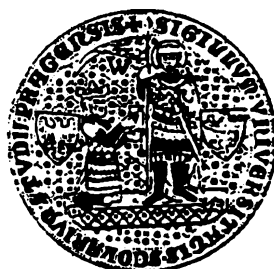


PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA UNIVERZITY KARLOVY

Katedra fyzické geografie a geoekologie

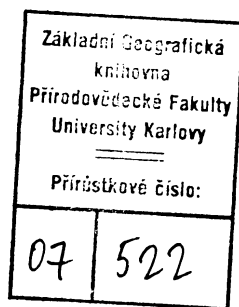


DYNAMIKA ALPINSKÉ HRANICE LESA VE VYSOKÝCH SUDETECH

(Disertační práce)

Václav Tremel

Praha, 2007



Prohlášení

Prohlašuji, že jsem disertační práci vypracoval samostatně s použitím citované literatury a v rámci uvedeného autorského podílu na publikacích. Práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného akademického titulu.

Praha, březen 2007

Václav Trembl



Poděkování

Děkuji mému školiteli Doc. RNDr. Zdeňkovi Lipskému, CSc. za vedení práce a lidský přístup. Za připomínky k některým částem práce děkuji Prof. Ing. Janu Jeníkovi, CSc. Nápady jak řešit dílčí tematické okruhy vzešly z plodných diskusí s Markem Banašem. Děkuji Vlastě Jankovské a Liboru Petrovi za příjemnou spolupráci na společných publikacích. Pracovníkům Správy Krkonošského národního parku a Správy CHKO Jeseníky (Mileně Kociánové, Janu Štursovi, Jindřichovi Chlápkovi, Věře Kavalcové a řadě dalších) patří dík za jejich ochotu kdykoliv pomoci. Tereze Chýlové děkuji za korektury některých anglických textů. Práce by nevznikla bez finanční podpory projektů“ *Determinace alpinské hranice lesa v Hrubém Jeseníku a Králickém Sněžníku*“ (podporováno Lesy ČR, s.p.), projektu VaV SM/6/70/05 „*Vliv výsadeb borovice kleče (Pinus mugo) na biotopovou a druhovou diverzitu arkticko-alpínské tundry ve východních Sudetech (CHKO Jeseníky, NPR Králický Sněžník). Návrh managementu těchto porostů*“, grantu GA UK (227/2005/B-Geo/PrF): "Metody výzkumu glaciálního a postglaciálního reliéfu v české části Krkonoš", projektu GA ČR 205/06/0587 „*Glaciální, periglaciální a paleoekologické doklady vývoje krajiny Krkonoš*“ a také Výzkumného záměru Ministerstva školství MŠM 0021620831. Ze všeho nejvíce bych chtěl poděkovat rodičům za stálou podporu a Kateřině s Markétou za trpělivost.

Praha, březen 2007

Václav Trembl

Obsah:

Úvod	5
Téma a cíle práce	6
Struktura práce	7
Teoretické otázky problematiky alpinské hranice lesa	8
Používané pojmy	8
Faktory ovlivňující polohu alpinské hranice lesa	11
Oscilace polohy hranice lesa v závislosti na klimatických změnách	17
Dosavadní výzkum alpinské hranice lesa v České republice	19
Fyzickogeografické poměry studovaného území jako faktory ovlivňující polohu alpinské hranice lesa	20
Geologická stavba a vývoj	20
Reliéf	21
Půdy	22
Klimatické charakteristiky	23
Vegetace	24
Definice a způsob vymezení dílčích charakteristik ekotonu alpinské hranice lesa	25
Citovaná literatura	26
Alpine timberline in the High Sudetes	36
Alpine timberline in the mid-mountains of Central Europe – evidence of its evolution during the Holocene	58
Holocene dynamics of the alpine timberline in the High Sudetes	78
Recent tendencies of alpine timberline shifts in the Krkonoše (Giant) Mts., High Sudetes	92
The effect of terrain morphology and geomorphic processes on the position and dynamics of the alpine timberline. A case study from the High Sudetes, Czech Republic	108
Exposure effect on the alpine forest–tundra ecotone: a case study from the High Sudetes, Czech Republic	134
Recent dynamics of the alpine timberline in the High Sudetes, Czech Republic	158
Závěr	196
Citovaná literatura	190
Přílohy	191

Úvod

Na počátku roku 2007 uplynulo 10 let od okamžiku, kdy se autor na popud Doc. RNDr. Zdeňka Lipského, CSc. začal s veškerou vážností věnovat tématice alpské (horní) hranice lesa. To bylo dobrým důvodem k tomu, aby byl učiněn pokus o zásadní krok, kterým je sestavení disertační práce. Téma alpské hranice lesa bylo pro autora atraktivní v tom smyslu, že umožňovalo zabývat se vývojem krajiny a jevy, které podmiňují prostorové uspořádání krajinného pokryvu. To vše v krásném prostředí našich nejvyšších pohoří¹. Dalším motivem pro zvolení tohoto předmětu zájmu bylo i to, že výzkumy zabývající se v současné době všemi možnými aspekty hranice lesa jsou velmi frekventované, takže je mnoho možností jak se inspirovat a s kým sdílet získané poznatky. Intenzivní výzkumné aktivity týkající se alpské hranice lesa jsou podmíněny současnou „popularitou“ klimatických změn, které mohou být určitými znaky alpské hranice lesa indikovány.

Výzkum hranice lesa má navíc v české (-slovenské) literatuře svojí tradici, a to jak v rámci ekologického směru (Prof. Jeník), tak v rámci fyzické geografie (Prof. Plesník). Vůbec prvotním záměrem bylo zopakovat mapování hranice lesa provedené Jeníkem a Lokvencem v Krkonoších (Jeník & Lokvenc 1962), či Alblovou (1970) nebo Plesníkem (1972) v Hrubém Jeseníku a porovnat současnou linii hranice lesa s jejím průběhem před několika desítkami let. To se však ukázalo jako neproveditelné, protože možné chyby vyplývající z různých podkladů pro stanovení polohy hranice lesa by byly příliš velké. Na čas byla tedy pozornost odvedena spíše na posouzení rozdílností ve faktorech, které ovlivňují polohu hranice lesa v jednotlivých studovaných pohořích nebo na to, jakým způsobem se projevují na průběhu hranice lesa geomorfologické procesy. Dostalo se i na vyhodnocení toho, jak je analyzovaný ekoton strukturován v různých polohách hranice lesa či jakým způsobem se hranice lesa vyvíjela během holocénu. V posledním období byla autorova pozornost upřena na charakteristiku teplotních poměrů ekotonu přechodu lesa do bezlesí a opět byla otevřena tematika historického vývoje alpské hranice lesa, a to na základě srovnávání leteckých snímků.

V práci bude pro všechna tři studovaná pohoří (Krkonoše, Králický Sněžník a Hrubý Jeseník) používáno označení „Vysoké Sudety“. To je zavedené v některých biogeograficky orientovaných pracích (např. Soukupová et al. 1995, Jeník 2004) a je srozumitelné i na polské straně hranice (např. Jahn 1989, Kwiatkovski 2004), která tato pohoří z části rozděluje.

¹ Autor připouští, že toto byl nejzávažnější důvod pro volbu studovaného tématu.

Téma a cíle práce

Předkládaná studie je zaměřena na stanovení faktorů, které podmínily současnou polohu alpinské hranice lesa ve Vysokých Sudetech. Alpínská hranice lesa je ekotonem, jehož existence je největší měrou podmíněna gradientem nadmořské výšky a s tím související změnou klimatických podmínek (Körner 1999). Poloha alpinské hranice lesa je však významně ovlivněna celou řadou dalších proměnných, kterými jsou například reliéf, edafické podmínky, konkurenční vztahy či lidské zásahy (Holtmeier 2003). Jak v mladé geologické minulosti, tak i v současném období byla nebo je zaznamenávána řada fluktuací hranice lesa (Frenzel et al. 1993, Graumlisch et al. 2005). To spolu s podklady z ekofyziologických studií (Tranquillini 1979, Körner 1999) umožňuje brát alpínskou hranici lesa jako reálný indikátor odrážející změny složek prostředí jimiž je její poloha podmíněna. V první řadě jde o změny klimatu (Kullmann 1998). K tomu, aby mohla být zaznamenána odezva ekotonu hranice lesa na klimatické změny je však nutné znát váhu jednotlivých faktorů ovlivňujících polohu a celkové utváření hranice lesa v daném území (Holtmeier & Broll 2005). V současné době je známa řada údajů o dynamice hranice lesa v alpské oblasti (např. Dullinger et al. 2005, Paulsen & Körner 2001, Tinner & Theurillat 2003) a ve Skandinávii (např. Eronen 1979, Kullmann & Kjällgren 2000, Kullman 2007). Z prostoru mezi těmito dvěma celky jsou však aktuální informace kusé. Na druhou stranu právě v tomto území byly zpracovány základní práce, které již popsaly a vymezily ekoton hranice lesa ve Vogézách (Carbiener 1963), v sudetských pohořích (Jeník & Lokvenc 1962, Alblová 1970, Plesník 1972) a v Karpatech (Plesník 1971 a řada jeho dalších prací). Cílem předkládané disertační práce bylo na uvedená díla navázat a rozvinout je, a to na území našich nejvyšších pohoří, tj. Krkonoš, Hrubého Jeseníku a Králického Sněžníku. Specifickými cíli výzkumu pak bylo zejména:

- Popsat průběh hranice lesa v uvedených pohořích;
- Stanovit faktory ovlivňující současný průběh hranice lesa a jejich váhu;
- Zjistit změny polohy hranice lesa na základě paleogeografických dokladů v holocénu, ale i na základě relativně přesných obrazových informací z nedávné minulosti.

Výše uvedených cílů se autor pokoušel dosáhnout pomocí řady metod, zahrnujících zpracování dat dálkového průzkumu Země, analýzy prostorových dat pomocí geografických informačních systémů, terénního mapování a transektových měření, dendrochronologických metod, paleogeografických metod či dílčích mikroklimatických aplikací. Jednotlivé studie,

které jsou součástí disertační práce vznikaly postupně a je v nich odražen určitý vývoj technických možností, ale i autorova pohledu na řešenou problematiku.

Struktura práce

Práce je předložena ve formě sedmi publikací v anglickém jazyce (Tab. 1) a je doplněná o česky psaný Úvod a Závěr. Úvodní část práce je zaměřena na definování a vymezení předmětu výzkumu a teoretický rozbor problematiky alpinské hranice lesa. Stat' „*Alpine timberline in the High Sudetes*“ přináší základní informace o rozsahu alpského bezlesí a základních faktorech ovlivňujících polohu hranice lesa ve studovaném území. Publikace „*Alpine timberline in the mid-mountains of Central Europe – evidence of its evolution during the Holocene*“ srovnává vývoj polohy hranice lesa ve Vysokých Sudetech s ostatními hercynskými pohořími. Následující článek „*Holocene dynamics of the alpine timberline in the High Sudetes*“ je pak zaměřen pouze na holocénní vývoj polohy hranice lesa ve Vysokých Sudetech. Část disertační práce nazvaná „*Recent tendencies of alpine timberline shifts in the Krkonoše (Giant) Mts., High Sudetes*“ se týká analýzy struktury ekotonu hranice lesa v modelových lokalitách a posouzení jejího vztahu k dynamice hranice lesa. Článek „*The effect of terrain morphology and geomorphic processes on the position and dynamics of the alpine timberline. A case study from the High Sudetes, Czech Republic*“ řeší to, do jaké míry je průběh a dynamika hranice lesa ovlivněna reliéfem a dílčími geomorfologickými procesy. Práce „*Temperature at the alpine forest–tundra ecotone: a case study from the High Sudetes, Czech Republic*“ se pak zabývá srovnáním relativních teplotních rozdílů v ekotonu hranice lesa ve výhodných a nevýhodných orientacích svahu. Poslední ze zařazených publikací „*Recent dynamics of alpine timberline in the High Sudetes, Czech Republic*“ přináší informaci o vývoji polohy hranice lesa a růstových charakteristik stromů na hranici lesa za posledních několik desetiletí. V Závěru se autor pokouší shrnout všechny dílčí poznatky, kterých během výzkumu dosáhl. V Přílohách se nachází některé podstatné mapy, které nemohly být do vlastních publikací zařazeny v potřebné velikosti. Jde o mapy alpinské hranice lesa a dalších linií charakterizující přechod lesa do alpského bezlesí ve Vysokých Sudetech.

Tab. 1: Přehled publikací zařazených do disertační práce.

Název publikace	Typ	Periodikum/Monografie	Stav	Autorský podíl
<i>Alpine timberline in the High Sudetes</i>	článek ve vědeckém časopise	Acta Universitatis Carolinae, Geographica, 15 (2): 83-99.	vytištěno	Tremel, V. (70%), Banaš, M. (30%)
<i>Alpine timberline in the mid-mountains of Central Europe – evidence of its evolution during the Holocene</i>	článek ve vědeckém časopise	Fennia	přijato do tisku	Tremel, V. (50%), Jankovská, V. (30%), Petr, L. (20%)
<i>Holocene dynamics of the alpine timberline in the High Sudetes</i>	článek ve vědeckém časopise	Biológia (IF)	přijato do tisku	Tremel, V. (50%), Jankovská, V. (30%), Petr, L. (20%)
<i>Recent tendencies of alpine timberline shifts in the Krkonoše (Giant) Mts., High Sudetes</i>	kapitola v monografii	Drbohlav, D., Kalvoda, J., Voženílek, V.,: Czech Geography at the Dawn of 21 century	vytištěno	Tremel, V. (100%)
<i>The effect of terrain morphology and geomorphic processes on the position and dynamics of the alpine timberline. A case study from the High Sudetes, Czech Republic</i>	kapitola v monografii	Kalvoda, J., Goudie, A.D. : Geomorphologic Variations	přijato do tisku	Tremel, V. (100%)
<i>Temperature at the alpine forest-tundra ecotone: a case study from the High Sudetes, Czech Republic</i>	článek ve vědeckém časopise	Arctic, Antarctic and Alpine Research	v recenzním řízení	Tremel, V. (80%), Banaš, M. (20%)
<i>Recent dynamics of alpine timberline in the High Sudetes, Czech Republic</i>	článek ve vědeckém časopise	Geografiska Annaler, Ser. A	v recenzním řízení	Tremel, V. (100%)

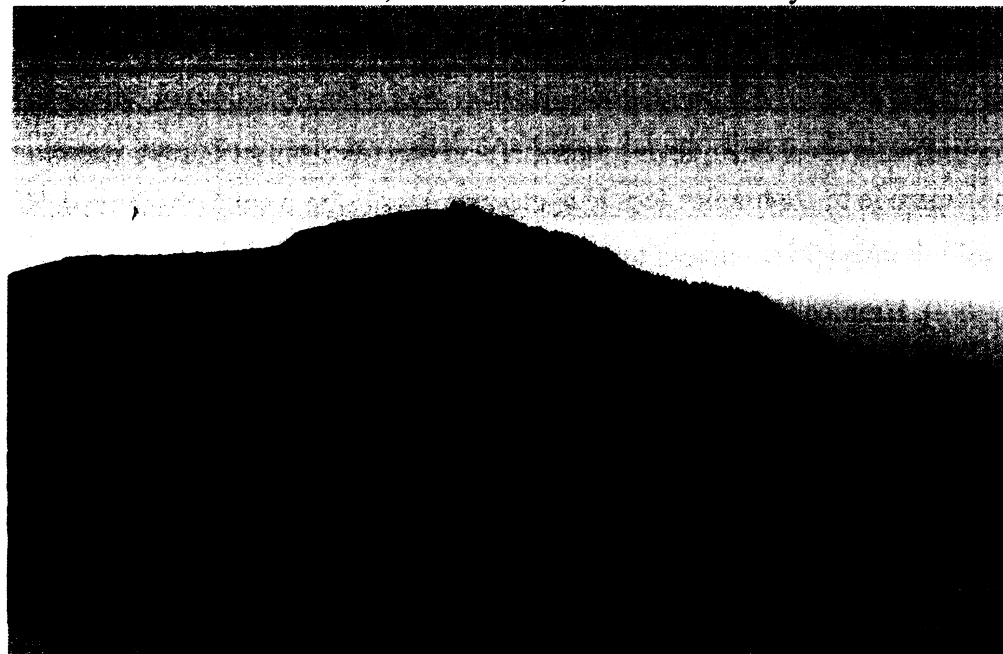
Teoretické otázky problematiky alpinské hranice lesa

Používané pojmy

Pro charakteristiku přechodu lesa do bezlesí v důsledku environmentálního gradientu (teplota, množství vláhy, dostupnost živin) se používá označení „hranice lesa“ (Körner 1999). Přechod lesa do bezlesí v důsledku rostoucí nadmořské výšky se označuje termínem alpinská nebo horní hranice lesa (Jeník & Lokvenc 1962, Plesník 1971). Otázka, zda používat termín „horní“ či „alpinská“ byl rozebrán v československé literatuře výše citovanými autory. Jeník a Lokvenc (1962) se přiklání k pojmu „alpinská“, což zdůvodňují jeho zavedeností, avšak výslovně jej používají pouze v případě, že je tuto hranici nutno odlišit od jiných hranic lesa (xerické – Obr. 1, polární). Plesník (1971) zase navrhuje užívání termínu „horní“, protože je obecně platný (v různých oblastech s různě definovanými vegetačními stupni) a neimplikuje to, že musí jít o vegetační předěl v alpském pohoří. Nutno podotknout, že tato problematika souvisí i s rozdílnou definicí horských vegetačních stupňů. Zatímco v karpatské oblasti se hranice lesa nachází na přechodu z montánního (zpravidla smrkové lesy) do subalpského stupně (porosty borovice kleče), tak v alpském regionu zase na přechodu ze subalpského

(porosty borovice limby, modřínu opadavého) do alpského stupně (alpské trávníky, většinou včetně klečových či pěnišníkových porostů) (viz např. Löve 1970).

Obr. 1: Xerická hranice lesa, masiv Teide, Kanárské ostrovy.



V zahraniční literatuře je používání obou pojmů v podobném stavu jako v literatuře domácí. Velká skupina zejména evropských geografů se přiklání k pojmu „horní“ hranice lesa. A to s odůvodněním, že jde univerzálnější termín, kterým je možno označit i přechod lesa do bezlesí v tropických pohořích, kde se nehodí označovat bezlesý stupeň stupněm alpským (Troll 1959, Holtmeier 2003). V současné době se však většina autorů (Tab. 2) přiklání spíše k použití termínu „alpínská“ hranice lesa, který doporučuje Troll (1973) používat jen pro pohoří chladné temperátní zóny. Motivem je zejména to, že tato vegetační linie vymezuje alpínskou, tj. bezlesou zónu resp. stupeň. Někteří autoři se ve snaze vyhnout se pojmu „alpínský“ či „horní“ dávají přednost zastřešujícím termínům „horská“ hranice lesa („mountain“ timberline – Holtmeier 2003) či „montánní“ hranice lesa („montane“ treeline – Slatyer & Noble 1992). V předkládané práci je uváděn termín „alpínská“ hranice lesa, a to ne z důvodu, že by jeho používání bylo vhodnější než užívání termínu „horní“, ale spíše s ohledem na jeho tradici v české literatuře (zejména práce Prof. Jeníka a jeho následovníků) a zároveň i z toho důvodu, že je to pojem v současné světové literatuře častěji používaný.

Tab. 2: Frekvence používání termínů „horní“ a „alpínská“ hranice lesa, stav zjištěný k 20.3.2007.

Termín	Google (počet odkazů)	GEOBASE 1994-2007 (počet záznamů)
Upper timberline	919	51
Upper treeline	9 090	86
Alpine timberline	19 900	124
Alpine treeline	19 200	235

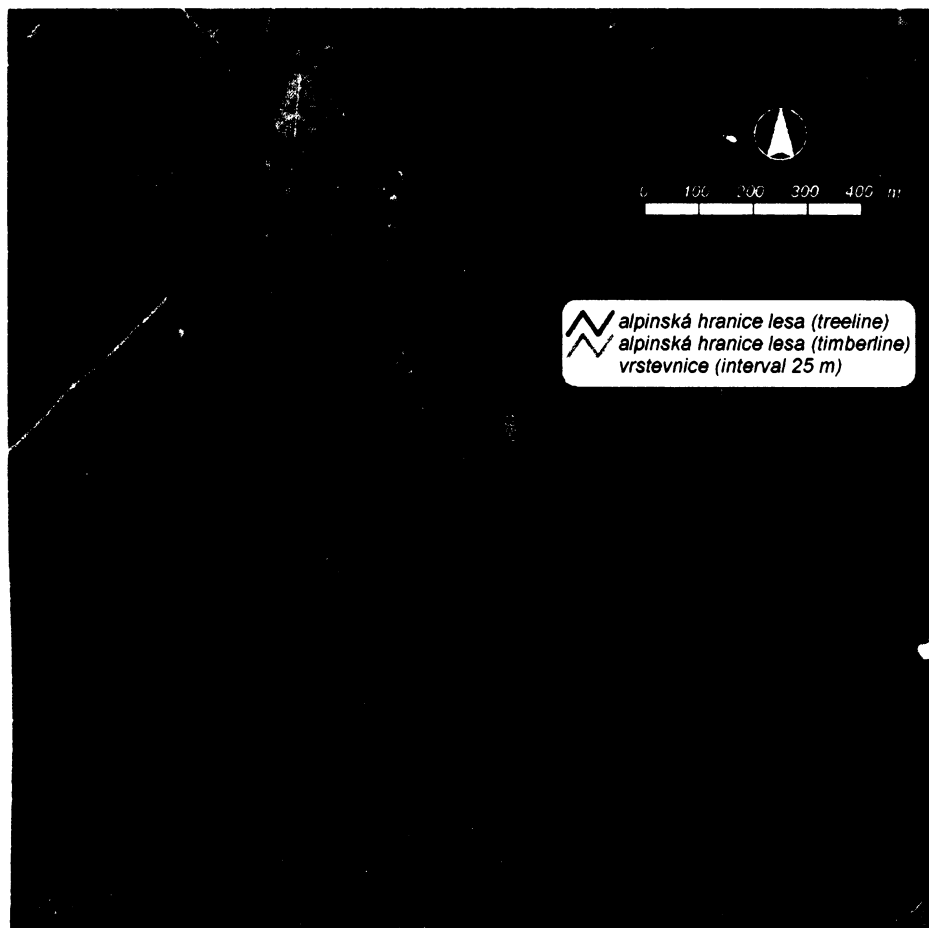
Věcná nejednotnost převládá i u způsobů jak konkrétně definovat vlastní rozhraní lesa a bezlesí. Prvním problémem je to, že hranice lesa je ekotonem, který sám o sobě obsahuje další rozhraní, a tak jakékoliv konvenční stanovení toho, kde se vlastně nalézá hranice lesa je nepřesné (Armand 1992). Hranice lesa je v podstatě fraktálním objektem, kdy její vlastní vymezení záleží na měřítku, ve kterém ji studujeme.

Dolní hranici ekotonu přechodu lesa do bezlesí můžeme v horském reliéfu vymezit jako linii, na které se začíná rozpadat souvisle zapojený les. Tato linie bývá označována různými termíny. Ve evropské literatuře se pro ní používal termín horní hranice lesa (Plesník 1971 a mnoho dalších jeho prací) nebo empirická hranice lesa (Fries 1913 – cit in Jeník & Lokvenc 1962, Hustich 1966). Tato hranice bývá také označována termíny „alpine timberline“ (Körner 1999), „timber line“ (Slatyer & Noble 1992), „forest line“ (Rochefort et al. 1994), „actual timberline“ (Autio & Colpaert 2005), „physiognomic forest line“ (Heikinen et al. 2002, Autio & Hicks 2004) (blíže viz Obr. 2).

Horní hranice ekotonu přechodu lesa do bezlesí se klade buď na horní hranici výskytu stromových druhů (tree-species line sensu Slatyer & Noble 1992, Körner 1999) nebo na horní hranici výskytu různě definovaných stromů, tj. dřevin se vzpřímeným vzrůstem (~ horní hranice stromu - Ellenberg 1963, Jeník & Lokvenc 1962, Wardle 1974, treeline, tree limit – Slatyer & Noble 1992). Oblast mezi horní hranicí zapojeného lesa a horní hranicí stromu, popř. stromových druhů je nazývána pásem boje (~kampfzone, Schröter 1926 cit in Jeník & Lokvenc 1962, Schiechtl 1967, Körner 1999). Pro definování spojnice nejvyšších výběžků lesa či stromových skupinek na svahu stejné expozice či na daném vzdálenostním úseku je používán asi nejčastěji aplikovaný termín „alpine treeline“ (Brockmann-Jerosch 1919, Körner 1999), resp. forest line (Jeník & Lokvenc 1962).

Z terminologického přehledu vyplývá značná roztržitost a nejednotné používání jednotlivých termínů, je proto vždy nutné uvést konkrétní parametry, jimiž je vlastní hranice definována. Těmi je zejména zápoj korun stromů a výška stromů (viz přehledy v pracích Jeník & Lokvenc 1962, Plesník 1971, Holtmeier 2003). Kritérium minimální výšky stromů se pohybuje od 8 m (Sokolowski 1928, Zientarski 1995 a další polští a slovenští převážně

lesníci) po 2 m (Wardle 1974, Kullman 1990 a další jeho práce). Řada autorů hodnotu minimální výšky stromu odvozuje od výšky sněhové pokrývky v zimě, kdy dřevina označená jako strom musí sahat nad její průměrnou úroveň, tak aby byla vystavena nepříznivým zimním podmínkám (Hustich 1966, Körner 1999). Holtmeier (2003) za jediné kritérium vymezení hranice lesa považuje jeho zapojenost. Zápoj je vyjadřován často jen slovně (zapojený, rozvolněný) nebo jsou udávány hodnoty od 0,5 (tj. 50% pokryvnost, Jeník & Lokvenc 1962, Plesník 1971) po 0,3 (Ellenberg 1963, Král 2004). Dalším parametrem, pomocí kterého je vymezována poloha hranice lesa je minimální plocha zapojeného lesa, která ještě může být označena jako „les“. Ta se pohybuje v rozmezí od 1 aru (Jeník & Lokvenc 1962) po 1 hektar (Vincent 1933 cit in Plesník 1971).

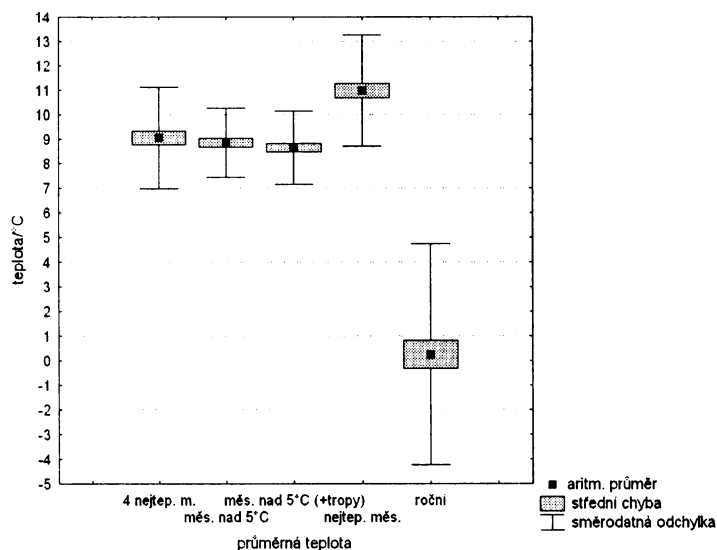


Obr. 2: Ekoton přechodu lesa do bezlesí v horském reliéfu – vysvětlení používaných termínů „alpine timberline“ („alpine forest line“) /červená linie/ a „alpine treeline“ /modrá linie/, západní svah Čertova návrší.

Faktory ovlivňující polohu alpinské hranice lesa

Postupný ústup stromové vegetace je zapříčiněn zejména zhoršenými teplotními poměry a zvýšeným působením dalších stresových činitelů (vítr, promrzání půdy, velké mocnosti sněhové pokrývky apod.) (Tranquillini 1979, Körner 1999, Holtmeier 2003).

Nejpodstatnějším a jediným globálně platným faktorem zapříčiňujícím vznik hranice lesa jsou teplotní podmínky (Körner 1999). Ty jsou dlouhodobě využívány jako indikátory polohy hranice lesa (ať už polární či alpinské). Köppen (1919, cit in Holtmeier 2003) ztotožňoval průběh polární hranice lesa s červencovou izotermou teploty vzduchu 10 °C. Stejnou izotermu pro nejteplejší měsíc uvažovali pro vymezení polohy hranice lesa Brockmann-Jerosch (1919) nebo Aulitzky (1961). Tato charakteristika, ale není globálně platná, v tropických pohořích nebo na ostrovech bývají teploty nejteplejšího měsíce výrazně nižší (kolem 6 °C), naopak v kontinentálních oblastech a v nejseverněji situovaných územích bývají zase teploty nejteplejšího měsíce vyšší (kolem 11 °C) (Körner 1999). V posledním desetiletí bylo učiněno několik pokusů porovnat teploty vzduchu či půdy na hranici lesa v rámci různých oblastí na Zemi. Jobbagy & Jackson (2000) rozlišují průběh horních hranic lesa na Zemi na základě typů dřevin (jehličnany, listnáče, opadavé a neopadavé) a přítomnost těchto typů dřevin je podle nich určena roční amplitudou teplot a průměrnou roční teplotou. Průměrná roční teplota vzduchu však není příliš dobrým ukazatelem polohy hranice lesa, protože s výjimkou tropických pohoří se růst stromů odehrává pouze během vegetačního období (Körner 1999). Körner & Paulsen (2004) dochází k relativně úzce vymezenému indikátoru polohy hranice lesa a tím je velikost půdních teplot (teploty v 10 cm pod povrchem) ve vegetačním období v rozmezí $6,7^{\circ}\text{C} \pm 0,8 \text{ SD}$. Průměrné teploty vzduchu či půdy ve vegetačním období, případně tytéž teploty nejteplejšího měsíce mají na rozdíl od průměrných ročních teplot svoje logické opodstatnění (Tranquillini 1979, Körner 1999).



Obr. 3: Rozmezí teplotních charakteristik pro maximální polohy hranic lesa na Zemi. Zdroj: Janda (2006).

Janda (2006) porovnával teplotní charakteristiky nejvyšších poloh hranice lesa v různých oblastech na Zemi a došel v souladu s výše uvedenými tvrzeními k závěru, že daleko užší rozmezí mají

charakteristiky průměrných teplot nejteplejšího měsíce nebo vegetačního období než průměrné roční teploty (Obr. 3).

Teplotní průměry jsou nejčastěji užívanými charakteristikami polohy hranice lesa, samy o sobě však nemají přímé fyziologické odůvodnění (Holtmeier 2003) – pouze dobře korelují se sumou teploty půdy či vzduchu přesahující určitou minimální kritickou hodnotu, pod kterou klesá fyziologická aktivita rostlinných pletiv (Aulitzky 1961, Ellenberg 1963, Tranquillini 1979).

Co je vlastně tím hlavním fyziologickým procesem zapříčiňujícím snížení růstu stromů? Podrobný popis vysvětlujících hypotéz podává Körner (1998). Dnes již byly vyvráceny dvě delší dobu prosazované hypotézy, a to hypotéza stresu v důsledku mrazového vysychání (Tranquillini 1979) a hypotéza nedostatečné fotosyntetické aktivity (Pisek & Winkler 1958, Slatyer & Ferrar 1977). Mrazové vysychání nemůže být obecně určující příčinou ústupu stromového růstu (Troll 1961, Körner 1999), protože podmínky pro něj nejsou splněny ve všech pohořích. V tropických horstvech či v oceánských oblastech půda nemusí ani promrzat, ani dosahovat nízkých nadnulových teplot. Hypotéza nedostatečné fotosyntetické aktivity byla rovněž zamítnuta, a to na základě zjištění, že se v pletivech stromů na hranici lesa nachází velké množství asimilátů (Hoch et al. 2002) a tudíž nelze uvažovat o nedostatečné aktivitě fotosyntézy. Navíc se ukázalo, že celkové ztráty uhlíku dýcháním během zimního období může strom nahradit během jen jediného dne vegetačního období (Wieser 1997). V současné době nejpravděpodobnější se zdá být vysvětlení vzniku hranice lesa nedostatečným zabudováváním asimilátů do rostlinných pletiv, resp. neschopností tvořit nové stavební struktury za nízkých teplot (Körner 1999). To, že terminální orgány stromů (kořeny, terminální výhony) za nízkých teplot nepřirůstají je doloženým jevem (Tranquillini 1979, Grace et al. 1989). Otázkou však zůstává, zda jsou pro celkové omezení růstu podstatnější teploty půdy v kořenové zóně (Körner & Paulsen 2004, Körner & Hoch 2006) nebo teploty vzduchu u vzrostného vrcholu (James et al. 1994) nebo obojí zároveň.

Kromě teplotních limitů se však ve výsledné poloze hranice lesa promítají další faktory, které mohou často mít daleko větší účinek než teplotní omezení. Častým jevem je stres v důsledku již zmiňovaného mrazového vysychání (zejména temperátní pohoří, Tranquillini 1979), mrazové poškození asimilačních orgánů nebo vodivých pletiv (kavitace xylemu, Tyree & Sperry 1989, odumření jemného kořenového vlášení v důsledku nízkých půdních teplot, Kullman 2007), abraze asimilačních orgánů ledem a sněhem unášeným větrem (Jeník & Lokvenc 1962). Za zmínku stojí i nižší produkce a klíčivost semen u stromů nacházejících se blízko limitu svého výskytu (Tranquillini 1979). Polohu hranice lesa ovlivňují také

disturbance typu požárů, žírů hmyzích škůdců (Holtmeier 2003). Rozdílnou výšku hranice lesa mohou způsobit i difference ve druhovém složení stromů rozdílně adaptovaných na teplotní stres nebo například pouze omezený počet jedinců (na ostrovech), ze kterých se nemohly vyštěpit takové genotypy, které jsou lépe adaptované na teplotní stres (Wardle 1973). Jednou z příčin, proč ve stejných zeměpisných šířkách se na jižní polokouli (resp. na světadílech vzniklých z Gondwany) hranice lesa nachází níže než ve stejných šířkách na severní polokouli je to, že sem nepronikly teplotnímu stresu evolučně lépe přizpůsobené jehličnany (Wardle 1974) (Obr. 4).

Podstatným faktorem ovlivňujícím pozici hranice lesa je kompetice stromových druhů tvořících hranici lesa s dominantními trávami nad hranicí lesa nebo s křovitými dřevinami (Dullinger et al. 2005). Proto často hranice lesa při kladných teplotních anomáliích reaguje vzestupem jen mírně nebo vůbec, protože právě konkurenční tlak neumožňuje generativní zmlazování nad hranicí lesa (Slatyer & Noble 1992).

Obr. 4: Pabuk (*Nothofagus* sp.) tvoří jako konkurenčně silný druh jen velmi úzkou přechodovou zónu lesa do bezlesí. Oblast Te Anau, Jižní Alpy, Nový Zéland. Foto: P. Maříková.



Jedním ze zásadních faktorů ovlivňujících polohu hranice je tvar reliéfu, na kterém je situována. Ten se projevuje skrze modifikaci teplotních poměrů, edafických podmínek, či umožňuje vyšší frekvence výskytu určitých disturbancí. Specifickým příkladem je vrcholový

fenomén (Scharfetter 1938 cit in Holtmeier 2003) a s ním související efekt hmotnatosti pohoří (Barry 1992). Tyto jevy zapříčiňují to, že v méně rozsáhlých a nižších masivech probíhá hranice lesa níže. Způsobeno to je jednak menším povrchem nižšího masivu, který se tak celkově méně prohřívá (Barry 1992), silnějším větrným prouděním na hranici lesa, která probíhá blíže vrcholovým oblastem nižšího masivu a v neposlední řadě také větším množstvím topograficky příznivých stanovišť, které může les obsadit na větším masivu (Holtmeier 1974). Další známou anomálií je tzv. údolní fenomén (Aulitzky 1967), zaznamenaný poklesem hranice lesa především v hluboce zaříznutých údolích alpských pohoří. Tepelně nepříznivější jsou v takových oblastech střední části svahů (Aulitzky 1967), protože na údolních dnech se hromadí v nočních a ranních hodinách studený vzduch.

Podstatným reliéfovým faktorem je sklon a orientace svahů. Na strmých svazích dochází častěji k rychlým svahovým procesům (mury, sesuvy, sněhové laviny), které zásadně předurčují fyziognomii hranice lesa (Jeník & Lokvenc 1962, Holtmeier 2003) (Obr. 5). V závětrných polohách se zase hromadí větší množství sněhu, který může polohu, ale i druhové složení hranice lesa ovlivňovat svým pozdním odtáváním nebo uvolňováním lavin, či plazením sněhu (Jeník 1961). Orientace svahů vůči slunečnímu záření nemá obecně jednoznačný efekt na polohu hranice lesa (Paulsen & Körner 2001). V oblastech s dostatkem srážek se ale zpravidla setkáváme s vyšší polohou hranice lesa ve „výhodné“ expozici (Holtmeier 2003), naopak v suchých oblastech severní polokoule zase hranice lesa na jižních a jihozápadních svazích probíhá níže (Schickhoff 2005).



Obr.5: Lavinovou činností omezená hranice lesa, jižně od Kastelbergu, Vogézy.

Reliéf se na průběhu hranice lesa projevuje i jejím snížením na místech s kamennými moři či v místech, kde se vyskytují skalní útvary (Plesník 1971, Holtmeier 2003, Autio & Colpaert 2005).

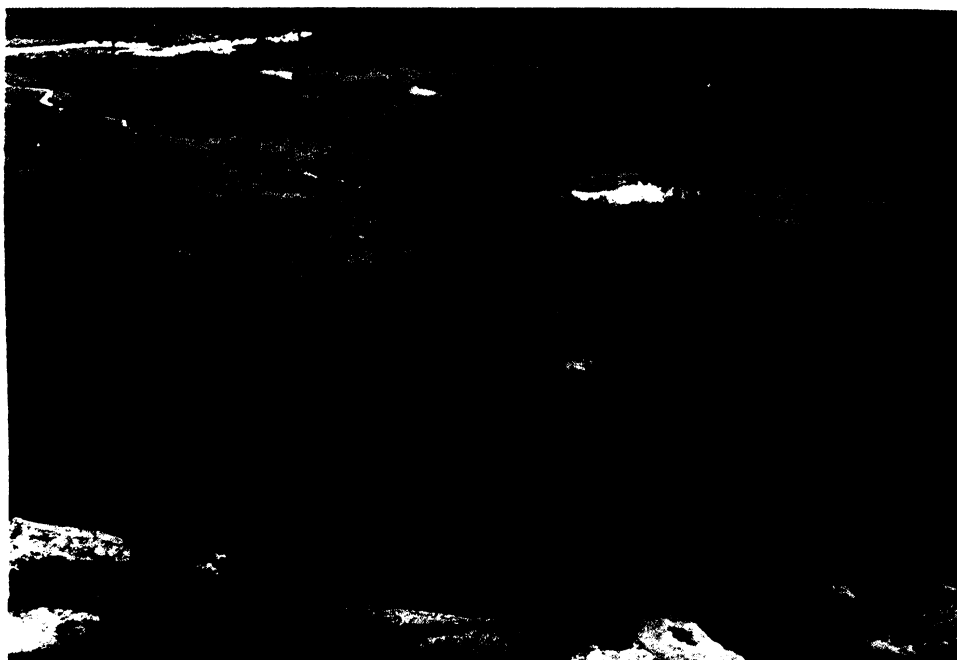
V současné době je jedním z nejvýznamnějších faktorů ovlivňující polohu alpinské hranice lesa lidská činnost (Obr. 6). V evropských pohořích se první lidské zásahy do území nad hranicí lesa v Alpách a Skandách datují do doby bronzové a železné (Conrad 1940 cit in Holtmeier 2003, Tinner & Theurillat 2003, Aas & Farlund 1996). Ve středoevropských hercynských pohořích s výjimkou Vogéz (počátek antropogenních impaktů v době železné, Schwartz et al. 2005) začaly intenzivnější zásahy do alpského bezlesí zřejmě až ve středověku (12 – 16. st., Friedman 2000, Beug 1999, Jeník & Lokvenc 1962, Jeník & Hampel 1992). V posledním století se ve středoevropských pohořích v oblastech nad hranicí lesa víceméně přestalo hospodařit (Holtmeier 2003), a proto jsou dnes přímo antropogenně ovlivněné hranice lesa často špatně rozpoznatelné. V druhé polovině 20. století se pak v této oblasti značně projevovaly imisní spady, které vedly jak k přímému ústupu hranice lesa (Zientarski 1995), tak ke změnám růstu stromů na hranici lesa (Sander et al. 1995).

Obr. 6: Antropogenně ovlivněné bezlesí, jižní část pohoří Rila.



Všechny výše uvedené faktory se nakonec projevují ve výsledné poloze a utváření ekotonu přechodu lesa do bezlesí. Můžeme se tak setkat s náhlými přechody lesa do bezlesí (např. lavinová hranice lesa, Jeník & Lokvenc 1962, antropogenní hranice lesa, Holtmeier 2003) nebo s lesem postupně se rozpadajícím do stromových skupinek a soliterů se snižující se výškou. Náhlé přechody vysokých stromů do bezlesí jsou charakteristické pro hranice lesa limitované edaficky, přirozenými disturbancemi nebo antropogenními zásahy (Jeník & Lokvenc 1962). Prudké přechody velmi nízkých až křovitých forem dřevin do travních

porostů jsou zase typické pro silné edifikátory (např. buk lesní nebo pabuky) v případě, že nekompetují na hranici lesa s jinými dřevinami (Armand 1992, Holtmeier 2003). Postupný přechod lesa do bezlesí je příznačný pro lokality s výraznou heterogenitou topografických a edafických podmínek (Malanson et al. 2001, Malanson et al. 2002) a pro takové hranice lesa, které jsou tvořeny světlomilnými druhy stromů (Armand 1992) a konečně také pro hranice lesa, kde dochází ke kompetici s klečovými formami dřevin (Holtmeier 2003) (Obr. 7). Postupný přechod lesa do bezlesí může také být důsledkem klimatických oscilací a právě probíhající invazi dřevin vzhůru nebo naopak jejich ústup (Slatyer & Noble 1992). Ve světle výše uvedených předpokladů lze odmítnout Ellenbergův názor (Ellenberg 1963), že tam kde roste jeden strom, může růst i zapojený les a tudíž pozice nejvýše etablovaných stromů je vhodným ukazatelem potenciální polohy hranice lesa. Aktuální polohu a utváření hranice lesa tak lze chápat jako odraz dlouhodobějších klimatických podmínek, vlastností dřevinných druhů tvořících hranici lesa, tvaru reliéfu, konkurenčních vztahů a přirozených i antropogenních disturbancí.



Obr. 7: Široká přechodová zóna lesa do bezlesí, hranice lesa s břízou pýřitou a borovicí lesní, Hardangervidda, Skandy.

Oscilace polohy hranice lesa v závislosti na klimatických změnách

Vzhledem k tomu, že poloha hranice lesa je zejména teplotně limitována je možné předpokládat, že se vzrůstem či poklesem teplot bude docházet i k příslušné reakci polohy hranice lesa. K tomu, aby vyvolaly odezvu v poloze hranice lesa musí být kladné teplotní anomálie dostatečně dlouhé na to, aby umožnily přežití nově etablovaných stromů během kritické fáze růstu (Körner 1999). Míra fluktuací hranice lesa je odvislá zejména od

teplotních poměrů vegetačního období. Odhadované teplotní oscilace ve střední Evropě s největší pravděpodobností nepřesáhly v průběhu středního a svrchního holocénu rozmezí 1,5 °C u dlouhodobých ročních průměrných teplot (Haas et al. 1998, Hieri et al. 2003).

Z oblastí sousedících s Vysokými Sudetami je nejvíce záznamů o oscilacích polohy hranice lesa během holocénu známo z alpské oblasti. Zde docházelo k nejrazantnějším změnám na samotném počátku holocénu. Odhadovaný vzestup hranice lesa zde dosahoval hodnot až 800 m za 200-300 let (Tinner & Kaltenrieder 2005). Poté docházelo k řadě fluktuací polohy hranice lesa (poklesy 9600 - 9200 BP, 8600 – 8100 BP, 7500 - 6900 BP, 6600 - 6300 BP, 5300 - 4900 BP, 4600 - 4400 BP, 3500 - 3200 BP, 2700 - 2400 BP (Haas et al. 1998, Patzelt 1977, Holzhauser et al. 2005) z nichž tou nejsilnější byl zřejmě 8200 BP event (Hieri et al. 2006). Po 4600 BP došlo k výraznému rozšíření ekotonu přechodu lesa do bezlesí, což Tinner a Theurillat (2003) přičítají antropogenním vlivům. Maximální poloha hranice lesa v holocénu přesahovala dnešní výšková maxima hranice lesa zhruba o 120-180 m výškových (Tinner & Theurillat 2003).

V případě Západních Karpat, tj. soustavy horských celků přiléhající k Vysokým Sudetám z východu je nejvíce údajů o fluktuacích polohy hranice lesa z oblasti Vysokých Tater. Zajímavé je, že rychlost vzestupu hranice lesa zde byla oproti Alpám nižší. V průběhu preboreálu hranice lesa vystoupila pouze o zhruba 400 – 500 m vzhůru (Jankovská 1998, Rybníčková & Rybníček 1993, Obidowicz 1993, Koperowa 1962, Krippel 1963). K významnému poklesu hranice lesa došlo v období 8600 – 8100 BP (Obidowicz 1993, Kotarba & Kotarba 1993). Rybníčková a Rybníček (1993) vyslovují hypotézu, že během klimatického optima dosáhly lesní porosty svého edafického limitu – porosty smrku a lísky měly dosahovat do výšek 1900 – 2000 m n.m. Protichůdný je naproti tomu názor Obidowicze (1993) uvádějícího maximální polohu hranice lesa na severním svahu Tater méně než 1700 m n.m., což by však bylo jen o málo více než dnes, kdy maxima dosahují na severních svazích 1620 m n.m. (Plesník 1971). Přirozený pokles hranice lesa zde nastal v subboreálu (počátek poklesu – 4500 BP Huetteman & Bortenschlager 1987). Na samotný počátek subboreálu kladou tito autoři maximální polohu hranice lesa. Přirozené změny polohy hranice lesa od subboreálu do současnosti pak už spíše nebyly nijak výrazné, protože na profilu ze severní strany Vysokých Tater z oblasti alpské hranice lesa (1620 m n.m., Obidowicz 1993) nejsou zaznamenány významné změny v průběhu křivky poměru bylin a dřevin (NAP/AP).

O vlastních fluktuacích hranice lesa ve Vysokých Sudetech je blíže pojednáno v příslušné části disertační práce.

Dosavadní výzkum alpinské hranice lesa v České republice

Výzkum alpského bezlesí je v České republice omezen na tři území, a to Krkonoše, Králický Sněžník a Hrubý Jeseník. V těchto oblastech se prostorovými zákonitostmi rozložení alpského bezlesí a potažmo i polohou hranice lesa obsáhle zabýval Jeník (1959, 1961). Ještě předtím uveřejnili práce věnované obecně hranici lesa Svoboda (1934) a první práci zaměřenou pouze na problematiku hranice lesa v Krkonoších Lokvenc (1958). V r. 1962 byla uveřejněna zásadní práce Jeníka a Lokvence (Jeník & Lokvenc 1962) pojednávající o alpské hranici lesa v Krkonoších. Tito autoři zmapovali polohu hranice lesa na základě přesně stanovených kritérií (zápoj, výška stromu, nejmenší plocha započítaná do lesního prostředí), což byl významný posun oproti tehdejším přístupům ke studiu problematiky hranice lesa. V práci rozlišují celkem šest synmorfologických typů hranice lesa a základní faktory ovlivňující průběh hranice lesa v Krkonoších. Metodiku mapování hranice lesa dále uvedení autoři přibližují v další práci (Jeník & Lokvenc 1965). V Hrubém Jeseníku se speciálně problematice hranice lesa věnovala Alblová (1970, 1984²), která zmapovala průběh hranice lesa a posuzovala morfologické a růstové charakteristiky smrku na horní hranici lesa.

Jeník (1972, 1973) uvádí, že hranice lesa v Hrubém Jeseníku je specifická z důvodu přirozené absence kleče. Dále nabízí hypotézu, že ve vrcholových a hřebenových polohách nižších hor typu Hrubého Jeseníku dochází vlivem expozice vůči extrémním klimatickým činitelům k dlouhodobé stabilizaci hranice lesa, která nepodléhá snadno změnám makroklimatu a je méně citlivá i k lidským zásahům. Podobný závěr učinili i Huettemann a Bortenschlager (1987) na základě pyloanalytických výzkumů na Pančavském rašeliništi v Krkonoších.

Zatímco Jeník a Lokvenc (1962) či Alblová (1970) a mnohem později Jeník a Hampel (1992) předpokládají pouze v průměru nízké snížení polohy hranice lesa člověkem (v Krkonoších cca 26 m, v Hrubém Jeseníku prakticky nulové), tak lesničtí odborníci se zase přiklánějí k tomu, že snížení polohy hranice lesa vlivem lidské činnosti je značné (Nožička 1957, Hošek 1972, Hošek 1973, Horák 1977). Tehdejší přírodovědecké poznatky i předpoklady o možném vývoji alpského bezlesí v Hrubém Jeseníku shrnuje Bureš (1976). Další zmapování polohy hranice lesa v Hrubém Jeseníku provedl Plesník (1972), který nadto přichází s hypotézou, že vyšší poloha hranice lesa na západních svazích je zde způsobena četnějším spadem semen smrku v důsledku převládajícího západního větrného proudění. Jak v Krkonoších (Štursa et al. 1973), tak v Hrubém Jeseníku (Cudlín et al. 1973) byly

² 1984 již jako Deylová-Skočdopolová

zpracovány studie zabývající se prostorovým rozložením sněhové pokrývky na a nad hranicí lesa. Růstem semenáčů smrku v různých nadmořských výškách v Krkonoších, včetně území zhruba v úrovni hranice lesa se zabýval Lokvenc (1975). Tento autor zároveň publikoval údaje o historickém vývoji alpského bezlesí Krkonoš v souvislosti s budním a lesnickým hospodařením (Lokvenc 1958, 1995). Vacek (1981, 1983, 1990) se pak zabýval morfologickou proměnlivostí smrku pod i nad hranicí lesa v Krkonoších a porostní dynamikou plochy těsně pod hranicí lesa v Labském dole.

V r. 1995 formulují Soukupová a kolektiv (Soukupová et al. 1995) pro Krkonoše zásadní koncept arko-alpské tundry. Z novějších prací se vlivem sněhových lavin na polohu hranice lesa zabývali Kociánová a Spusta (2000), změnami polohy hranice lesa v důsledku imisní kalamity na polské straně Krkonoš pak Zientarski (1995) a stavem lesních ekosystémů Krkonoš celkově Schwarz (1997). Erozními procesy v ekotonu hranice lesa se zabíral Parzóch a Migoň (2004).

Rozsáhlou studii věnovanou ekologickým a historickým otázkám alpského bezlesí v Hrubém Jeseníku, včetně řady dokladů o jeho původnosti uveřejnili Jeník a Hampel (1992). Nověji se pak růstovou dynamikou klonálních smrkových skupinek nad hranicí lesa v Hrubém Jeseníku zabýval Maděra (2004). V rámci NPR Praděd vymezil různé stupně zapojenosti lesa či stromových porostů Král (2004).

K poloze a druhovému složení hranice lesa v minulosti se vyjadřovali palynologové. Firbas (1952) shrnující názory své a kolegů uvádí, že poloha hranice lesa v klimatickém optimu musela ležet o 300-400 m výše než dnes. Huettemann a Bortenschlager (1987) předpokládají, že kolem 7600 BP musela v Krkonoších hranice lesa probíhat pod Pančavským rašeliništěm. Nověji se k poloze hranice lesa vyjádřila Svobodová (2002). V Hrubém Jeseníku formuloval podobné názory jako Firbas v Krkonoších Salaschek (1937). Nověji se pak mj. i polohou hranice lesa zabývají Rybníček a Rybníčková (2004), kteří se dokonce pokusili její polohu rekonstruovat.

Fyzickogeografické poměry studovaného území jako faktory ovlivňující polohu alpské hranice lesa

Geologická stavba a vývoj

Krkonoše a Králický Sněžník náleží do západosudetské (lužické) oblasti, Hrubý Jeseník pak do moravskoslezské oblasti Českého masívu (Chlupáč et al. 2002). Nejvyšší (zájmové) polohy těchto pohoří jsou budovány buď granitoidy nebo metamorfovanými horninami

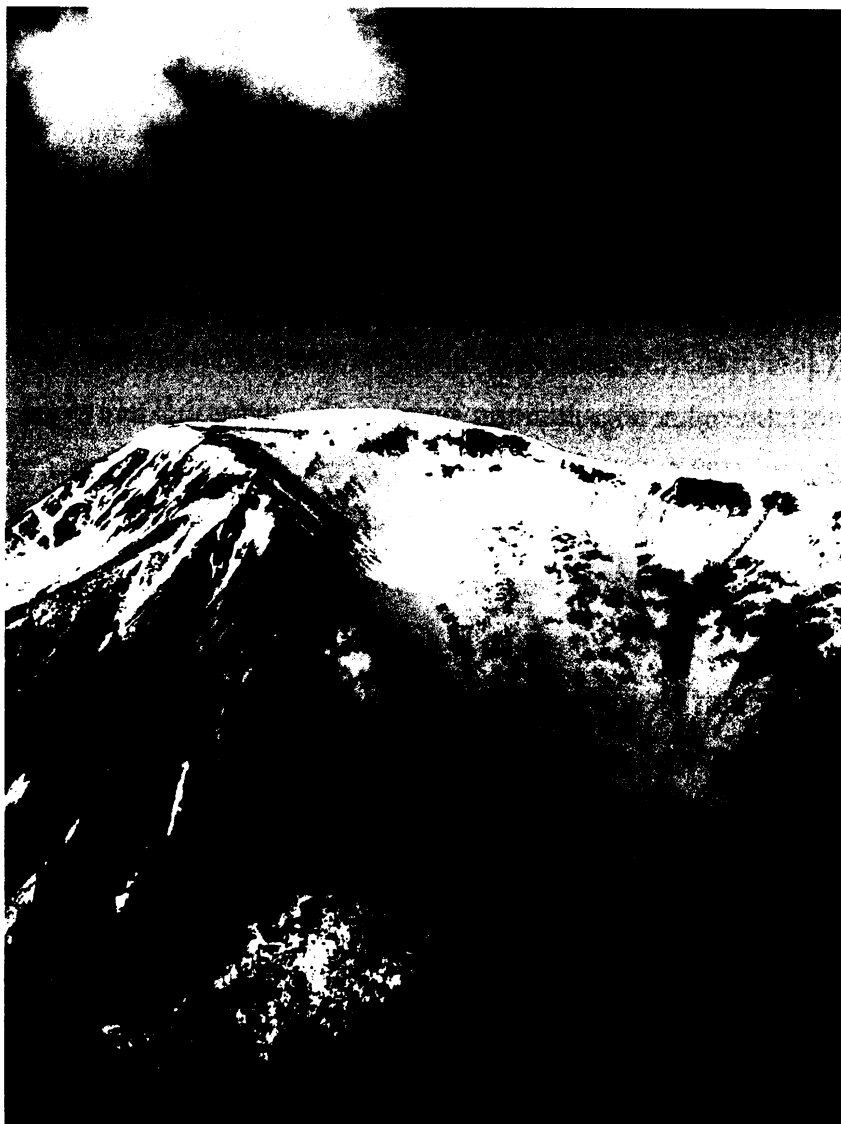
paleozoického až proterozoického stáří (Chlupáč et al. 2002). Z hlediska možných vlivů na ekoton hranice lesa se v první řadě uplatňuje litologie, která se zprostředkovaně projevuje v edafických či reliéfových poměrech ovlivňujících vlastní průběh hranice lesa. Významné elevace, které ovlivňují průběh hranice lesa jsou budovány ve Vysokých Sudetech často kvarcity (Luční a Studniční hora, Břidličná hora). Kamenná moře zabraňující vzestupu lesa jsou zase často tvořena granity (západní Krkonoše) nebo kvarcitem (východní Krkonoše, oblast Břidličné hory v Hrubém Jeseníku). Kontaktní dvůr metamorfovaných hornin (Chaloupský 1989) dal v Krkonoších vzniknout strukturním svahům (Kozí hřbety), které svým sklonem zprostředkovaně ovlivňují průběh hranice lesa.

Asi tím nejpodstatnějším faktorem zprostředkovaně ovlivňujícím umístění alpského bezlesí byly tektonické pohyby a utváření nebo obnovení zlomových poruch v křídě a kenozoiku. Ty jednak způsobily vlastní výzdvih hrástí studovaných oblastí v období saxonské fáze alpské orogeneze a jednak spoluurčily průběh údolní sítě (Kunský 1967).

V Krkonoších jsou převažujícími směry zlomů V - Z, S - J a SZ - JV a SV - JZ (Chaloupský 1989), v Hrubém Jeseníku SZ - JV a SV - JZ a Králickém Sněžníku pak S - J a Z - V (Mísař 1965). Tektonicky podmíněné směry údolí pak ovlivnili směry přízemního větrného proudění (Jeník 1961) a díky tomu i řadu reliéfových procesů a vlastní průběh hranice lesa.

Reliéf

Důsledkem prvotního zarovnání (mezozoikum) a následného výzdvihu a odnosu sedimentů (terciér, Kunský 1967) je charakteristický reliéf studovaných pohoří tvořený vysoko vyzdviženými zbytky zarovnaných povrchů. Ty ovlivňují polohu hranice lesa v tom smyslu, že pokud se ta dostane na úroveň zarovnaných povrchů, tak existuje již jen malý gradient, který musí les „překonat“, tak aby mohl obsadit celou vrcholovou oblast. Na druhou stranu plošně rozsáhlé vrcholové oblasti představují i plošně velké území s relativně nepříznivými mikroklimatickými podmínkami. Dalším specifikem, které se v Sudetských pohořích projevuje na poloze hranice lesa je přemodelování údolních uzávěrů glaciálními (Chmal & Traczyk 1999, Engel 2003, Prosová 1973) nebo nivačními (Šebesta & Tremel 1976, Prosová 1973, Vítek 1995) procesy (Obr. 8).



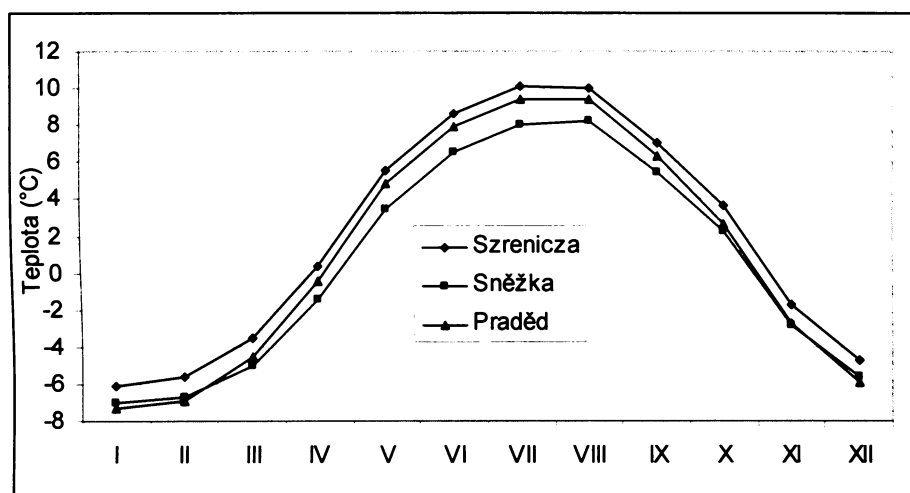
Obr. 8: Kar Úpské jámy, vlivem lavinové činnosti je zde hranice lesa snížena až na dno Obřího dolu.

Půdy

Ve studovaných územích se nachází půdy ovlivněné jednak charakterem zpravidla kyselých půdotvorných substrátů, nízkými teplotami a vysokými srážkovými úhrny. Převážně se jedná o různé druhy podzolů (Vavříček 2004, Vacek 2007). Lokálně se vyskytují také litosoly, rankery a organosoly. Půda může být limitujícím faktorem pokud se jedná například o půdní typ litosolu nebo organosolu, tzn. že půda neobsahuje dostatek jemnozeme nebo jde o rašelinu s velmi špatným provzdušněním a dostupností živin. Příklady takových omezení polohy hranice lesa můžeme najít např. v oblasti Lubochu (Z Krkonoše – rašeliniště) či v místech výskytu kamenných moří. Půdy limitují hranici lesa i v tom smyslu, že na kyselých půdotvorných substrátech mají všeobecně nižší schopnost pufrovat okyselování ze srážek, což vede ke zhoršené dostupnosti živin (Kopáček & Veselý 2005). V současné době však minimálně v Krkonoších již tento stres pominul (Vacek 2007).

Klimatické charakteristiky

Průměrné roční teploty se ve vrcholových oblastech Vysokých Sudet pohybují v rozmezí 0,4 °C (Sněžka) až 1,9 °C (Szrenicza) (1961-1990, Obr. 9). Pro polohu hranice lesa jsou významnější teploty ve vegetačním období (Körner 1999). Ty se pohybují v rozmezí 6,3 °C (Sněžka) – 8,2 °C³ (Szrenicza). To umožňuje reálně předpokládat, že ve Vysokých Sudetech je prostor pro teplotně podmíněné alpinské bezlesí (Körner & Paulsen 2004). Sumy efektivních teplot v posledním století rostou, což se projevuje prodloužením vegetačního období až o 9 dní během 20. století (Dubicka & Glowicki 2000). Srážkové úhrny jsou ve Vysokých Sudetech dostatečně vysoké, takže nelze předpokládat, že by zde bylo bezlesí limitováno nedostatkem vláhy. Maxima jsou dosahována v letních měsících (zhruba 150 mm za měsíc), celkové úhrny dosahují hodnot kolem 1400 mm (Coufal et al. 1992 – Labská bouda, Praděd; Szrenicza). Velikost měřených srážkových úhrnů je orograficky deformovaná, skutečné srážky budou zřejmě vyšší (Kwiatkovski 1982). Častý je výskyt horizontálních srážek (Blaš & Sobik 2000, Migala et al. 2002), a to zejména v nejzápadněji položeném studovaném území, tzn. v Krkonoších.



Obr. 9: Průměrné měsíční teploty na jednotlivých stanicích v alpinském bezlesí, období 1961-1990. Zdroj dat – Sněžka - Glowicki (1997), Praděd - Květoň (2001), Szrenicza – Univerzita Wroclaw.

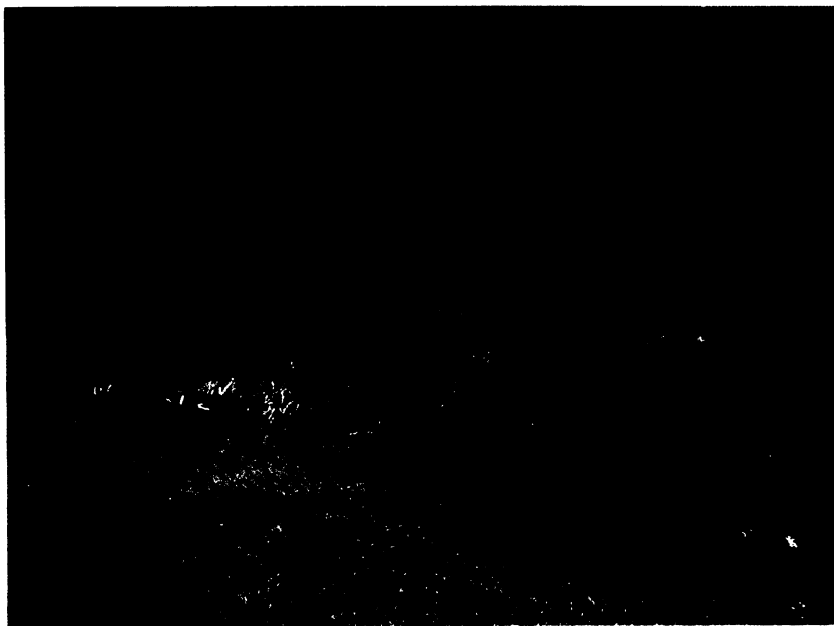
Z hlediska polohy hranice lesa jsou významné orograficky usměrněné větry (Jeník 1961), které způsobují pokles hranice lesa v závětrných prostorech, kde se hromadí velká množství sněhu. V těchto místech je pak také nejintenzivnější lavinová činnost (Spusta & Kociánová 1998). Délka období se sněhovou pokrývkou je v důsledku nerovnoměrné distribuce sněhu dosti rozdílná dle lokálních podmínek, v průměru se však pohybuje kolem 160-180 dnů (Coufal et al. 1992, stanice Labská bouda a Praděd). Sníh se ve větší míře v důsledku poklesu unášecí síly větru hromadí právě v ekotonu hranice lesa (Štursa et al. 1973).

³ zjednodušeno na průměrnou teplotu vzduchu od května do září

Vegetace

Hlavní dřevinou formující ekoton hranice lesa je ve Vysokých Sudetech smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] Karst.). Přimíšen je i jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) a javor klen (*Acer pseudoplatanus*) – ty pak zejména v místech s vyššími akumulacemi sněhu (Jeník 1961, Jeník & Lokvenc 1962). Zřídka se na hranici lesa vyskytuje také bříza pyřitá (*Betula pubescens*), ve snížených polohách hranice lesa pak buk lesní (*Fagus sylvatica*) (Obr. 10), ve Velké kotlině v Hrubém Jeseníku se pak nachází i bříza karpatská (*Betula carpatica*) a vrba slezská (*Salix silesiaca*) (Jeník 1961). Významnou dřevinou nacházející se na přechodu lesa do bezlesí je borovice kleč (*Pinus mugo*), která místy společenstvům nad hranicí lesa dominuje (Štursa 1966). V Krkonoších se vyskytují autochtonní porosty, v Hrubém Jeseníku a na Králickém Sněžníku byla uměle vysazena (Hošek 1973, Rybníček & Rybníčková 2004). V Krkonoších je dosud spornou otázkou nakolik by byly porosty borovice kleče nad hranicí lesa zapojené, pokud by nedošlo k jejich ovlivnění lidskou činností (Wild 2006, Lokvenc 1995).

Travní společenstva, která se vyskytují v ekotonu hranice lesa ve Vysokých Sudetech lze převážně zařadit do svazů *Nardo-Caricion rigidae*, *Nardion*, *Vaccinion* a *Calamagrostion villosae* (Jeník 1961). V rámci konceptu arкто-alpínské tundry (Soukupová et al. 1995) přichází v Krkonoších do styku s ekotonem hranice lesa kryo-vegetační a niveo-glacigenní arкто-alpínská tundra. Travní společenstva jsou ve Vysokých Sudetech obecně velmi nepříznivá pro generativní zmlazování smrku (Šerá et al. 2002).



Obr. 10: Malá Kotlina je jedním z mála míst ve Vysokých Sudetech, kde se nachází na hranici lesa buk lesní.

Definice a způsob vymezení dílčích charakteristik ekotonu alpské hranice lesa

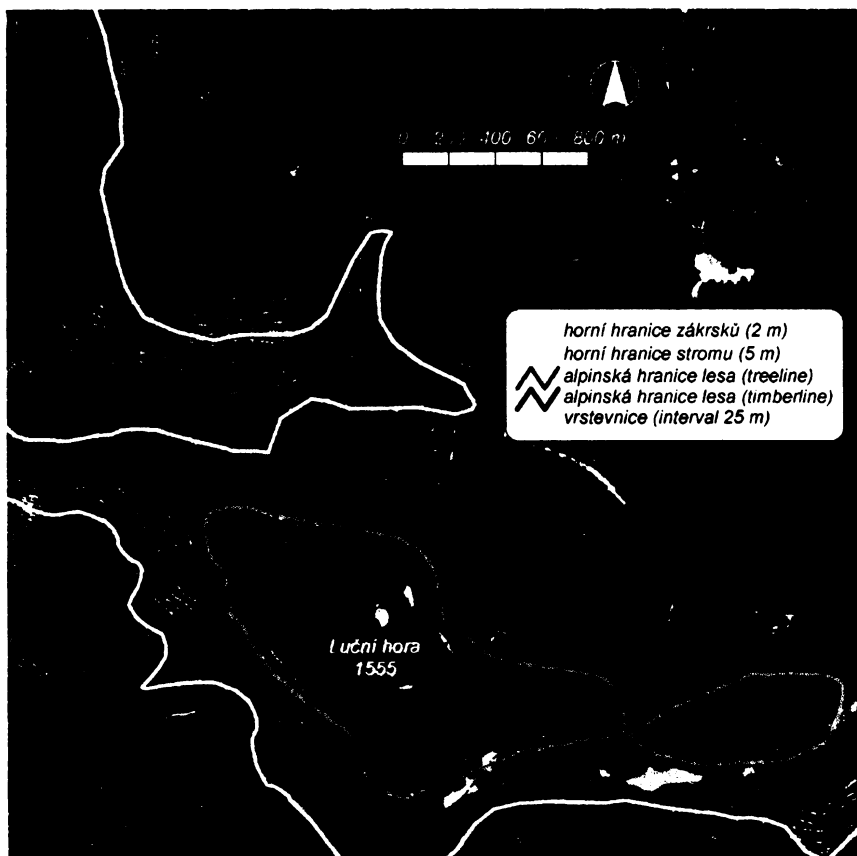
Alpská hranice lesa byla v práci chápána jako spojnice všech nejvýše ležících okrajů lesa. Za les byl považován jakýkoliv stromový porost, který dosahoval na ploše 1 ar minimálního zápoje 0,5 (sensu Jeník & Lokvenc 1962). Jako strom byla označena taková dřevina, která se vyznačuje vzpřímeným růstem a sahá nad úroveň sněhové pokrývky (Körner 1999; v podmínkách Krkonoš tedy min. 3 m). V praxi však prakticky vždy bylo při zápoji 0,5 splněno i kritérium minimální výšky 5m navržené Jeníkem a Lokvencem (1962). Takto vymezená hranice lesa odpovídá anglickému termínu „alpine timberline“.

Les, resp. stromové porosty byly vymezeny, pokud není dále v textu stanoveno jinak, řízenou klasifikací obrazu (metoda „Maximum likelihood“ s použitím trénovacích množin, PCI Geomatica 2003). Datovým podkladem byly v případě Krkonoš a Králického Sněžníku barevná panchromatická ortofota o velikosti pixelu 0,3 m, v případě Hrubého Jeseníku pak spektrozónální snímky o stejné velikosti pixelu. V místech, kde nebyla klasifikace úspěšná (špatné spektrální rozlišení, stíny apod.) byly stromové porosty vymezeny manuálně. Přes rastrovou vrstvu „stromů“ a „nestromů“ byla přeložena vektorová čtvercová síť o velikosti čtverce 10 x 10 m. Jako les byly následně klasifikovány takové čtverce, ve kterých plocha „stromů“ přesahovala 50%. Konečným výsledkem byla liniová vrstva spojující všechny nejvyšší čtverce s minimální požadovanou pokrývností stromů. Analýzy byly prováděny s využitím různých programů, ponejvíce pak ArcView 3.2 včetně extenze Image Analysis, ArcGIS-ArcInfo (ESRI 2004) a PCI Geomatica (PCI Geomatica 2003).

Další vymezenou linií byla alpské hranice lesa ve smyslu termínu „alpine treeline“. Ta je definována jako spojnice nejvyšších úseků hranice lesa v rámci dané svahové expozice (Brockmann-Jerosch 1919). Tato linie vznikla spojením nejvyšších výběžků alpské hranice lesa definované v předchozím odstavci. Z praktických důvodů bylo za stejnou expozici chápáno každých 5° směrové růžice.

Dalšími definovanými liniemi byly v terénu mapované nejvyšší pozice stromů o minimální výšce 5 m (odpovídá horní hranici stromu definované Jeníkem a Lokvencem /1962/) a 2 m (odpovídá minimální výšce stromu jak ji má zvolenou např. Kullman /1983 a následující jeho práce/). Tyto linie byly vymezovány proto, že umožnily lépe interpretovat environmentální gradient všeobecně se zhoršujících podmínek pro růst stromů se zvětšující se nadmořskou výškou. Výška stromů byla určována měrnou latí. Vztah popisovaných linií je uveden na Obr. 11.

Poslední charakteristikou, která sloužila k interpretaci toho, zda daný úsek hranice lesa je či není teplotně limitován a nakolik je jeho poloha ovlivněna disturbancemi, edafickými omezeními nebo antropogenními vlivy, je výška stromů na alpinské hranici lesa. Ta byla zjišťována přímými měřeními v terénu pomocí sklonoměru/výškoměru SYLVA ClinoMaster. Předem byly na stanovené linii hranice lesa zvoleny body vzdálené od sebe 200 m, které tuto linii rozdělily. Na daných úsecích byla vždy stanovena na linii hranice lesa výška tří nejvyšších stromů, ze kterých byla určena průměrná hodnota, která byla úseku přiřazena. Body ohraničující hranice lesa a vymežující linii hranice lesa byly nahrány do GPS (Garmin GPSMap 76S), tak aby bylo možné se v terénu přímo pohybovat po hranici lesa vymezené z leteckých snímků.



Obr. 11: Vymežované linie charakterizující ekoton alpinské hranice lesa.

Citovaná literatura

Aas, B. & Farlund, T. 1996: The present and the holocene birch belt in Norway.

Paläeoklimaforschung, 20: 18-24.

Alblová, B. 1970: Die Wald- und Baumgrenze im Gebirge Hrubý Jeseník (Hohes Gesenke),

Tschechoslowakei. *Folia geobotanica et phytotaxonomica*, 4(4): 345-455.

- Armand, A.D. 1992: Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interaction. In: Hansen, A.J. & Di Castri, F.: Landscape boundaries, consequences for biotic diversity and ecological flows. *Ecological Studies*, 92, Springer, s. 360-378.
- Aulitzky, H., 1961: Lufttemperatur und Luftfeuchtigkeit. *Mitteilung der Forstlichen Bundesversuchsanstalt Mariabrunn*, 59:105-125.
- Aulitzky, H., 1967: Lage des Ausmass der "warmen Hangzone" in einen Quertal der Innenalp. *Annales Meteorologicae*, 3: 159-165.
- Autio, J. & Hicks, S. 2004: Annual variations in pollen deposition and meteorological conditions on the fell Aakenustunturi in northern Finland: potential for using fossil pollen as a climate proxy. *Grana*, 43: 31-47.
- 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*, 183: 15-36.
- Barry, R.G. 1992: Mountain weather and climate. New York: Methuen Co. 313 s.
- Beug, H.J., Henrion, I. & Schmüsser, A. 1999: Landschaftsgeschichte im Hochharz. Clausthal-Zellerfeld: Papierflieger Verlag. 454 s.
- Blaš, M. & Sobik, M. 2000: Mgla w Karkonoszach I wybranych masywach górskich Europy. *Opera Corcontica*, 37: 35-46.
- Brockmann-Jerosch, H. 1919: Baumgrenze und Klimacharakter. Beiträge zur geobotanischen Landesaufnahme, 6. Zürich: Rascher.
- Bureš, L. 1976: Byly nebo budou hřebeny Jeseníků zalesněny? *Živa*, 24(62): 202-204.
- Carbiener, R. (ed.), 1963: Le Hohneck. Strasbourg: Ass.philomatique d'Alsace et Lorraine.
- Coufal, L., Langová, P. & Míková, T., 1992: Meteorologická data na území ČR za období 1961-90. Praha: ČHMÚ. 160 s.
- Cudlín, P. et al. 1973: Sněhová pokrývka závěru Kotliny Volského potoka v Hrubém Jeseníku (zima 1972/73). *Campanula*, 4: 225-229.
- Deylová-Skočdoplová, B. 1984: Horní hranice lesa v Hrubém Jeseníku. *Campanula*, 6: 5-13.
- Dubicka, M. & Glowicki, B. 2000: Ekoklimat Karkonoszy w przekroju wieloletnim w swietle wskaznikow kompleksowych. *Opera Corcontica*, 37: 55-61 p.
- Dullinger, S., Dirnböck, T., Köck, R., Hochbichler, E., Englisch, T., Sauberer, N. & Grabherr, G., 2005: Interactions among tree-line conifers: differential effects of pine on spruce and larch. *Journal of Ecology*, 93: 948-957.
- Ellenberg, H. 1963: Vegetationgeschichte Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, ekologischer und historischer Sicht. Stuttgart: Ulmer. 360 s.

- Engel, Z. 2003: Vývoj pleistocénního zalednění české části Krkonoš. Doktorská dizertační práce, Katedra fyzické geografie a geoekologie Pff UK, Praha. 168 s.
- Eronen, M. 1979: The retreat of pine forest in Finnish Lapland since Holocene climatic optimum: a general discussion with radiocarbon evidence from subfossil pines. *Fennia*, 157(2): 93-114.
- ESRI, 2004: ArcGIS. Environmental Systems Research Institute, Inc. Redlands.
- Firbas, F. 1952: Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen II. Jena: Verlag von Gustav Fischer. 282 p.
- Frenzel, B. (ed.) 1993: Oscillations of the Alpine and Polar Tree Limits in the Holocene. *Paläoklimaforschung*, 9, 230 s.
- Friedmann, A. 2000: Die Spät- und Postglaziale Landschafts- und Vegetationsgeschichte des Südlichen Oberrheintieflands und Schwarzwalds. *Freiburger Geographische Hefte*, 62, Freiburg: Alberts-Ludwigs-Universität Freiburg. 222 s.
- Glowicki, B., 1997: Wieloletnia seria pomiarow temperatury powietrza na Sniezce. In: Sarosiek, J. & Štursa, J.(ed.): Geoekologiczne problemy Karkonoszy, Tom 1. Poznań: Acarus. s. 117-124.
- Grace, J., 1989: Tree lines. *Philosophical Transactions of the Royal Society, London Ser. B*, 324: 233 – 245.
- Graumlich, L., Waggoner, L.A. & Bunn, A. G., 2005: Detecting global change at alpine treeline: coupling paleoecology with contemporary studies. In: Huber, U.M., Bugmann, H.K.M. & Reasoner, M.A.: Global change and mountain regions. An overview of current knowledge. Dordrecht: Springer. s.501-508.
- Haas, J.N., Richoz, I., Tinner, W. & Wick, L. 1998: Synchronous holocene climatic oscillations recorded on the Swiss plateau and at timberline in the Alps. *The Holocene*, 8(3), 301-309.
- Heikinen, O., M., Tuovinen, M. & Autio, J. 2002: What determines the timberline? *Fennia*, 180 (1-2): 67-74.
- Hieri, O., Lotter, A.F., Hausmann, S. & Kienast, F. 2003: A chironomid-based Holocene summer air temperature reconstruction from the Swiss Alps. *The Holocene*, 13(4): 477-484.
- Hieri, C., Bugmann, H., Tinner, W., Hieri, O. & Lischke, H., 2006: A model-based reconstruction of Holocene treeline dynamics in the Central Swiss Alps. *Journal of Ecology*, 94: 206-216.

- Hoch, G., Popp, M. & Körner, Ch. 2002: Altitudinal increase of mobile carbon pools in *Pinus cembra* suggests sink limitation of growth at the Swiss treeline. *Oikos*, 98: 361-374.
- Holtmeier, F-K., 1974: Geoökologische Beobachtungen und Studien an den subarktischen und alpinen Waldgrenzen in vergleichender Sicht (nördlichen Fennoskandien/Zentralalpen). *Erdwissenschaftliche Forschung* 8, Wiesbaden, 75 s.
- Holtmeier, F.K., 2003: Mountain Timberlines. Ecology, Patchiness and Dynamics. Dodrecht: Kluwer. 370 s.
- Holtmeier, F-K. & Broll, G., 2005: Sensivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography*, 14: 395-410.
- Holzhauser, H., Magny, M. & Zumbühl, H.J. 2005: Glacier and lake-level variations in west-central Europe over the last 3500 years. *The Holocene*. 15(6): 789-801.
- Horák, J. 1977: K problematice sudetských holí. In: Štursa J. (ed.): Člověk a horská příroda ve 20. století, 2, Vrchlabí: Správa KRNAP. s.114–121
- Hošek, E. 1972: Dosavadní vývoj horní hranice lesa v Jeseníkách. *Ochrana přírody*, 27: 110-113.
- Hošek, E., 1973: Vývoj dosavadního hospodaření v nejvyšších polohách Jeseníků a jeho vliv na horní hranici lesa. *Campanula*, 4: 69-81.
- Huettemann, H. & Bortenschlager, S. 1987: Beitrage zur Vegetationsgeschichte Tirols VI: Riesengebirge, Hohe Tatra – Zillertal, Kühtai. *Berichte des Naturwissenschaftlich-Medizinischen Vereins in Innsbruck*, 74: 81 – 112.
- Hustich, I. 1966: On the forest tundra and northern tree-lines. *Reports from the Kevo Subarctic Research Station*, 3: 1-47.
- Chaloupský, J. 1989: Geologie Krkonoš a Jizerských Hor. Praha: ÚÚG. 212 s.
- Chlupáč, I., Brzobohatý, R., Kovanda, J. & Stráník, J. (2002): Geologická minulost České republiky. Praha: Academia. 436 s.
- Chmal, H. & Traczyk, A. 1999: Die Vergletscherung des Riesengebirges. *Zeitschrift für Geomorphologie N. F., Suppl.-Bd.*, 113: 11-17.
- Jahn, A. 1989: The soil creep on slopes in different altitudinal and ecological zones of Sudetes mountains. *Geografiska Annaler, Ser. A*, 71A(3-4): 161-170.
- 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.

- Janda, M. 2006: Horní hranice lesa v pohořích světa - vazba jejích nejvyšších poloh na teplotní ukazatele. Bakalářská práce. Katedra fyzické geografie a geoekologie PřF UK, Praha. 56 s.
- Jankovská, V. 1998: Pozdní glaciál a časný holocén podtatranských kotlin – obdoba sibiřské boreální a subboreální zóny? In: Benčaťová B. & Hrivnák R. (eds.): Rastliny a člověk. Zvolen: Techn. Univ. s. 89-95.
- Jeník, J. 1959: Kurzgefasste Übersicht der anemo-orographischen Systeme. *Preslia*, 30: 337-357.
- Jeník, J., 1961: Alpinská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. Praha: Academia. 407 s.
- Jeník J. 1972: Výšková stupňovitost Hrubého Jeseníku: otázka alpského stupně. *Campanula*, 3: 45-52.
- Jeník J. 1973: Alpinské ekosystémy a hranice lesa v Hrubém Jeseníku z hlediska Ochrany přírody. *Campanula*, 4: 35-42.
- Jeník, J. 2004: Biogeografická identita Hrubého Jeseníku. *Campanula* – Sborník referátů k 35. výročí založení CHKO Jeseníky. Správa CHKO Jeseníky. s. 4-8.
- Jeník J. & Lokvenc, T., 1962: Die alpine Waldgrenze im Krkonoše Gebirge. *Rozpravy Československé Akademie věd, Praha, ser. Math. - natur.*, 72 (1): 1-65.
- Jeník J. & Lokvenc, T., 1965: Stanovení a mapování alpské hranice lesa. *Lesnický časopis*, 11: 581-594.
- Jeník, J. & Hampel, R., 1992: Die waldfreien Kammlagen des Altvatergebirges (Geschichte und Ökologie). Stuttgart: MSSGV. 104 s.
- Jobbágy, E. G. & Jackson, R. B. 2000: Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres. *Global Ecology and Biogeography*, 9(3): 253-268.
- Kociánová, M. & Spusta, V. (2000): Vliv lavinové aktivity na horní hranici lesa. *Opera Corcontica*, 37: 473-480.
- Kopáček, J. & Veselý, J., 2005: Sulfur and nitrogen emissions in the Czech Republic and Slovakia from 1850 till 2000. *Atmospheric Environment*, 39: 2179-2188.
- Koperowa, W. 1962: The history of the Late Glacial and Holocene vegetation in Nowy Targ Basin. *Acta Palaeobotanica*, 2: 3-57.
- Körner, Ch., 1999: Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. New York: Springer. 290 s.
- Körner, Ch. & Paulsen, J., 2004: A world wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography*, 31: 713-732.

- Körner, Ch. & Hoch, G., 2006: A test of treeline theory on a montane permafrost island. *Arctic, Alpine and Antarctic Research*, 38: 113-119.
- Kotarba, A. & Baumgart-Kotarba, M. 1993: Holocene debris-flow activity in the High Tatra Mountains, Poland. In: Frenzel, B. (ed.): Rapid mass movement as a source of climatic evidence for the Holocene, Heidelberg: Gustav Fischer Verlag. s. 147-158.
- Král, K. 2004: Diferenciace současného stavu vegetace prostředky dálkového průzkumu Země. In: Buček, A. et al.: Hodnocení stavu a dynamiky vývoje geobiocenóz v Národní přírodní rezervaci Praděd. *Geobiocenologické spisy*, 10: 31-45.
- Krippel, E. 1963: Postglaciální vývoj lesov v Tatranskom národnom parku. *Biologické práce* 9(5). Bratislava: Vydavateľstvo SAV. 33 s.
- Kullman, L. 1983: Short-term population trends of isolated tree-limit stands of *Pinus sylvestris* L. in central Sweden. *Arctic and Alpine Research*, 15(3): 369-382.
- Kullman, L. 1998: Tree-limits and montane forests in the Swedish Scandes: sensitive biomonitors of climate change and variability. *Ambio*, 27: 312-321.
- Kullman, L. 1990: Dynamics of altitudinal tre-limits in Sweden. *Norsk Geografisk Tidsskrift*, 44:103-116.
- Kullman, L., 2007: Tree line population monitoring of *Pinus sylvestris* in the Swedish Scandes, 1973-2005: implications for tree line theory and climate change ecology. *Journal of Ecology*, 95: 41-52.
- Kullmann, L. & Kjällgren, L. 2000: A coherent postglacial tree-limit chronology (*Pinus sylvestris* L.) for the swedish Scandes: Aspect of paleoclimate and „recent warming“ based on megafossil evidence. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 32:419-428.
- Kunský, J. 1967: Fyzický zeměpis Československa. Praha: SPN. 537 s.
- Květoň, V. 2001: Normály teploty vzduchu na území České republiky v období 1961- 1990 a vybrané teplotní charakteristiky období 1961-2000. NKP 30. ČHMÚ. 197 s.
- Kwiatkowski, J. 1982: Skutečné srážky v Krkonoších. *Opera Corcontica*, 19: 45-64.
- Kwiatkowski, P. 2004: Arnico-Callunetum, Calluno-Ulicetea, wrzosowiska, Sudety zachodnie, syntaxonomia. *Opera Corcontica*, 41: 236-242.
- Lokvenc, T. 1958: Horní hranice lesa v Krkonoších. Trutnovsko, s. 8-10.
- Lokvenc, T. 1975: Vliv nadmořské výšky na růst smrku (*Picea excelsa* LINK) v juvenilním stádiu. *Opera Corcontica*, 12: 91-108.
- Lokvenc, T. 1995: Analýza antropogenně podmíněných změn porostů dřevin klečového stupně v Krkonoších. *Opera Corcontica*, 32: 99-114.

- Löve, D. 1970: Subarctic and subalpine: where and what? *Arctic and Alpine Research*, 2(1): 63-73.
- Maděra, P., 2004: Růst a populační strategie smrku na horní hranici lesa, NPR Praděd, lokalita Větrná louka. *Geobiocenologické spisy*, 10: 51-70.
- Malanson, G.P., Xian, N. & Alftine, K.J. 2001: A simulation test of resource-averaging hypothesis of ecotone formation. *Journal of Vegetation Science*, 12:743-748.
- Malanson, G.P., Butler, D.R., Cairns, D.M., Welsh, T.E. & Resler, L.M. (2002): Variability in an edaphic indicator in alpine tundra. *Catena*, 49: 203-215.
- Migala, K., Liebersbach, J. & Sobik, M., 2002: Rime in the Giant Mts. (The Sudetes, Poland). *Atmospheric Research*, 64: 63-73.
- Mísař, Z. 1965: Regionální geologie ČSSR: geologie Českého masívu. I-IV. Praha: SPN.
- Nožička, J. 1957: Snahy o zalesnění hřebenů Hrubého Jeseníku. *Ochrana Přírody*, 2: 57-59.
- Obidowicz, A. (1993). Fluctuation of the forest limit in the Tatra Mts. during the last 12 000 years. *Dokumenty Geograficzne*, 4-5: 31-43.
- Parzóch, K. & Migoň, P. 2004: Morphodynamics of alpine timberline ecotone in the Krkonoše Mts. In: Engel, Z., Křížek, M., Vilímek, V.: Geomorfologický sborník 3. Česká asociace geomorfologů, Praha, s. 58-60.
- Patzelt, G. 1977: Der Zeitliche Ablauf und das Ausmass Postglacialer Klimachwankungen in den Alpen. In: Frenzel, B. (ed): Dendrochronologie und Postglaciale Klimaschwankungen in Europa. *Erdwissenschaftliche Forschung*, 13: 249-259.
- Paulsen, J. & Körner, Ch., 2001: GIS-analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggest no exposure effect. *Journal of Vegetation Science*, 12: 817-824.
- PCI Geomatica, 2003. Geomatica Version 9.0. PCI Geomatics, Ontario.
- Pisek, A. & Winkler, E. 1958: Assimilationsvermögen und Respiration der Fichte (*Picea excelsa* Link) in verschiedene Höhenlage und der Zirbe (*Pinus cembra* L.) an der alpinen Waldgrenze. *Planta*, 53: 532-550.
- Plesník, P. 1971: Horná hranica lesa vo Vysokých a v Belanských Tatrách. Bratislava: Nakl. SAV. 475 s.
- Plesník, P. 1972: Horná hranica lesa v Hrubém Jeseníku. *Studia geographica*, 29: 33-85.
- Prosová, M. 1973: Zalednění Hrubého Jeseníku. *Campanula*, 4: 115-123.
- Rocheport, R.M., Little, R.L., Woodward, A. & Peterson, D.L. 1994: Changes in sub-alpine tre distribution in Western North America: A review of climatic and other causal factors. *The Holocene*, 4: 89-100.

- Rybníček, K. & Rybníčková, E. 2004: Pollen analyses of sediments from the summits of the Praděd range in the Hrubý Jeseník Mts. (Eastern Sudetes). *Preslia*, 76(4): 331 – 348.
- Rybníčková, E. & Rybníček, K. (1993): Late Quarternary forest line oscillations in the West Carpathians. On: Frenzel, B. (ed): Oscillations of the Alpine and Polar Tree Limits in the Holocene. *Paläoklimaforschung*, 9: 188-194.
- Salaschek, H. 1937: Paläoflorische Untersuchungen mährisch-schlesischer Moore. *Beih.Bot. Zbl.*, 54: 1–58.
- Sander, C., Eckstein, D., Kyncl, J. and Dobrý, J., 1995: The growth of spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) in the Krkonoše-(Giant) Mountains as indicated by ring width and wood density. *Annals of Forest Science*, 52: 401-410.
- Schickhoff, U. 2005: The upper timberline in the Himalayas, Hindu Kush and Karakorum: a review of geographical and ecological aspects. In: Broll, G. & Keplin, B. (ed.): Mountain ecosystems: Studies in treeline ecology. Berlin : Springer. s. 275-354.
- Schiechtel, H.M. 1967: Die Physiognomie der potentiellen natürlichen Waldgrenze und Folgerungen für die Praxis der Aufforstung in der subalpine Stufe. *Mitteilungen der forstlichen Bundes-Versuchsanstalt Wien*, 75: 5-55.
- Schwartz, D., Thimon, M., Goepp, S., Schmitt, Ch., Casner, J., Rosique, T., Wuscher, P., Alexandre, A., Dambrine, E., Martin, Ch. & Guillet, B. 2005: Premières datations directes de défrichements protohistoriques sur les chaumes secondaires des Vosges (Rossberg, Haut-Rhin). Approche pédoanthracologique. *Comptes Rendus Geoscience*, 337: 1250-1256.
- Schwarz, O. 1997: Rekonstrukce lesních ekosystémů Krkonoš. Vrchlabí: Správa KRNAP. 174 s.
- Slatyer, R.O. & Ferrar, P.J. 1977: Altitudinal variation in the photosynthetic characteristics of snow gum, *Eucalyptus pauciflora*. Rate of acclimation to an altered growth environment. *Australian Journal of Plant Physiology*, 4: 595-609.
- Slatyer, R.O. and Noble, I.R., 1992: Dynamics of montane treelines. In: Hansen, A.J. and Di Castri, F. (eds.): Landscape boundaries, consequences for biotic diversity and ecological flows. *Ecological Studies*, 92. Berlin Heidelberg New York: Springer-Verlag. s. 327-345.
- Sokolowski, M. 1928: O górnej granici lasu v Tatrach. Krakow.
- Soukupová, L., Jeník, J., Sekyra, J., Kociánová, M. 1995: Arctic-alpine tundra in the Krkonoše, the Sudetes. *Opera Corcontica*, 32: 5 – 88.

- Spusta, V. & Kociánová, M. 1998: Lavinový katastr Krkonoš v období let 1961/62 – 1997/98. *Opera Corcontica*, 35: 3-205.
- Svoboda, P. 1934: O horní hranici lesa. *Československý les*, 14.
- Svobodová, H. 2002: Preliminary Results of the Vegetation History in the Giant Mountains. *Opera Corcontica*, 39: 5-16.
- Šebesta, J. & Tremel, V.: Glacigenní a nivelační modelace údolí a údolních uzávěrů Krkonoš. *Opera Corcontica*, 13: 7-44.
- Šerá, B., Falta, V., Cudlín, P. & Chmelíková, E., 2000: Contribution to knowledge of natural growth and development of mountain Norway spruce seedlings. *Ekológia (Bratislava)*, 19: 420-434.
- Štursa, J., 1966: *Pinus mugo* subsp. *pumillo* (Haenke) Franco ve východních Krkonoších. *Opera Corcontica*, 3: 31-76.
- Štursa, J., Jeník, J., Kubíková, J., Rejmánek, M. & Sýkora, T., 1973: Sněhová pokrývka západních Krkonoš v abnormální zimě 1969/1970 a její ekologický význam. *Opera Corcontica*, 10: 111-146.
- Tinner, W. & Theurillat, J.P. 2003: Uppermost limit, extent, and fluctuations of the timberline and treeline ecotone in the swiss central Alps during the past 11 500 years. *Arctic, Antarctic and Alpine Research*, 35(2): 158-169.
- Tinner, W. & Kaltenrieder, P. 2005: Rapid responses of high-mountain vegetation to early Holocene environmental changes in the Swiss Alps. *Journal of Ecology*, 93(5): 936-947.
- Tranquillini, W. 1979: Physiological ecology of the alpine timberline. Tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps. *Ecological studies* 31. Berlin: Springer. 131 s.
- Troll, C. 1959: Der tropische Gebirge. Ihre dreidimensionale klimatische und pflanzengeographische Zonierung. *Bonner Geographische Abhandlungen* 25.
- Troll, C. 1961: Klima und Pflanzenkleid der Erde in dreidimensionaler Sicht. *Die Naturwissenschaften*, 48: 332-348.
- Troll, C., 1973: The upper timberlines in different climatic zones. *Arctic and Alpine Research*, 5(3): 3-18.
- Tyree, M.T. & Sperry, J.S. 1989: Vulnerability of xylem to cavitation and metabolism. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40: 19-38.
- Vacek, S. 1981: Věková struktura autochtonní horské smrčiny v Krkonoších. *Lesnictví*, 27(3): 213 - 228.

- Vacek, S. 1983: Morfologická proměnlivost autochtonních smrkových populací v Krkonoších. *Lesnictví*, 29(4): 265 - 284.
- Vacek, S. 1990: Analýza autochtonních smrkových populací na Strmé stráni v Krkonoších. *Opera Corcontica*, 27: 59 - 103.
- Vacek, S., Podrázský, S., Mikeska, J., Schwarz, O., Simon, J., Boček, M. & Minx, T. 2006: Lesy a ekosystémy nad horní hranicí lesa v národních parcích Krkonoš. Praha: Lesnická práce. 112 s.
- Vavříček, D. 2004: Půdně ekologická charakteristika prostředí pro smrk. *Geobiocenologické spisy*, 10:23-26.
- Vítek, J. 1995: Kryogenní tvary na Králickém Sněžníku. *Bulletin of the Czech Geological Survey*, 70(1): 49-55.
- Wardle, P. 1973: New Zeland timberlines. *Arctic and Alpine Research*, 5(3): 127-135.
- Wardle, P. 1974: Alpine timberlines. In: Ives, J., Barry, R.G. (eds.): Arctic and alpine environment. London:Oxford university press. s. 371-402.
- Wieser, G. 1997: Carbon dioxide gas exchange of cembran pine (*Pinus cembra*) at the alpine timberline during the winter. *Tree Physiology*, 17: 473-477.
- Wild, J. 2006: Krummholz and grassland in the summit plateaux of the Krkonoše Mountains: their interactions and long-term dynamics. Disertační práce. Ústav životního prostředí Přf UK. 120 s.
- Zientarski, J., 1995: Zmiana przbiegu gornej granicy lasu w Karkonoskim parku narodowym. *Roczniki Akademii Rolniczej w Poznaniu*, 201: 330-333.

Závěr

Alpínská hranice lesa se ve Vysokých Sudetech nachází ve třech pohořích, a to v Krkonoších s největší plochou bezlesí a dobře vyvinutou alpínskou oblastí (plocha 5465 ha, maximální výška alpínské hranice lesa 1370 m n.m.), dále na Králickém Sněžníku, což je malá, vrcholovým fenoménem ovlivněná enkláva (65 ha, 1340 m n.m.) a konečně v Hrubém Jeseníku s přibližně pětinou rozlohou alpínského bezlesí ve srovnání s Krkonošemi (1091 ha, 1430 m n.m.). Ve Vysokých Sudetech byly identifikovány následující lokality u nichž lze uvažovat o přítomnosti přirozeného bezlesí: vrcholová oblast Západních Krkonoš, vrcholová oblast Východních Krkonoš, vrchol Králického Sněžníku, Šerák, Keprník, Červená hora, Malý Děd, Praděd, Mravenečník a jižní část hlavního hřebene Hrubého Jeseníku v úseku Vysoká hole – Pecný.

Studovaná pohoří se z hlediska průběhu hranice lesa a utváření tohoto ekotonu liší. Linie hranice lesa je členitější v Krkonoších, což je způsobeno zejména tím, že zde hranice lesa probíhá níže pod vrcholovými plošinami ve srovnání s Hrubým Jeseníkem a Králickým Sněžníkem. Tím pádem je situována i na svazích s vyšším sklonem, kde jsou frekventovanější rychlé svahové procesy. Na české straně Krkonoš je zhruba 28 % délky hranice lesa ovlivněno lavinovými dráhami nebo kamennými moři, v Hrubém Jeseníku jde pouze o 8 % z celkové délky hranice lesa. Odlišné reliéfové a historické podmínky se ve studovaných pohořích projevují i v šířce přechodové zóny lesa do alpínského bezlesí. V Krkonoších převládá velmi široká přechodová zóna. Náhlé vyznění lesa je zde typické pouze pro hranici lesa na styku s kamennými moři či lavinovými drahami. Naproti tomu v Jeseníkách a na Králickém Sněžníku převládá relativně úzká přechodová zóna lesa do bezlesí. Nejužší ekoton je zde typický pro prokazatelné výsadby, včetně nejvýše položených, tzv. cenových výsadeb. Toto uspořádání přechodu lesa do bezlesí je vysvětleno zejména větším přímým antropogenním ovlivněním hranice lesa v Hrubém Jeseníku a na Králickém Sněžníku a zároveň i přirozenou absencí kleče. Ta díky svému kompetičnímu tlaku přispívá k rozšíření přechodové zóny, což je jev, který je již dříve uváděn Jeníkem (1973) nebo Holtmeierem (2003).

Významným faktorem ovlivňujícím průběh hranice lesa je ve Vysokých Sudetech situování hranice lesa pod okraji vrcholových zarovnaných povrchů. Na příkladu Východních Krkonoš bylo dokladováno zhoršení růstových charakteristik stromů, i jejich počtu, na konvexních okrajích vrcholových plošin. V případě, že se stromové porosty etablují na

vrcholové plošině, exponovaná konvexní okrajová místa zůstávají často bezlesá. O značně nepříznivých podmínkách v takových lokalitách svědčí i to, že na konvexních částech svahů byl ve zvýšené míře zaznamenán v posledních zhruba 30 - 40 letech pokles hranice lesa.

Vliv reliéfu se odráží i na poloze maximálních pozic hranice lesa. Těch je dosahováno na svazích, nevyznačujících se vysokou konvexností ani konkávností. Naopak určité snížení hranice lesa oproti její poloze na přilehlých svazích lze zaznamenat na dnech údolí či erozních zářezů. Významně se na průběhu a dynamice hranice lesa projevují murové dráhy. Na jižním svahu Luční hory byl na starých murových drahách zaznamenán vůbec nejrazantnější vzestup hranice lesa za období posledních 40 let. Ten byl podmíněn souběhem několika faktorů. Těmi jsou střední sklon svahu, který omezuje intenzitu aktuálně probíhajících svahových procesů (plazení sněhu, laviny, sesuvy), přítomnost plošně rozsáhlých odlučných zón mur s dostatkem zvětraliny (tj. substrátu pro uchycení stromu) a probíhající fluviaální eroze zabraňující plnému zapojení travních porostů, které prudce snižují pravděpodobnost uchycení semenáčů smrku.

Kromě toho, že je vlastní průběh ekotonu hranice lesa ovlivněn tvary reliéfu a výskytem rychlých svahových procesů, může naopak poloha hranice lesa alespoň částečně determinovat výskyt drobných erozních událostí jako jsou mělké sesuvy. Jejich celková plocha ve východních Krkonoších prudce roste nad hranicí lesa, přičemž nejvíce jich je právě v pásu boje. Kromě standardních faktorů přispívajících ke vzniku mělkých sesuvů, jako je sklon svahu, charakter zvětraliny, její mocnost a zvodnění, se zde navíc uplatňují jako spouštěcí mechanismus sesuvu také vývraty stromů. Největší význam má takový vznik sesuvů na nově otevřených lavinových drahách, kde není vyvinut stabilizovaný postupný přechod lesa do bezlesí.

Jak již bylo zmíněno, nejvyšší polohy hranice lesa se ve Vysokých Sudetech nachází na přímých svazích, zároveň jsou ale lokalizovány na svazích s výhodnou orientací ke slunečnímu záření. Na druhou stranu nadmořská výška hranice lesa celkově koreluje jen velmi slabě s potenciálním tepelným požitkem stanoviště, na kterém se hranice lesa nachází. Nejvyšší polohy hranice lesa jsou ve studovaném území ovlivněny také tím, že probíhají ve středních částech svahů, které nejsou v takové míře vystaveny nepříznivým podmínkám exponovaných vrcholů nebo údolních den. Výhodnost či nevýhodnost orientace svahu vůči slunečnímu záření se z hlediska teplotních podmínek vegetačního období týká pouze vytvářejících se nízkých, nezapojených porostů stromů. Jakmile se les či stromové skupiny na nově obsazených stanovištích etablují, rozdíly v teplotních poměrech se stírají. Zjištěné diference v půdních teplotách kořenové zóny jsou mezi svahy tzv. „výhodné“ či „nevýhodné“ expozice vůči slunečnímu záření zanedbatelné. U teplot vzduchu při vzrostných vrcholech

stromů se ale určitý rozdíl mezi výhodnou a nevýhodnou expozicí projevil. Bylo tomu tak na opačně orientovaných prudkých svazích s velkým rozdílem potenciálního tepelného požitku. Na stanovištích situovaných ve vrcholových polohách však již žádný rozdíl v měřených teplotách vzduchu patrný nebyl. To je přičítáno silnějšímu větrnému proudění a tím i ztenčení prohřívané přízemní vrstvy vzduchu. Ekoton hranice lesa na svazích výhodné a nevýhodné expozice se vyznačoval odlišným průběhem nástupu vegetačního období. V zapojeném lese začínalo později než ve výše položených stromových skupinkách, výraznější byl tento rozdíl na svazích výhodné (jihozápadní) expozice.

Na posuzovaných lokalitách Vysokých Sudet výška stromů dobře korelovala s měřeními teplotními charakteristikami půdy i teplotami vzduchu u vzrostných vrcholů smrku. Teploty půdy ve vegetačním období dokonce koincidovaly s velikostí terminálních přírůstků. Toto zjištění může být dalším příspěvkem do diskuse o otázce míry vlivu teplot vzrostných vrcholů či kořenové zóny na pokles růstu stromů (James et al. 1994, Körner & Hoch 2006).

Současná poloha hranice lesa ve Vysokých Sudetech je odrazem jejího vývoje v průběhu celého holocénu. V Krkonoších hranice lesa postupně stoupala ze zhruba 500-600 m n.m. na konci Mladšího Dryasu až na úroveň cca 1000 m n.m., kde je dokladována v časovém rozmezí 9200-8800 let před současností (^{14}C nekalibrované hodnoty \sim BP). Během tohoto období byly zaznamenány tři významné oscilace poměru pylu dřevin a bylin, z nichž zejména ty první dvě (LD1 a LD2 \sim 9600 BP) byly zřejmě zapříčiněny spíše klimatickými faktory než lokálními disturbancemi. Těsně po 7400 BP se hranice lesa dostala přinejmenším na úroveň Pančavského rašeliniště (1320 m n.m.). Maximální poloha hranice lesa v následujícím období byla s největší pravděpodobností níže než ve 1450 m n.m., což je úroveň dolního limitu dobře vyvinutých strukturních půd. Současné maximální polohy hranice lesa by tak byly v Krkonoších překročeny o méně než 100 m, průměrné polohy přirozené hranice lesa pak o 150 m. V období 4000-800 BP byla hranice lesa situována pravděpodobně pod úrovní Úpského rašeliniště (1420 m n.m.).

V Hrubém Jeseníku je prostřednictvím pylových profilů a datovaného vzniku půdních kopečků doloženo bezlesí ve vrcholových polohách zhruba od 2000 BP do současnosti. Značné antropogenní rozšíření bezlesé oblasti se odehrálo přibližně před 500 lety. Pokud bychom dali vývoj alpského bezlesí Vysokých Sudet do kontextu s vývojem ostatních středoevropských hercynských pohoří sahajících nad úroveň hranice lesa, tak vyniká pozice Krkonoš. Ty si v průběhu holocénu uchovávaly plošně rozsáhlá bezlesá území. Naproti tomu u ostatních pohoří teplotně podmíněná bezlesí zřejmě v klimaticky příznivých částech holocénu zanikla.

Ve zcela nedávném období druhé poloviny dvacátého století byl jak v Krkonoších, tak v Hrubém Jeseníku zaznamenán podobný vývoj polohy alpinské hranice lesa. V první části hodnoceného období (40. až 60. léta 20. století) došlo k plošnému vzestupu hranice lesa. Nejvýraznější byl ve snížených pozicích hranice lesa. Odehrával se převážně zapojováním stromových skupinek a obsazením míst mezi nimi nově etablovanými jedinci smrku. Toto období se zároveň vyznačovalo nadprůměrnou vitalitou smrku, která se odrazila ve zvýšených radiálních přírůstech. Od druhé poloviny 60. let (Krkonoše), resp. od druhé poloviny 70. let (Hrubý Jeseník) do roku 2003 alpinská hranice lesa opět v průměru klesla do nadmořské výšky, ve které byla na počátku sledovaného období (1936 v Krkonoších a 1954 v Hrubém Jeseníku). Tou nejdůležitější příčinou tohoto jevu byl stres v důsledku kyselých srážek. K tomu se však přidaly ještě další synergické faktory, a to nižší teploty vegetačního období v druhé polovině 70. a první polovině 80. let a velmi mocná vrstva stařiny v alpinských trávnících zabraňující generativnímu zmlazování smrku. Stres způsobený kyselými srážkami a nízkými teplotami se v daném období zároveň projevil výrazně horší růstovou vitalitou smrku. Poklesy hranice lesa se odehrály zejména v jejích nejvyšších polohách, tzn. v místech, která jsou nejbliže limitním podmínkám pro výskyt smrku.

I v tomto období byly zjištěny lokálně omezené, ale přesto významné vzestupy polohy hranice lesa. Týkaly se zejména lokalit s disturbovaným vegetačním pokryvem na bývalých lavinových či murových drahách. Dynamiku hranice lesa ovlivňovala nadmořská výška, sklon svahu a podíl kleče nad danou částí hranice lesa. V Krkonoších hranice lesa oscilovala preferenčně v nižších polohách a v místech s nejvyšším sklonem. V Hrubém Jeseníku byl nejvýznamnějším trendem vzestup hranice lesa v místech s větší pokryvností klečových porostů. V tomto ohledu nebyl nalezen univerzální vzor dynamiky alpinské hranice lesa. Souvisí to s tím, že v Hrubém Jeseníku na rozdíl od Krkonoš probíhá hranice lesa těsněji pod vrcholovými plošinami a není zde příliš limitována rychlými svahovými procesy působícími na prudkých svazích. Navíc se zde v 50. – 60. letech, tj. během období se vzestupnou tendencí hranice lesa, nacházely jen relativně velmi málo zapojené klečové porosty.

V současném období je jak v Krkonoších, tak v Hrubém Jeseníku dokladován největší nárůst radiálních přírůstů smrku na hranici lesa za posledních sto let. V Krkonoších bylo identifikováno 16 lokalit (v délce hranice lesa 3,7 km) se zapojujícími se mladými jedinci smrku nad hranicí lesa, na kterých dojde v nejbližším období ke zvýšení hranice lesa. Ve většině případů (11 lokalit) se to týká částí hranice lesa v minulosti uměle snížených lidskou činností.

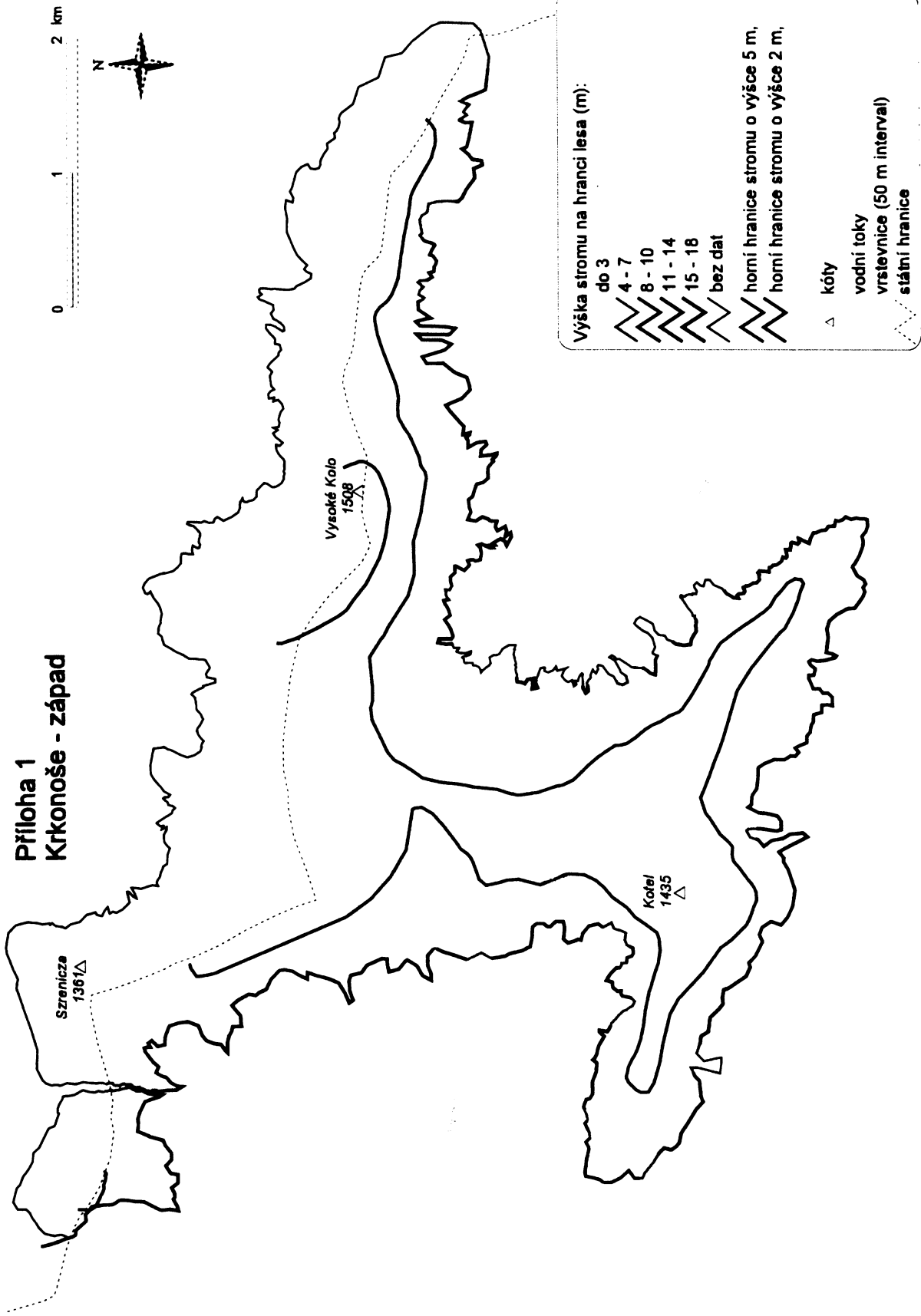
Citovaná literatura

- Holtmeier, F.K., 2003: Mountain Timberlines. Ecology, Patchiness and Dynamics. Dodrecht: Kluwer. 370 s.
- 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. 1973: Alpinské ekosystémy a hranice lesa v Hrubém Jeseníku z hlediska Ochrany přírody. *Campanula*, 4: 35-42.
- Körner, Ch. & Hoch, G., 2006: A test of treeline theory on a montane permafrost island. *Arctic, Alpine and Antarctic Research*, 38: 113-119.

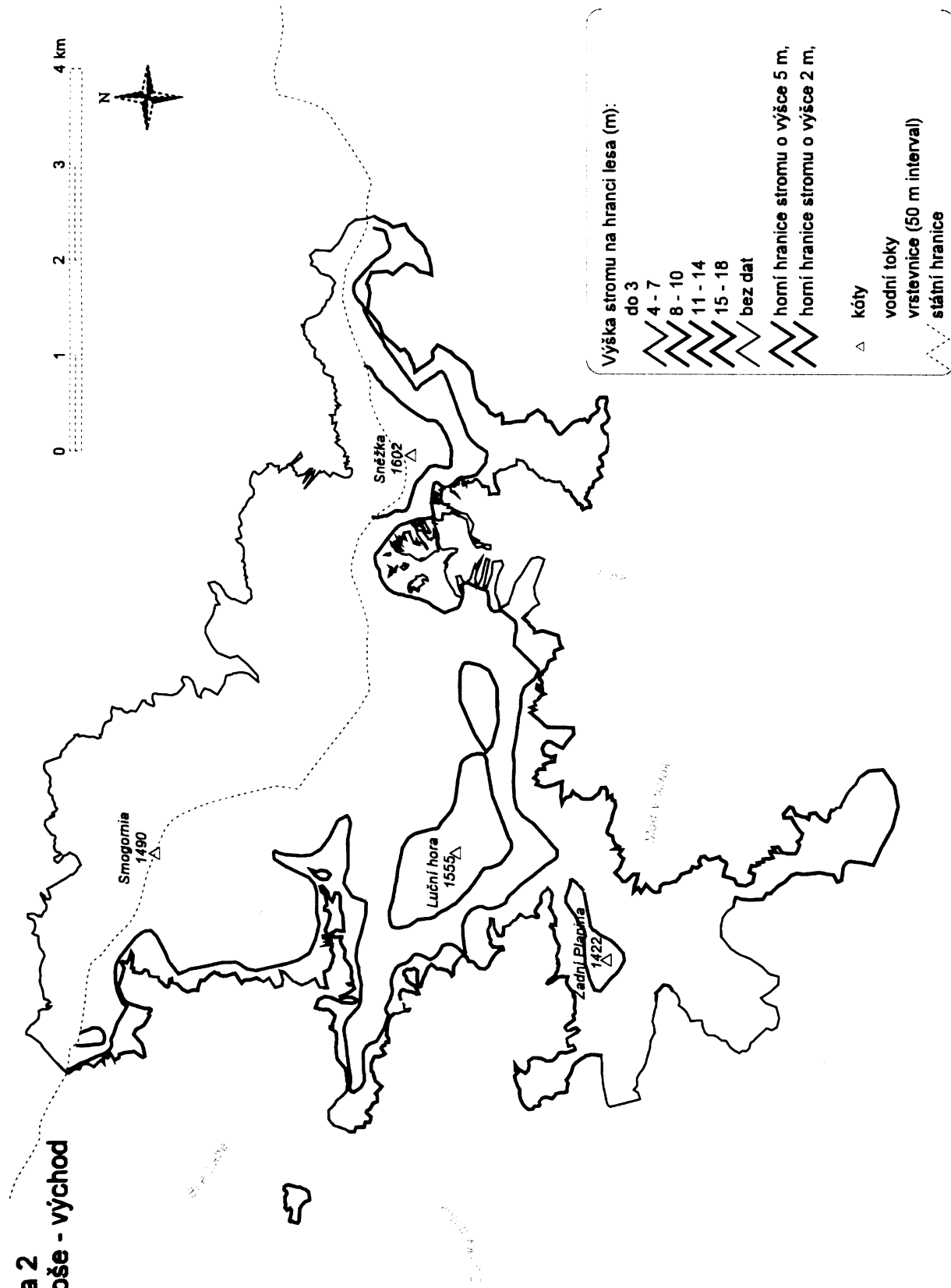
Přílohy

Seznam příloh

- Příloha 1 – Vymezení významných vegetačních linií a výšek stromu na hranici lesa v západních Krkonoších.
- Příloha 2 – Vymezení významných vegetačních linií a výšek stromu na hranici lesa ve východních Krkonoších.
- Příloha 3 – Vymezení významných vegetačních linií a výšek stromu na hranici lesa v severní části Hrubého Jeseníku.
- Příloha 4 – Vymezení významných vegetačních linií a výšek stromu na hranici lesa v jižní části Hrubého Jeseníku.
- Příloha 5 – Průběh alpinské hranice lesa („alpine treeline“) v Krkonoších.
- Příloha 6 – Průběh alpinské hranice lesa („alpine treeline“) v Hrubé Jeseníku.
- Příloha 7 – Průběh významných vegetačních linií v Králickém Sněžníku.



Příloha 2 Krkonoše - východ



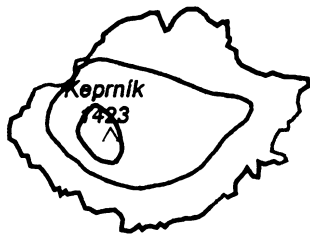
Příloha 3
Hrubý Jeseník - sever



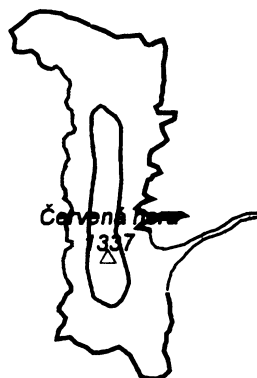
- Výška stromu na hranci lesa (m):
- do 3
 - 4 - 7
 - 8 - 10
 - 11 - 14
 - 15 - 18
 - bez dat
 - horní hranice stromu o výšce 5 m,
 - horní hranice stromu o výšce 2 m,
 - △ kóty
 - vodní toky
 - vrstevnice (50 m interval)



Keprnický p.



Rudohorský p.



Hruvva Desna

Příloha 4
Hrubý Jeseník - jih

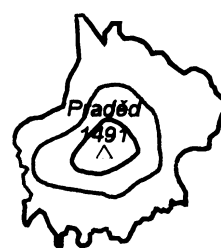
Výška stromu na hranci lesa (m):

- do 3
- 4 - 7
- 8 - 10
- 11 - 14
- 15 - 18
- bez dat

horní hranice stromu o výšce 5 m,
horní hranice stromu o výšce 2 m.

△ kóty
vodní toky
vrstevnice (50 m interval)

Mravenečník



Bílá Opava

Dvořákův Dvůr



Voláňka

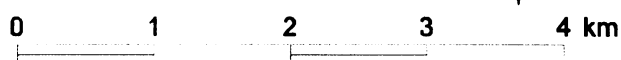
Merta

Velký Máj

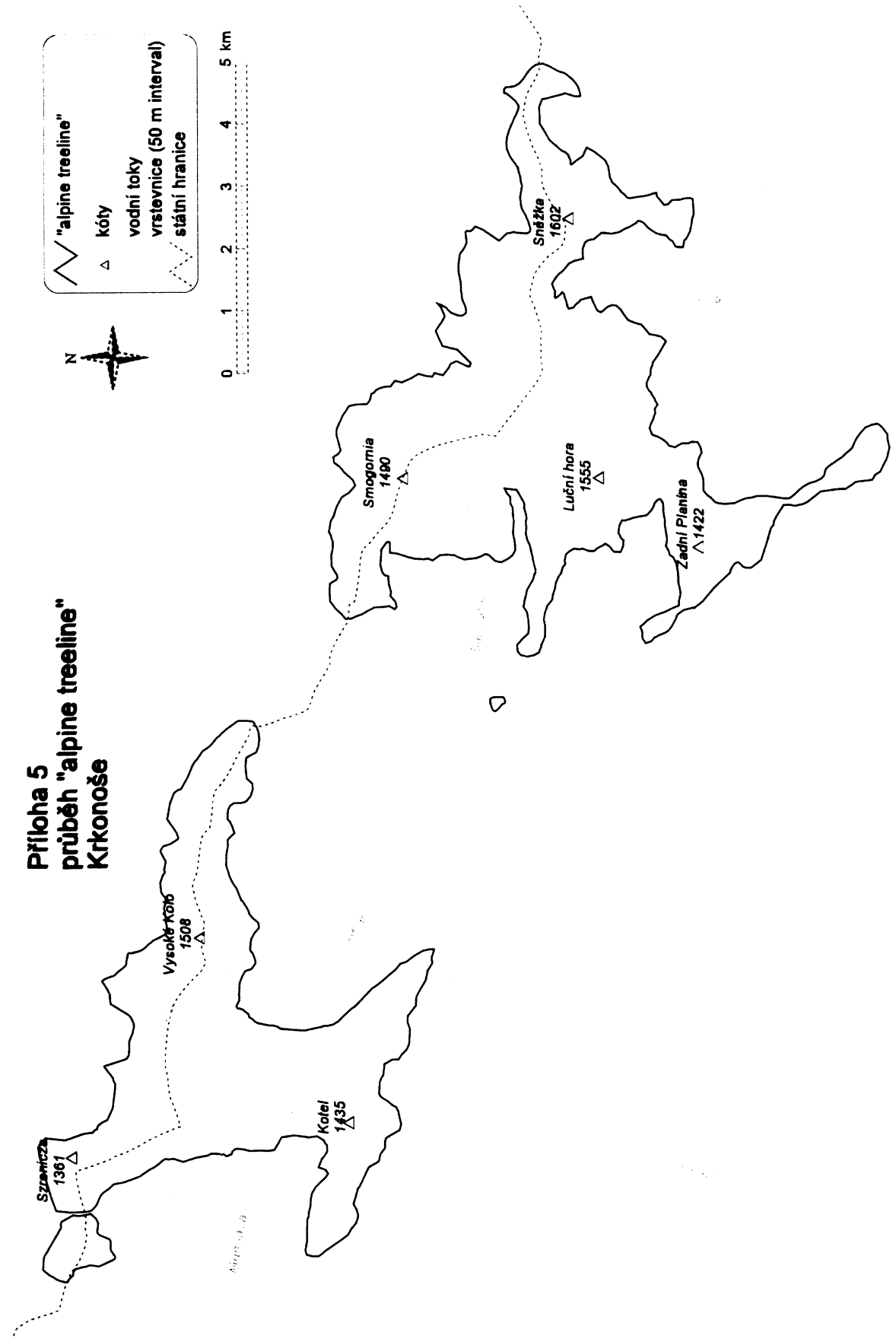
1384

Bídlíčná hora

1358



Příloha 5 průběh "alpine treeline" Krkonoše



Příloha 6
průběh "alpine treeline"
Hrubý Jeseník

