doi: 10.3354/cr01370• Rossi S, Anfodillo T, Čufar K, Cuny H, 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, Prislán P, Rathgeber CBK, Saracino A, Swidrak I, Treml V (2016). Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. <i>Global Change Biology</i> 22, 3804-3813. doi: 10.1111/gcb.13317
2015	<ul style="list-style-type: none">• Treml V, Kašpar J, Kuželová H, Gryc V (2015). Differences in intra-annual wood formation in <i>Picea abies</i> across the treeline ecotone, Giant Mountains, Czech Republic. <i>Trees</i> 29, 515-526. doi: 10.1007/s00468-014-1129-4

Language skills:

English: upper-intermediate - B2, FCE certificate

German: moderate (graduate exam)

Italian: beginner

Computer skills:

Geoinformatics (GIS) and cartography – ArcGIS, QGIS

Statistical software: R

Programming languages: php, ActionScript, Object Pascal Java, R

Other: MS Office (Excel, Word, Power Point)

Other interests:

Running (Marathon best 3:26)

Mountain hiking

History

1 Úvod

Horní hranice lesa je výrazným vegetačním rozhraním oddělujícím subalpínský/montánní les od alpínského bezlesí (Körner 2012). Jedná se o různě širokou přechodovou zónu (ekoton), charakteristickou výrazným poklesem výšky stromů a snížením jejich zápoje s rostoucí nadmořskou výškou. Hlavní faktorem určujícím pozici horní hranice lesa v globálním měřítku je nedostatek dostupného tepla v průběhu vegetační sezony (Körner a Paulsen 2004). Proto se maximální polohy horní hranice lesa napříč všemi biomy nacházejí v místech s velice podobnými teplotními poměry (průměrné teploty vegetační sezony mezi 5 a 7 °C, Körner a Paulsen 2004). Nicméně na regionální či lokální úrovni je poloha horní hranice lesa značně ovlivněna dalšími faktory, jako například srážkovými poměry, větrem, půdními poměry, geomorfologickými podmínkami či různými typy disturbancí (Carlson et al 2011, Han et al. 2012, Takahashi 2014). Mezi uvedenými faktory je pravděpodobně velmi významná činnost větru. Vítr je zodpovědný za redistribuci sněhu a s tím spojené nerovnoměrné rozložení sněhové pokrývky, která ovlivňuje délku vegetační sezóny (Jeník a Štursa 2003, Mamet a Kershaw 2013, Renard et al. 2016). Vítr navíc unáší sněh a částice ledu, které obrušují kmeny stromů a jehlice (Han et al. 2012). Vítr dále zrychluje výměnu tepla na aktivním povrchu (Grace et al. 1989, Anten et al. 2010) a skrze evapotranspiraci ochlazuje povrch stromů (James et al. 1994).

V izolovaných horských masivech s horní hranicí lesa probíhající blízko vrcholových oblastí jako jsou Vysoké Sudety či Apalačské pohoří (Jeník 1961, Leffler 1981, Cogbill et al. 1997) může vést k společnému působení několika neteplotních faktorů včetně činnosti větru ke vzniku vrcholového fenoménu (Carlson et al. 2011, Körner 2012, Odland 2015). Vrcholový fenomén se projevuje výraznou změnou několika environmentálních charakteristik v blízkosti vrcholu: (i) pokles přízemních teplot vzduchu a teplot půdy; (ii) změna půdních podmínek a (iii) výrazná změna vegetace, projevující se lokálně sníženou polohou vegetačních rozhraní (Cogbill et al. 1997, Carlson et al 2011). I přes svou nápadnost je vrcholový fenomén popisován obvykle pouze jako binární veličina, tedy je či není-li v dané oblasti přítomen, a jeho kvantifikace nebyla doposud uspokojivě diskutována.

2 Cíle práce

Horské oblasti ve Střední Evropě jsou ideálním prostorem pro studium horních hranic lesa s rozdílným vlivem větru. Horní hranice lesa zde mohou být v důsledku vrcholového

fenoménu a/nebo větrného proudění sníženy pod svou potenciální výšku (Jeník 1961). Důvodem tohoto větrem způsobeného snížení může být například abraze kmenů stromů či jehlic částicemi ledu nesených větrem (Han et al. 2012), snížení hormonálního signálu v důsledku poškození pupenů (Susiluoto et al. 2010), či samotného vzrostného vrcholu (Kajimoto et al. 2002), případně nutností energeticky náročné produkce reakčního dřeva v důsledku nadměrného ohýbání (Du a Yamamoto 2007). K popsání vlivu větru a vrcholového fenoménu na horní hranici lesa, bylo stanoveno několik následujících cílů:

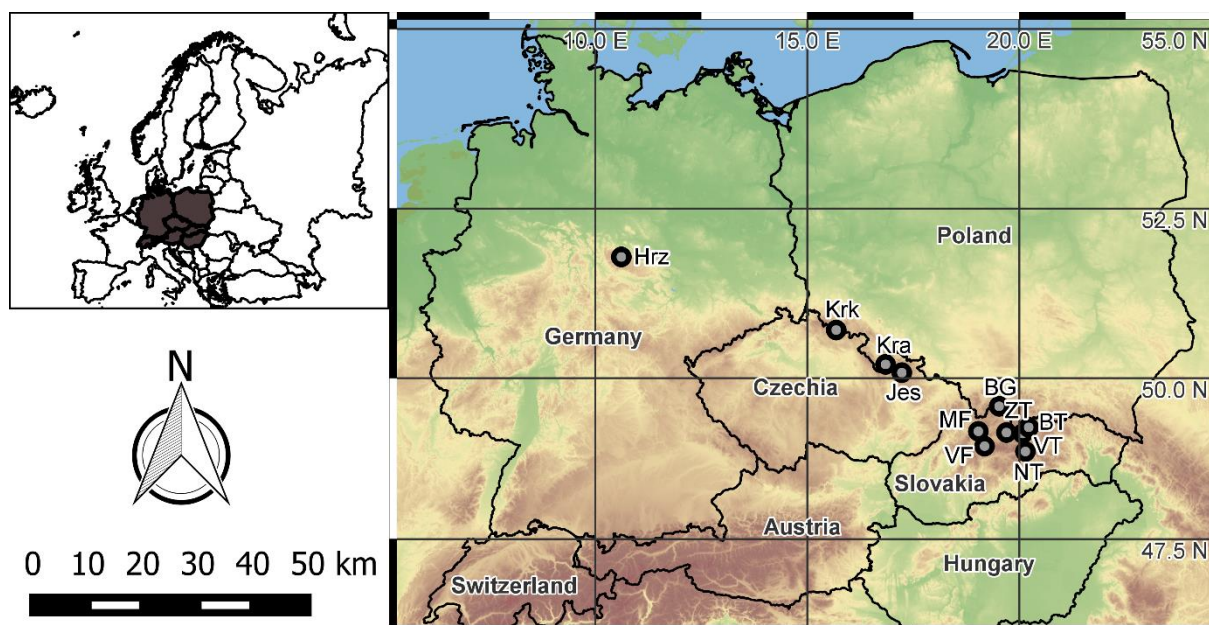
- i) Zjistit teplotní charakteristiky pro nejvyšší polohy stromových skupinek nad horní hranici lesa v pohořích Střední Evropy a porovnat tyto charakteristiky jak vzájemně, tak i s teoretickými hodnotami teplotních charakteristik publikovaných v literatuře.
- ii) Porovnat vztah mezi růstovými a teplotními charakteristikami nejvyšších poloh stromových skupinek v pohořích Střední Evropy.
- iii) Analyzovat růstové a morfometrické charakteristiky stromů na gradientu rychlosti větrného proudění v ekotonu horní hranice lesa.
- iv) Zhodnotit rozdíly v časování jednotlivých fenologických fází tvorby dřeva mezi stromy rostoucími v dolní a v horní části ekotonu horní hranice lesa.

3 Zájmové území a metodika

Studované území zahrnuje horské oblasti Střední Evropy (mezi 48 a 50 °N a 10 až 20°E, Obrázek 1) s paleoekologickými důkazy původního bezlesí (Obidowicz 1996, Beug et al. 1999, Treml et al. 2006, Novák et al. 2010).

Horské oblasti zájmového území mohou být rozděleny do dvou hlavních skupin. První skupinou jsou hercynská pohoří (Harz, Krkonoše, Králický Sněžník a Hrubý Jeseník), charakteristická relativně zarovnanými vrcholovými oblastmi a středně prudkými svahy s horní hranicí lesa v blízkosti vrcholových oblastí. Druhá skupina je zastoupena západokarpatskými pohořími. Mezi nimi lze nalézt jak pohoří s relativně mírným reliéfem (Babia Góra, Velká Fatra), tak i pohoří s výraznou alpínskou modelací (Vysoké Tatry a Západní Tatry). Horní hranice lesa se zde nachází jak v blízkosti vrcholových oblastí (např. na Babia Góra či Velká Fatra) tak i relativně daleko pod vrcholy. Většina prací však byla realizována v Krkonoších, jednak z logistických důvodů (studium fenologie dřeva) a také proto, že Krkonoše patří mezi největrnější pohoří Evropy (Migala 2005) a byly proto ideálním pohořím pro studium vlivu větru na růst stromů v ekotonu horní hranice lesa.

Dominantním druhem tvořícím horní hranici lesa je ve Střední Evropě smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.) (Tremml a Banaš 2000, Hertel a Schöling 2011, Czajka et al. 2015). V karpatských pohořích se na horní hranici lesa vyskytuje též borovice limba (*Pinus cembra*) a modřín opadavý (*Larix decidua*) (Czajka et al. 2015). Nad horní hranicí lesa se nachází borovice kleč přirozeného původu, nebo dosazovaná (*Pinus mugo*). Smrk se na horní hranici lesa šíří jak reproduktivně, tak i klonálně (Šenfelder et al. 2014).



Obrázek 1 Poloha pohoří zahrnutých do studie. Zkratky v abecedním pořadí: (BG) Babia góra a Pilsko; (BT) Belianské Tatry; (Jes) Hrubý Jeseník; (Kra) Králický Sněžník; (Krk) Krkonoše; (MF) Malá Fatra; (NT) Nízké Tatry; (VF) Veľká Fatra; (VT) Vysoké Tatry; (ZT) Západné Tatry.

V této práci byly využity tři rozdílné přístupy sběru a vyhodnocení dat:

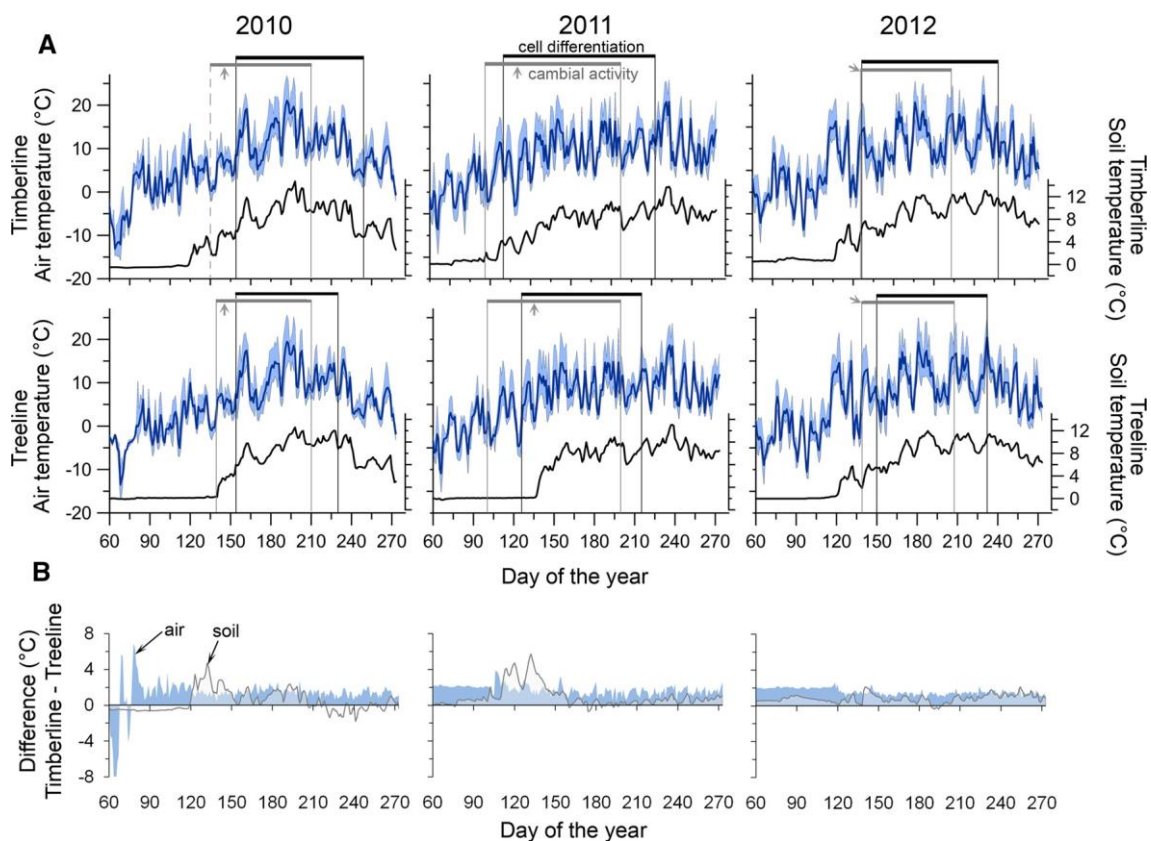
- První sada metod byla využita při zjištění teplotních charakteristik skupinek nad horní hranicí lesa v pohořích Střední Evropy. Jednalo se zejména o výpočet různých teplotních proměnných a jejich převedení na úroveň polohy horní hranice lesa.
- Druhá sada metod byla založená na retrospektivní analýze růstu a morfometrických měření vybraných stromů. K retrospektivní analýze byly využity dendrochronologické metody (Speer 2012), za účelem zjištění růstových charakteristik. Morfometrická měření byla provedena za účelem zjištění rozdílů ve velikostech a tvaru koruny jedinců a kvůli kvantifikaci symptomů ztráty biomasy.

Poslední sada metod byla spojená s analýzou fenologických fází tvorby dřeva v rámci jedné vegetační sezóny (xylogeneze).

4 Hlavní výsledky

4.1 Rozdíl ve fenologii dřeva smrku ztepilého v ekotonu horní hranice lesa, Krkonoše, Česká republika

Pokles teplot vegetačního období podél gradientu nadmořské výšky je výrazným faktorem limitující růst stromů v chladných oblastech, jako je ekoton horní hranice lesa. V této studii jsme se zaměřili na monitoring rozdílů v časování radiálního růstu smrku ztepilého (*Picea abies* (L.) Karst) mezi dolní (timberline) a horní (treeline) částí ekotonu horní hranice lesa. V průběhu vegetačního období byly měřeny teploty vzduchu a půdy, dále byla monitorována fenologie růstu dřeva na dvou stanovištích v Krkonoších, nacházejících se od sebe 140 výškových metrů. Výsledky ukazují existenci dvou období se signifikantními rozdíly ve fenologii dřeva mezi oběma lokalitami (Obrázek 2). Na počátku vegetační sezony byly, v důsledku vyšších teplot, v dolní části ekotonu horní hranice lesa zaznamenány vyšší počty buněk v kambialní zóně a buněk xylému. Ve druhé polovině vegetační sezony byl růst stromů v dolní části ekotonu prodloužen v důsledku vyššího počtu větších buněk, které potřebovaly delší čas pro maturaci. Výrazné zpoždění v produkci dřeva na horní části ekotonu horní hranice lesa bylo pozorováno pouze v roce 2011, kdy byla na horní lokalitě zamrzlá půda po výrazně delší dobu ve srovnání s níže položenou lokalitou. Zároveň bylo zjištěno, že kambialní aktivita byla výrazně zvýšena po nárůstu půdních teplot z teplot blízkých nule k prahovým hodnotám teplot 4-5 °C. Lze tedy předpokládat, že pro počátek kambialní aktivity a růst *Picea abies* musí být dostatečně prohřáté jak nadzemní části (kmen a jehlice), tak i jeho kořenová soustava.



Obrázek 2: (A) Denní průměry teplot vzduchu a půdy ve vegetačních sezónách 2010, 2011 a 2012. Teploty vzduchu jsou vyjádřeny v rozsahu denních minim a maxim. Horizontální černé a šedé linky označují trvání kambiální aktivity a dělení buněk. Šipky označují první signifikantní nárůst v počtu kambiálních buněk. (B) Rozdíly v průměrných teplotách vzduchu a půdy ($T_{TIMBERLINE} - T_{TREELINE}$).

4.2 Teplotní charakteristiky horních hranic lesa ve Střední Evropě severně od Alp

Ekoton horní hranice lesa lze nalézt ve Střední Evropě severně od Alp v 11 dílčích pohořích, konkrétně v Harzu (Německo), v horských masivech Vysokých Sudetech (Česko a Polsko) a Západních Karpat (Česko, Polsko a Slovensko). Tato pohoří jsou charakteristická výrazným gradientem kontinentality, velkými rozdíly v hmotnosti pohoří a různou vzdáleností mezi horní hranicí lesa a vrcholem. V práci bylo hodnoceno, jak tyto faktory ovlivňují teplotní poměry na horní hranici lesa a její polohu. Pro srovnání bylo využito několik teplotních charakteristik získaných pro polohy horní hranice lesa ve všech pohořích zájmového území. Výsledky ukazují, že podél 50. rovnoběžky dochází k nárůstu polohy horní hranice lesa o přibližně 94 m na každých 100 km východním směrem, což kopíruje nárůst nadmořské výšky izotermy teploty vegetační sezóny v důsledku gradientu kontinentality a s rostoucí hmotností pohoří (Tabulka 1). Průměrná teplota vegetační sezóny se mezi jednotlivými pohořími výrazně

nelišila, což naznačuje podobné teplotní limitace nejvýše se vyskytujících stromových skupinek v těchto pohořích. Byly však identifikovány 4 regiony (Harz, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník a Velká Fatra), kde je horní část ekotonu horní hranice lesa situována níže, než se nachází průměrná izoterma vypočtených teplotních charakteristik. To naznačuje, že výskyt stromů je v těchto pohořích limitován jinými faktory (např. růst limitovaný ztrátou biomasy nebo disturbance). Na základě provedeného srovnání se jako vhodnější ukázaly teplotní proměnné zachycující celou vegetační sezónu. Tyto teplotní proměnné naznačují, že teploty na horní hranici lesa ve studovaném území jsou v zásadě podobné jako teplotní poměry na horní hranici lesa v Alpách.

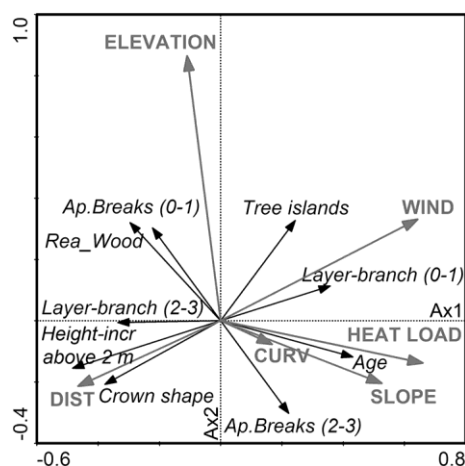
Tabulka 1: Teplotní poměry horních hranice lesa ve Středoevropských pohořích severně od Alp.

Pohoří	Poloha nejvýše ležících stromových skupinek (m)	Průměrná teplota v Červenu-Září (°C)	Suma teplot >0°C (°D)	Počet dní s teplotou >0.9°C bez sněhové pokrývky	Teplota nejteplejšího měsíce (°C)	Průměrná teplota ve dnech s teplotou >0.9°C bez sněhu (°C)
Harz	1134	9.4	1495	139	10.6	7.4
Krkonoše	1508	7.7	1136	127	8.9	6.4
Králický Sněžník	1412	8.8	1336	142	9.9	7.4
Hrubý Jeseník	1478	8.3	1252	144	9.5	7.1
Babia Góra	1679	8.5	1293	130	9.7	6.6
Malá Fatra	1645	8.2	1245	137	9.4	6.4
Velká Fatra	1532	8.7	1338	141	10.0	7.0
Nízké Tatry	1777	7.2	1038	121	8.3	6.1
Západné Tatry	1806	8.6	1317	132	9.8	6.4
Vysoké Tatry	1790	8.5	1302	133	9.6	6.8
Belianské Tatry	1780	8.2	1237	130	9.3	6.8

4.3 Vliv větru na růst smrku ztepilého na horní hranici lesa

Poloha horní hranice lesa je na globální úrovni řízena teplotními poměry ve vegetačním období. Nicméně na regionální úrovni je poloha horní hranice lesa ovlivněna dalšími klimatickými faktory, jako je působení větru. Zůstává však otázkou, jak moc intenzivní musí být působení větru, aby snížilo polohu horní hranice lesa pod její potenciální pozici. Naším cílem bylo kvantifikovat vliv rychlosti větru na možné snížení horního limitu ekotonu horní

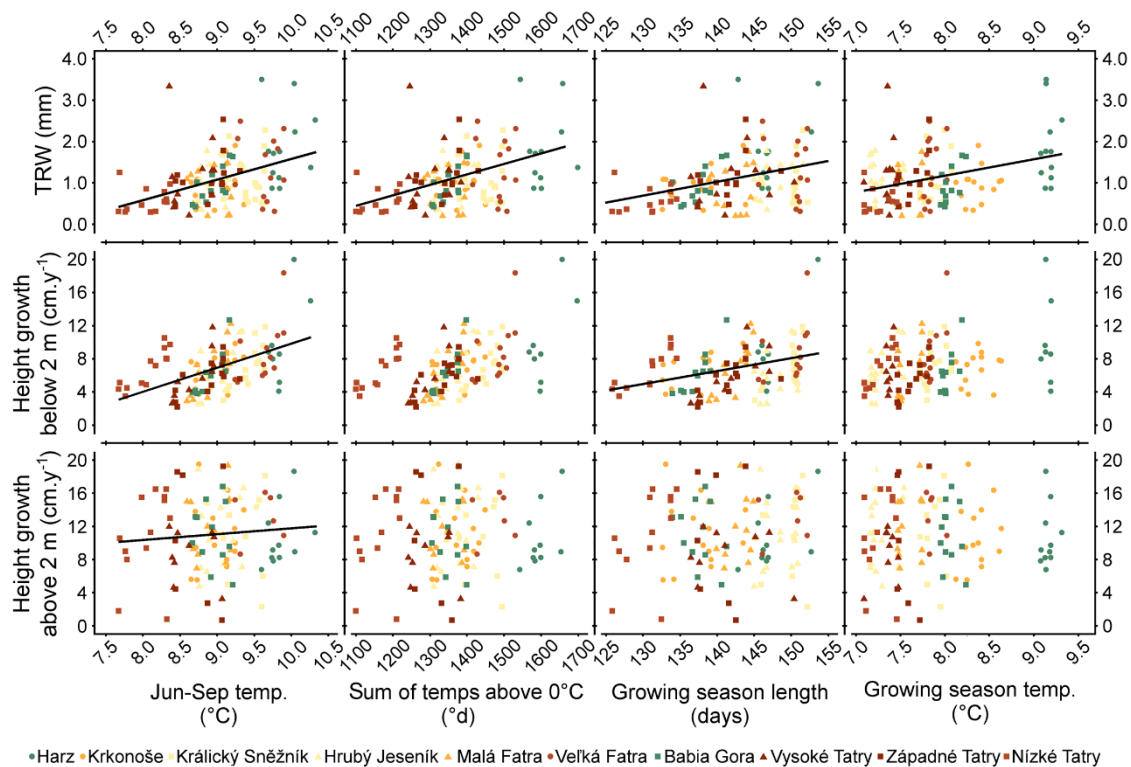
hranice lesa pod jeho teoretickou hladinu ve větrném pohoří, kde se poloha horní hranice lesa nachází v blízkosti vrcholových oblastí. V Krkonoších byly zjištěny růstové charakteristiky a větrem indukované symptomy ztráty biomasy smrku ztepilého (*Picea abies* [L] Karst.) na 70 plochách distribuovaných podél gradientu rychlosti větru v rámci ekotonu horní hranice lesa. Rychlost větru byla modelována pro každou plochu. Generalizované lineární modely byly využity pro rozpoznání efektu větru na růst stromů. Výsledky ukazují, že vysoké rychlosti větru se odrážejí v přítomnosti klonálních stromových skupinek a nepravidelnostech korun stromů. Navzdory evidentním ztrátám biomasy, nebyla pozorována signifikantní limitace radiálního růstu a výškový přírůst byl v důsledku působení větru limitován pouze u stromů vyšších než 2 m (Obrázek 3). I přes to, že výškový přírůst nad 2 m výšky stromu, byl snížen vlivem větru na cca polovině území, lze předpokládat, že celkové větrem indukované snížení polohy svrchní části ekotonu horní hranice lesa je relativně malé i ve velmi větrném prostředí, a to díky přítomnosti závětrných chráněných stanovišť.



Obrázek 3: RDA analýza růstových a environmentálních proměnných pro plochy nacházející se na gradientu rychlosti větrného proudění. Pouze proměnné s vysvětlenou variabilitou vyšší než 10 % na ose 1 a 2 jsou zobrazeny. Environmentální proměnné jsou označeny kapitálkami, šedou barvou, růstové proměnné jsou označeny kurzívou. Použité zkratky: Age – věk stromů; Ap.Breaks(0-1) 0-1 strom se zlomeným vzrostným vrcholem na ploše; Ap.Breaks(2-3) 2-3 stromy se zlomeným vzrostným vrcholem na ploše; height-incr above 2 m – výškový přírůst nad 2 m výšky kmene; layer-branch (0-1) 0-1 strom s hřížícími větvemi na ploše; layer-branch (2-3) 2-3 stromy s hřížícími větvemi na ploše; Rea_Wood proportion of reaction wood; CURV konkávnost svahu; DIST vzdálenost od nejbližších překážek; ELEV nadmořská výška plochy; HEAT heat load index; SLOPE sklon svahu; WIND modelovaná rychlost větru.

4.4 Vztah mezi růstem a teplotami vysvětluje polohu regionálních horních hranic lesa

V temperátní a boreální zóně by měly být teplotní poměry na horní hranici lesa v ideálním případě velice podobné v důsledku teplotně limitovaného růstu stromů. Nicméně v regionálním měřítku se teplotní poměry a růstové charakteristiky výrazně odlišují, což naznačuje působení dalších limitujících faktorů nebo rozdílnou odezvu na probíhající klimatické změny. Tato práce prezentuje porovnání růstových charakteristik a teplotních poměrů na horní hranici lesa napříč deseti horskými oblastmi ve Střední Evropě severně od Alp (51-48°N, 10-20°E). V práci bylo testováno, zda je růst víceméně stejný napříč všemi zkoumanými ekotony horní hranice lesa. Dále zda je růst stromů v méně teplotně limitovaných ekotonech horní hranice lesa vyvážen ztrátami biomasy nebo zda je variabilita v růstu dána variabilitou teplotních poměrů. Ve všech studovaných regionech byly měřeny a vzorkovány přibližně 3 m vysokí jedinci smrku ztepilého (*Pice abies*), měřený byl radiální a výškový růst, dále byly zjištěny symptomy ztráty biomasy. Průměrná šířka letokruhu, výškový přírůst do 2 m výšky kmene a výškový přírůst nad 2 m výšky kmene byl modelován pomocí teplotních metrik, symptomů ztráty biomasy, přítomnosti reakčního dřeva a stanovištních charakteristik. Byla zjištěna silná, slabá a prakticky žádná závislost radiálního růstu, výškového přírůstu do 2 m výšky kmene a výškového přírůstu nad 2 m výšky kmene na teplotních charakteristikách (Obrázek 4). Na některých horních hranicích lesa s vysokými radiálními přírůsty byl pozorován vyšší podíl reakčního dřeva, silné známky ztráty biomasy a vysoká konicita kmene. Nicméně jiné horní hranice lesa s vysokým radiálním růstem ukázaly nízký vliv ztráty biomasy na růst a nízké podíly reakčního dřeva, což indikuje, že jsou buď pozůstatkem starších (antropogenních) disturbancí nebo je jejich odezva na současný nárůst teplot zpožděna v důsledku antropogenního tlaku v minulosti. Lze říci, že srovnání růstových charakteristik s teplotními poměry a symptomy ztráty biomasy může pomoci zodpovědět otázku přirozenosti různých regionálních horních hranic lesa.



Obrázek 4: Vztah mezi základními růstovými parametry (TRW – průměrná šířka letokruhu; Height growth below 2 m – výškový přírůst do 2 m výšky kmene; Height growth above 2 m – výškový přírůst nad 2 m výšky kmene) a teplotními charakteristikami (Jun-Sep temp. – průměrná teplota za období červen-září; Sum of temps above 0 °C – suma teplot nad 0 °C; Growing season length – délka vegetační sezony bez sněhové pokrývky; Growing season temp. – průměrná teplota ve vegetační sezóně bez sněhové pokrývky). Body reprezentují jednotlivé stromy. Lineární regrese není vyjádřena, není-li lineární regrese statisticky významná ($p < 0,05$).

5 Závěr

Teplotní gradient mezi dolní a horní částí ekotonu horní hranice lesa v Krkonoších byl výrazně vyšší než standardní vertikální teplotní gradient. Tato skutečnost je pravděpodobně způsobena vysokou intenzitou větrného proudění ve svrchní části ekotonu horní hranice lesa. To vede k eliminaci prohřívání vzduchu při aktivním povrchu za radiačního počasí ve vegetační sezóně. Důsledkem je zpoždění počátku vegetační sezony oproti dolní části ekotonu horní hranice lesa. Teplotní poměry mají na horní hranici lesa značný vliv na radiální růst stromů. Vliv teplot se však snižuje s rostoucí vzdáleností vzrostného vrcholu od země, což se projevuje slabší, respektive žádnou korelací výškového přírůstu do 2 m a nad 2 m výšky kmene s teplotami. Pro vyšší části stromů se stává limitujícím faktorem vítr. Tato skutečnost byla prokázána zejména na příkladu Krkonoš, kde byl výškový přírůst stromů přesahujících 2 m limitován na návětrných stanovištích o $0,65 \text{ cm.rok}^{-1}$ při zvýšení rychlosti větru o 1 m.s^{-1} .

Nejvyšší polohy horní hranice lesa v pohořích střední Evropy (Vysoké, Západné, Nízké Tatry, Malá Fatra, Babia Góra, Krkonoše) se nacházejí blízko svých potenciálních teplotně limitovaných hranic. Zbývající horní hranice lesa mohou být rozděleny do dvou skupin. V případě první skupiny (Králický Sněžník, Hrubý Jeseník) je vyšší růst kompenzován ztrátami biomasy a sníženým výškovým přírůstem. V případě druhé skupiny (Harz, Velká Fatra) však nebyla zjištěna žádná limitace růstu v důsledku teplotních poměrů ani ztráty biomasy spojené s intenzivním větrným prouděním. Celkově lze říci, že vrcholový fenomén ovlivňuje polohu horní hranice lesa skrze větrem limitovaný výškový přírůst a skrze zvýšení hodnot vertikálního teplotního gradientu ve vegetační sezóně.

6 Citovaná literatura

- Anten, N.P.R., Alcalá-Herrera, R., Schieving, F. & Onoda, Y. (2010) Wind and mechanical stimuli differentially affect leaf traits in *Plantago major*. *New Phytologist*, **188**, 554–564.
- Beug, H.-J., Henrion, I. & Schmüsser, A. (1999) *Landschaftsgeschichte im Hochharz. Die Entwicklung der Wälder und Moore seit dem Ende der letzten Eiszeit*. Goslar, Clausthall-Zellerfeld.
- Carlson, B.Z., Munroe, J.S. & Hegman, B. (2011) Distribution of alpine tundra in the Adirondack Mountains of New York, USA. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **43**, 331–342.
- Cogbill, C.V., White, P.S. & Wiser, S.K. (1997) Predicting treeline elevation in the southern appalachians. *Castanea*, **62**, 137–146.
- Czajka, B., Łajczak, A. & Kaczka, R.J. (2015) The influence of snow avalanches on the timberline in the babia góra massif, western carpathians. *Geographia Polonica*, **88**, 147–161.
- Du, S. & Yamamoto, F. (2007) An overview of the biology of reaction wood formation. *Journal of Integrative Plant Biology*, **49**, 131–143.
- Grace, J., Allen, S.J. & Wilson, C. (1989) Climate and the meristem temperatures of plant communities near the tree-line. *Oecologia*, **79**, 198–204.
- Han, A.R., Lee, S.K., Suh, G.U., Park, Y. & Park, P.S. (2012) Wind and topography influence the crown growth of *Picea jezoensis* in a subalpine forest on Mt. Deogyu, Korea. *Agricultural and Forest Meteorology*, **166–167**, 207–214.
- Hertel, D. & Schöling, D. (2011) Below-ground response of Norway spruce to climate conditions at Mt. Brocken (Germany)—A re-assessment of Central Europe's northernmost treeline. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, **206**, 127–135.
- James, J.C., Grace, J. & Hoad, S.P. (1994) Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology*, **82**, 297–306.
- Jeník, J. (1961) *Alpine Vegetation of Giant Mts., Hrubý Jeseník and Králický Sněžník Mts. - Theory of Anemo-Orographic Systems*. NČSAV, Prague.
- Jeník, J. & Štursa, J. (2003) Polygenous flora and its refugia in the Hercynian Mountains, Central Europe. *Alpine Biodiversity in Europe* (eds L. Nagy, G. Grabherr, C. Körner & D.B.A. Thompson), pp. 47–51. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Kajimoto, T., Seki, T., Ikeda, S., Daimaru, H., Okamoto, T. & Onodera, H. (2002) Effects of snowfall fluctuation on tree growth and establishment of subalpine *Abies mariesii* near upper forest-limit of Mt. Yumori, northern Japan. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **34**, 191–200.
- Körner, C. & Paulsen, J. (2004) A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, **31**, 713–732.
- Körner, C. (2012) *Alpine Treelines - Functional Ecology of the Global High*. Springer, Basel.
- Leffler, R. (1981) Using climatology to estimate the altitude required for Alpine timberlines throughout the Appalachian Mountains. *Bulletin of the American Meteorological Society*, **62**, 562–562.
- Mamet, S.D. & Kershaw, G.P. (2013) Age-dependency, climate, and environmental controls of recent tree growth trends at subarctic and alpine treelines. *Dendrochronologia*, **31**, 75–87.
- Migala, K. (2005) Climatic belts in the European mountains and the issue of global changes. *Acta Universitatis Wratislaviensis, Studia Geograficzne*, 1–149.
- Novák, J., Petr, L. & Tremł, V. (2010) Late-holocene human-induced changes to the extent of alpine areas in the East Sudetes, Central Europe. *Holocene*, **20**, 895–905.
- Obidowicz, A. (1996) A late Glacial-Holocene history of the formation of vegetation belts in the Tatra Mts. *Acta Palaeobotanica*, **36**, 159–206.
- Odland, A. (2015) Effect of latitude and mountain height on the timberline (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*) elevation along the central Scandinavian mountain range. *Fennia*, **193**, 260–270.
- Renard, S.M., McIntire, E.J.B. & Fajardo, A. (2016) Winter conditions – not summer temperature – influence establishment of seedlings at white spruce alpine treeline in Eastern Quebec. *Journal of Vegetation Science*, **27**, 29–39.
- Šenfeldr, M., Tremł, V., Maděra, P. & Volařík, D. (2014) Effects of prostrate Dwarf Pine on Norway spruce clonal groups in the treeline ecotone of the Hrubý Jeseník Mountains, Czech Republic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, **46**, 430–440.
- Speer, J.H. (2012) *Fundamentals of Tree Ring Research*, Reprint edition. University of Arizona Press, Tucson.
- Susiluoto, S., Hiltavuori, E. & Berninger, F. (2010) Testing the growth limitation hypothesis for subarctic Scots pine: Growth limitation hypothesis test for Scots pine. *Journal of Ecology*, **98**, 1186–1195.
- Švajda, J., Solar, J., Janiga, M. & Buliak, M. (2011) Dwarf Pine (*Pinus mugo*) and Selected Abiotic Habitat Conditions in the Western Tatra Mountains. *Mountain Research and Development*, **31**, 220–228.
- Takahashi, K. (2014) Effects of wind and thermal conditions on timberline formation in central Japan: a lattice model. *Ecological Research*, **29**, 121–131.
- Tremł, V. & Banaš, M. (2000) Alpine timberline in the High Sudeties. *Acta Universitatis Carolinae, Geographica*, 83–99.
- Tremł, V., Jankovská, V. & Petr, L. (2006) Holocene timberline fluctuations in the mid-mountains of Central Europe. *Fennia*, **184**, 107–119.
- Wild, J. & Winkler, E. (2008) Krummholz and grassland coexistence above the forest-line in the Krkonose Mountains: Grid-based model of shrub dynamics. *Ecological Modelling*, **213**, 293–307.

Jakub Kašpar (*1988)

Bydliště: Konstantinovy Lázně; Růžová 84

e-mail: kasparj7@natur.cuni.cz

Vzdělání:

2013-present	PhD student oboru Fyzická geografie a geoekologie, Přírodovědecká fakultě Univerzity Karlovy PhD projekt: Vliv větru na polohu horní hranice lesa – otázka vrcholového fenoménu
2010-2013	Magisterské vzdělání v oboru Fyzická geografie a geoekologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova
2007-2010	Bakalářské vzdělání v oboru Přírodovědná studia, Západočeská univerzita v Plzni

Mezinárodní stáže:

- Univerzita v Padově (únor- červen 2016)

Řešitel a spoluřešitel studentských projektů:

- Řešitel projektu: Vliv vrcholového fenoménu na růst stromů v ekotonu horní hranice lesa v pohořích střední Evropy (GAUK 332215)
- Spoluřešitel projektu: Faktory ovlivňující výškový růst smrku ztepilého na horní hranici lesa a jejich odezva v anatomické stavbě dřeva. (GAUK 996216)

Odborné kurzy:

- Kurz kvantitativní anatomie dřeva, pořádaný Univerzitou v Padově a institutem WSL (2015)
- Kurz dendroekologie pořádaný by Slezkou univerzitou, Univerzitou v Padově a institutem WSL (2015)

Pracovní zkušenosti:

2017-present	Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, Brno Účast na projektech: <ul style="list-style-type: none">• Komplexní analýza biologické hodnoty přírodě blízkých lesních porostů v Chráněné krajinné oblasti Šumava ve správě LČR, s. p. a návrh jejich multifunkčního využití• Systém stromy-půdy v temperátních lesích: vzájemná determinace jeho složek a role člověka
2013-present	Student doktorského studijního programu, Katedra fyzické geografie a geoekologie, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova

Publikace:

2017	<ul style="list-style-type: none">• Kašpar J, Hošek J, Treml V. The effect of wind on growth of treeline Norway spruce. <i>Apline Botany</i>, in press. doi: 10.1007/s00035-017-0186-x• Kašpar J, Treml V. Relation between tree growth and temperature explains formation of regional treelines. <i>Journal of Biogeography</i>, under review.
2016	<ul style="list-style-type: none">• Kašpar J, Treml V (2016). Thermal characteristics of alpine treelines in Central Europe north of the Alps. <i>Climate research</i> 68, 1-12. doi: 10.3354/cr01370• Rossi S, Anfodillo T, Čufar K, Cuny H, 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, Prislán P, Rathgeber CBK, Saracino A, Swidrak I, Treml V (2016). Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the Northern Hemisphere. <i>Global Change Biology</i> 22, 3804-3813. doi: 10.1111/gcb.13317
2015	<ul style="list-style-type: none">• Treml V, Kašpar J, Kuželová H, Gryc V (2015). Differences in intra-annual wood formation in <i>Picea abies</i> across the treeline ecotone, Giant Mountains, Czech Republic. <i>Trees</i> 29, 515-526. doi: 10.1007/s00468-014-1129-4

Jazykové dovednosti:

Angličtina: středně pokročilý - B2, FCE certificate

Němčina: pokročilý (maturitní zkouška)

Italština: začátečník

Počítačové dovednosti:

Geoinformatika (GIS) a kartografie – ArcGIS, QGIS

Statistický software: R

Programovací jazyky: php, ActionScript, Object Pascal Java, R

Ostatní: MS Office (Excel, Word, Power Point)

Ostatní zájmy:

Běhání (Maraton osobní rekord 3:26)

Vysokohorská turistika

Historie