

Univerzita Karlova v Praze
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Biologie



Mgr. Rastislav Olhava

Faktory určující horní hranici lesa
Factors determining the alpine treeline

Bakalářská práce

Vedoucí závěrečné práce: doc. RNDr. Petr Sklenář, Ph.D.

Prague, 2015

Rád by som vyjadril svoje poďakovanie vedúcemu mojej bakalárskej práce Petrovi Sklenářovi za podnetné pripomienky k obsahu mojej práce, ako aj za ochotu a trpezlivosť.

Prohlášení:

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

V Praze, 13.05.2015

Abstrakt

Horní hranice lesa je fenomén s globálním výskytem, který představuje náhlou změnu mezi dvěma výrazně odlišnými formami vegetace, a to horským lesem a nízkou alpínskou vegetací. Ukazuje se, že primární klimatický faktor, který určuje její polohu je teplota. V této práci jsou shrnuté výsledky, které popisují vliv teploty na výškovou polohu horní hranice lesa a hledají společný vzorec, který by její polohu určoval. Funkční zdůvodnění neschopnosti stromů přežít nad horní hranicí lesa nabízí dvě hypotézy: C-limitující a růst-limitující. První tvrdí, že stromy jsou limitované nedostatkem uhlíku, přičemž podstatou druhé je limitovaný růst na základě nízkých teplot i přes to, že uhlíku je dostatek. Tato práce poskytuje přehled argumentů pro každou z nich a popisuje stav současného poznání v této problematice.

Klíčová slova

Horní hranice lesa, izoterma, nestrukturní sacharidy, C-limitující hypotéza, růst-limitující hypotéza.

Abstract

The alpine treeline is a global phenomenon which represents sudden change between two significantly different vegetation types: mountain forest and low-stature alpine vegetation. The primary climatic factor that determines its position seems to be the temperature. We summarize the results that describe the relation between temperature and the altitudinal position of the treeline and search for a general formula that would determine its position. There are two hypotheses which try to explain what is the main limiting factor above treeline: C-limitation and growth-limitation. The first one claims trees are limited by carbon shortage, while the latter one favours low-temperature limitation of tissue formation although the carbon income is sufficient. This thesis provides a summary of the arguments for each of them and describes the state of knowledge on this matter.

Keywords

Alpine treeline, isotherm, non-structural carbohydrates, C-limitation hypothesis, growth-limitation hypothesis.

Obsah

1	Úvod	1
2	Základné pojmy	2
2.1	Horná hranica lesa	2
2.2	Alpínske pásmo	3
3	Poloha hornej hranice lesa	5
3.1	Efekt horskej masy	5
3.2	Depresia hornej hranice lesa v tropických oblastiach	6
3.3	Vzťah medzi polohou hornej hranice lesa a teplotou	7
3.3.1	Problematika teploty ako primárneho faktoru	7
3.3.2	Izotermy	7
3.3.3	Stav súčasného poznania	10
4	Funkčné zdôvodnenia polohy hornej hranice lesa	12
4.1	Dynamický pohľad a význam regionálnych vplyvov	13
4.2	Rast-limitujúca vs. C-limitujúca hypotéza	14
5	Záver	17
6	Bibliografia	18

1 Úvod

Výškové rozšírenie stromov ako životnej formy alebo tiež klimatická horná hranica lesa stáli v popredí záujmu ekológov už od vzniku ich oboru. Táto prirodzená hranica vymedzuje zhora pásmo horských lesov a zdola alpínske pásmo a vyskytuje sa všade, kde nájdeme pohoria dosahujúce dostatočnú nadmorskú výšku, čiže po celom svete s výnimkou Antarktídy, kde je príliš chladné podnebie. Preto je tento objekt nadmieru vhodný na výskum globálnych činiteľov. Obecne, výšková zonálnosť umožňuje komparatívny výskum a hľadanie súvislostí na základe geofyzikálnych vplyvov ako napríklad nízkej teploty, spolu s ďalšími faktormi, ktorých vplyv chceme potvrdiť, či vyvrátiť [30].

Okrem komparatívnych štúdií je horná hranica lesa zaujímavá už sama o sebe. Otázka, ako je možné, že na veľkých plochách úplne dominantná životná forma sa po pár desiatkach metrov takmer nevyskytuje provokuje a žiada si zjednocujúce vysvetlenie. V súčasnosti je tiež vzhľadom na svoj globálny výskyt a blízky vzťah s klimatickými podmienkami spolu so svojou dynamikou významným indikátorom globálneho otepľovania a jeho dopadov. Hlbšie pochopenie príčin znemožňujúcich rozšírenie stromov do vyšších nadmorských výšok nám umožní lepšie porozumieť dynamike tejto hranice a následne správne vyhodnotiť príčiny jej šírenia alebo ústupu.

Cieľom tejto práce je zhrnúť abiotické faktory, ktoré ovplyvňujú polohu prirodzenej, klimaticky určenej hornej hranice lesa a vyčleniť z nich tie, ktoré sú pre rozšírenie stromov limitné v globálnom meradle mimo suchých oblastí. V priebehu druhej polovice minulého storočia vystupovali do popredia rôzne funkčné hypotézy súvisiace s klímou. V posledných dvoch dekádach sa však stala obecne uznávaná teória, ktorá považuje za kľúčové konkrétne fyziologické limity stromov [28]. Pokúsime sa zhromaždiť údaje svedčiacie pre a proti tejto teórii.

2 Základné pojmy

2.1 Horná hranica lesa

Musíme si uvedomiť, že horná hranica lesa je komplikovaná štruktúra, pri ktorej už jasné vymedzenie môže byť problémom. Náhly prechod tvoriaci jednoznačnú líniu nie je ani zďaleka pravidlom. Harsch a Bader vo svojej štúdii dynamiky hornej hranice lesa [18] popísali štyri typy: s difúznym prechodom, s náhlym, ostrovčekovitým a krummholzovským, pričom s prvou z nich sa v globálnom meradle stretávame najčastejšie. Charakteristický je pre ňu postupný prechod od súvislého zapojeného horského lesa až po osamotených jedincov. To znamená, že tento ekoton často zaberá značnú plochu, ktorá môže mať opäť svoje hranice [2]. Na tomto gradiente sa otvára priestor na rôzne prístupy k definícii tejto hranice. Okrem toho sa rôznia pohľady autorov na definíciu stromu ako takého. Na základe všeobecne prijímaného konsenzu budeme za strom považovať vzpriamenú drevnatú rastlinu s jedným hlavným kmeňom, ktorá dosahuje výšku aspoň 3 metre.

Tradične sa horná hranica lesa definovala troma spôsobmi. Minimálny prístup je určený hornou hranicou súvislého horského lesa, v literatúre tradične nazývanou ako „timberline“. V tomto prípade je však problematické rozhodnúť, kde už súvislý les končí, pretože ako sme uviedli vyššie najčastejší je difúzny prechod, v ktorom postupne klesá vzrast jednotlivých stromov a zároveň ich zapojenie. Pri maximálnom prístupe je horná hranica lesa daná najvyšším výskytom jednotlivých stromov. Tento prístup neodráža dobre to, čo pod pojmom horná hranica lesa vnímame, pretože pod takto definovanou hranicou by sa nachádzali rozsiahle plochy zväčša otvoreného terénu. Navyše, osamotení jedinci sú viacmenej extrémne prípady výskytu vhodného mikrohabitatu, a teda neodzrkadľujú spoločný klimatický trend alebo iný faktor, ktorý chceme odhaliť [28]. Z týchto dôvodov zvolíme strednú cestu a za hornú hranicu lesa budeme považovať líniu spájajúcu horné okraje väčších skupín stromov na danom svahu alebo skupine svahov s rovnakým postavením [8].

Je na mieste poznamenať, že horná hranica lesa môže byť tvorená rôznymi druhmi stromov. Na severnej pologuli prevažujú ihličnany z čeľade *Pinaceae*, ako borovice, smreky, smrekovce, či jedle. Výnimkami sú napríklad borievky *Juniperus tibetica* v Tibete z čeľade *Cupressaceae* alebo z opadavých listnatých zástupcov *Betula pubescens* v severnom Švédsku z čeľade *Betulaceae*. Na južnej pologuli prevažujú stálezelené listnaté dreviny. Spomeňme rody *Eucalyptus* v Austrálii, *Nothofagus* na Novom Zélande a v Čile, či *Polylepis* v Andách od Venezuely po severnú Argentínu ([32], [22]).

V tejto práci sa budeme zaoberať prirodzenou, klimatickými podmienkami určenou hranicou lesa. Tie, ktorých poloha je výrazným spôsobom ovplyvnená človekom, či už využitím pôdy alebo vypaľovaním autori spravidla nezaradili do dát.

2.2 Alpínske pásmo

Alpínske pásmo môžeme definovať ako životnú zónu, ktorá sa vyznačuje vzrastovo nízkou alebo poliehavou vegetáciou nad prirodzenou hranicou horského lesa. Od určitej nadmorskej výšky stúpa pomer holej zeme bez vegetácie až po hranicu výskytu akýchkoľvek vyšších rastlín. Nad touto hranicou alpínska životná zóna končí a prechádza v niválne pásmo, v ktorom už vyššie rastliny nie sú schopné prežiť. V tropickom až miernom klimatickom pásme ide o vysokohorské oblasti, pričom smerom k pólom s klesajúcou nadmorskou výškou hraníc splýva s tundrovitou vegetáciou arktickej oblasti. Rozlíšiť arktickú a alpínsku zónu je často veľmi ťažké. Blízko k pólom je výskyt typickej alpínskej vegetácie určený skôr reliéfom ako nadmorskou výškou [29].

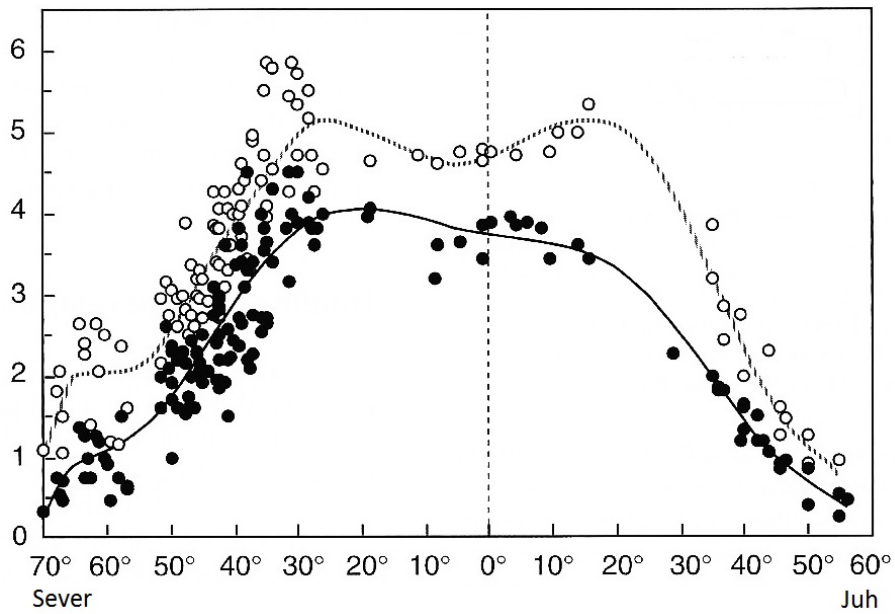
V súvislosti s hornou hranicou lesa nás alpínske pásmo zaujíma najmä preto, že ide o životnú zónu s cenným podielom svetovej flóry, ktorá je v súvislosti s globálnym otepľovaním ohrozená posunmi hornej hranice lesa smerom nahor. Horské oblasti totiž pokrývajú približne štvrtinu zemskej súše, pričom v týchto oblastiach rastie až tretina druhov suchozemských cievnatých rastlín [5]. Alpínske pásmo je ich významnou podmnožinou. Zaberá 2,7% zemskeho povrchu s približne 4% všetkých druhov vyšších rastlín [29]. Napriek extrémnym podmienkam je biodiverzita rastlín v alpínskom pásme značná. Dôvodov je viacero: historické udalosti ako zaľadnenie, či geografická izolácia [41] alebo typická mozaika rôznych mikrohabitatov [27]. Pochopenie dynamiky hornej hranice lesa s meniacou sa teplotou nám umožní kvantifikovať stupeň ohrozenia týchto vzácnych oblastí, čo umožní účinnú ochranu kľúčových zón. V posledných štúdiách sa paradoxne ukazuje, že vďaka mozaikovitosti terénu, je vegetácia alpínskej zóny z veľkej časti relatívne v bezpečí [44]. Mozaikovitost' totiž poskytuje rozmanité niky vhodné pre rôzne druhy na extrémne malej ploche, čím tvorí priestor na rýchle presídľovanie.

Na alpínskom pásme je ešte zaujímavé to, že jeho globálne distribučné limity kopírujú hornú hranicu lesa. Výškový záber alpínskeho pásma sa so zemepisnou šírkou mení veľmi podobne. Uvedme si dva príklady, ktoré poslúžia ako motivácia popisu obecnějších javov súvisiacich s výskytom určitých životných foriem.

Už Abbe [1] pozoroval, že hranica výskytu cievnatých rastlín dosahuje v Torngatských horách na Labradorskom polostrove nižšiu nadmorskú výšku ako na Mt. McKinley na Aljaške, napriek tomu, že sa vrámci severnej pologule nachádza o 4° južnejšie. Tento úkaz vysvetlil na základe horších klimatických podmienok panujúcich na Labradorskom polostrove spôsobených Labradorským prúdom. To znamená, že hranice životných foriem môžu výrazne ovplyvňovať regionálne vplyvy.

Prekvapivejší je ale výrazný pokles hornej hranice výskytu vyšších rastlín, ktorý pozorujeme v tropickom klimatickom pásme. Táto hranica sa na mexických vulkánach nachádza približne o 1000 metrov nižšie ako v Himalájach, aj keď tie ležia až o 17° severnejšie [52]. Depresiu si v tej dobe vysvetlil nedostatkom dostupných údajov. Ako

uvidíme v ďalších kapitolách podobný jav pozorujeme aj pri hornej hranici lesa, či snežnej čiare (Obr. 1), čo nám napovedá, že ide o určitý všeobecný klimatický fenomén.



Obr. 1: Vzťah zemepisnej šírky a nadmorskej výšky. Plné krúžky predstavujú polohu hornej hranice lesa a prázdne krúžky polohu snežnej čiary. Prevzaté z [29].

3 Poloha hornej hranice lesa

Určením polohy hornej hranice lesa z globálneho hľadiska sa v priebehu 20. storočia zaoberalo množstvo autorov. Spomeňme Trolla [50], ktorý sa snažil vzťahovať polohu hornej hranice lesa vzhľadom na rôzne klimatické pásma, pričom viac než zjednocujúce prvky si všímal odlišnosti jednotlivých pásem. Körner [28] zozbieral na základe rozsiahlej geografickej štúdie [20], vstupných dát od ďalších autorov [3], [51] a svojich pozorovaní dokopy 150 údajov o polohe a nadmorskej výške hornej hranice lesa. K týmto údajom priradil pre väčšinu z lokalít aj nadmorskú výšku snežnej čiary. Výstupom je polynomiálna regresná krivka znázornená na Obr. 1. Je nutné dodať, že Körner vylúčil pár najextrémnejších prípadov, ktoré boli buď kontroverzné a nesúhlasili s inými štúdiami z danej lokality, alebo išlo o údaje priamo z pobrežných oblastí, ktoré boli zvýšenou mierou ovplyvnené vetrom a morským podnebím. Rozoberme si priebeh regresnej krivky:

1. Ak uvážime, že termálny rovník sa nachádza pár stupňov severne od geografického, graf je symetrický, ale priamy súvis medzi nadmorskou výškou hornej hranice lesa a zemepisnou šírkou nepozorujeme. Maximá sa nadobúdajú v 32° severnej a 20° južnej zemepisnej šírky, pričom v tropickej oblasti sa výška významne nemení resp. dochádza k miernej depresii. Strmý lineárny nárast s približovaním sa k rovníku pozorujeme v miernom pásme, z ktorého máme k dispozícii aj najviac údajov. Tento rast je miernejší v oblastiach s vyššou zemepisnou šírkou, čo odpovedá výsledkom Malysheva zo severnej Ázie [38].
2. Pozícia hornej hranice lesa stúpa a klesá paralelne so snežnou čiarou. To naznačuje, že vývoj tejto hranice rozšírenia určitej životnej formy je prevažujúcim spôsobom daný tými istými činiteľmi ako vývoj snežnej čiary, ktorá aproximuje nulovú izotermu najteplejšieho mesiaca [28].
3. Variácia dát je relatívne vysoká a to najmä na severnej pologuli. Maximálne rozpätie, 1 600 m n. m, dosahuje na 40° severnej zemepisnej šírky. Nejedná sa len o rozdiely podmienené veľkou vzdialenosťou. V Alpách, čiže v rámci jedného pohoria, sa horná hranica nachádza medzi 1 750 – 2 350 m n. m [6].

3.1 Efekt horskej masy

Veľké rozdiely v nadmorskej výške hornej hranice lesa môžeme pozorovať v globálnej mierke aj v lokálnej mierke. Jednoduchým porovnaním údajov [20] zistíme, že v globálnej mierke les dosahuje vyššiu nadmorskú výšku vplyvom kontinentálnejšieho podnebia. V lokálnej mierke ide o fenomén nazývaný „Messenerhebungseffect“, v preklade efekt horskej masy. Rozsiahle vysoko položené planiny ako Tibetská náhorná plošina alebo Altiplano majú výrazne teplejšie letá ako okolité pohoria v dôsledku zvýšeného dopadu slnečného

žiarenia, čo sa odráža na lepšej celkovej teplotnej bilancii [15]. Okraje hôr sú naopak vystavené zvýšenej oblačnosti. Tá jednak v celkovom úhrne znižuje množstvo slnečného žiarenia a jednak priamo zvyšuje zrážky, ktoré sa výrazne líšia od suchšieho centra hôr. Zrážky priamo ovplyvňujú množstvo snehu, a teda aj čas ako dlho vydrží snežná pokrývka, ktorá na začiatku sezóny znižuje teplotu pôdy, a teda tepelnú bilanciu. To môže zvýšiť frekvenciu výskytu rast-limitujúcich teplôt [21]. Efekt horskej masy je pekne viditeľný na postupne stúpajúcej hornej hranici lesa od severu (1 750 m n. m) na juh (2 350 m n. m) na transekte Švajčiarskými Alpami [6]. Aj keď je geografická poloha, čiže zemepisná šírka a dĺžka primárnym faktorom, efekt horskej masy signifikantne vplýva na výšku hornej hranice lesa a z regionálneho pohľadu môže prevážiť. Vzhľadom na ďalšie faktory je stály a nezávislý [15].

3.2 Depresia hornej hranice lesa v tropických oblastiach

Určenie klimatickej hornej hranice lesa naráža v tropických oblastiach na jeden zásadný problém. Často sa stretávame s rozsiahlym znížením alebo dokonca úplným vylúčením hornej hranice lesa vplyvom minulej ľudskej činnosti. Či už šlo o vypaľovanie spojené so zakladaním políčov, ťažbu dreva alebo zakladanie pasienok a chov dobytka takýto vplyv bol zdokumentovaný vo viacerých oblastiach (Andy [11]) a niektorými autormi je považovaný za takmer všadeprítomný [39].

Depresia alebo absencia navýšenia hornej hranice lesa, ktorá odporuje priamemu súvisu so zemepisnou šírkou, znázornená na Obr. 1, spadá do vlhkých rovníkových trópop. Tie sa vyznačujú najmä zvýšenými zrážkami, a teda oblačnosťou. Nárast týchto faktorov nad určitú mieru by mohol obdobne ako pri efekte horskej masy vytvárať všeobecne chladnejšie počasie [28], i keď negatívny vplyv snežnej pokrývky je v tropickej oblasti vzhľadom na neprítomnosť chladnej sezóny eliminovaný.

Oproti ostatným klimatickým oblastiam sa trópy vyznačujú absenciou sezónnosti, a teda zimy. Paradoxne toto akoby miernejšie klíma spôsobuje pokles hornej hranice lesa. Aj keď sú ročné teplotné výkyvy relatívne malé, naopak denné teplotné fluktuácie sú vyššie. Tento princíp „leto každý deň, zima každú noc“ zvyšuje riziko mrazového poškodenia rastlín svojou nepredvídateľnosťou a tým, že neexistuje dlhšia perióda, kde by boli rastliny chránené od extrémnych teplôt [46]. Naopak v miernom pásme je metabolická aktivita rastlín počas zimy pozastavená a rast a vývoj prebieha počas vegetačnej sezóny, v ktorej je výskyt extrémne nízkych teplôt menej pravdepodobný [29].

Ako však už bolo spomenuté v tropickej oblasti je ťažké oddeliť prirodzené prírodné faktory od antropogénnej činnosti. Je však zrejmé, že vzhľadom na to, že jednotlivé stromy sú schopné úspešne rásť nad hornou hranicou lesa (ak sa im výnimočne podarí uchytiť a prežiť prvé roky), tak klimatická hranica lesa často nie je dosiahnutá, a teplota v týchto prípadoch nebude hlavným faktorom určujúcim túto hranicu.

3.3 Vzťah medzi polohou hornej hranice lesa a teplotou

3.3.1 Problematika teploty ako primárneho faktoru

Ak nebudeme uvažovať nad antropogénnym vplyvom alebo striktne lokálnymi faktormi, ako napríklad nevhodné podložie, teplota sa javí ako najvhodnejší kandidát na primárny globálny environmentálny faktor určujúci výšku hornej hranice lesa. Teplota totiž ovplyvňuje všetky životné procesy v tele rastliny, či už je pre nich optimálna alebo hraničná, za ktorou už dochádza k poškodeniu organizmu. Teplota je neoddeliteľne spätá s množstvom slnečného žiarenia, ktoré dopadá na zemský povrch, a teda čiastočne odzrkadľuje aj celkový prísun energie. Avšak hľadanie konkrétnej izotermy, či už vypočítanej ako priemerná teplota z určitého obdobia alebo izoterma dosiahnutia určitých prahových teplôt je problematické z viacerých dôvodov:

1. Presnosť. Vo väčšine starších výskumov sa používajú klimatické dáta zozbierané z rôznych meteorologických staníc. Tieto stanice však neležia presne na hornej hranici lesa a údaje pre konkrétne miesta sa dopočítavali z atmosferických teplotných gradientov [49], kde je presnosť minimálne otázna. S rozvojom moderných meteorologických družíc, schopných merať teplotu zemského povrchu aj teplotu vzduchu v rôznych výškach tento problém sčasti odpadol, aj keď pri štúdiu tak jemného rozhrania ako je horná hranica lesa je dôraz na presnosť viac než na mieste. V poslednej dekáde začali byť prístupnejšie aj špeciálne data-loggere schopné zaznamenávať teploty počas veľmi dlhej doby v jemnom rozlíšení. Neuplynul však ešte dostatok času na dlhodobé ekologické štúdie, a preto sú k dispozícii zatiaľ len krátkodobé alebo len lokálne výsledky.
2. Relevancia. Ktoré teplotné údaje sú naozaj relevantné? Ak chceme vzťahovať teplotu na schopnosť prežitia stromu ako životnej formy musíme si uvedomiť komplexnosť tohto problému. Akou mierou sa podieľa teplota okolitého vzduchu na životné procesy stromu v zapojenom lese? Bude nás zaujímať teplota listov, ktorá môže dosiahnuť maximálne hodnoty vplyvom intenzívneho slnečného žiarenia alebo je najdôležitejšia teplota v koreňovej zóne? A ak áno, v akej hĺbke?
3. Komplexnosť vplyvov. Teplota priamo pôsobí na klíčenie, fotosyntézu, respiráciu, rast, vývoj a množstvo ďalších procesov, ktoré pracujú optimálne pri rôznych teplotách a vôbec prebiehajú v rôzne prekrývajúcich sa teplotných intervaloch [49]. Je otázne, či je vôbec možné stanoviť hranicu, ktorá je pre všetky druhy stromovitého vzrastu a pre kľúčovú kombináciu procesov limitná jediným číslom.

3.3.2 Izotermy

V súvislosti s teplotou nás budú zaujímať hraničné a kumulatívne teploty, ktoré spolu úzko súvisia. Hraničné teploty určujú fyzikálne oblasti, v ktorých je organizmus schopný

vykonávať určité procesy ako napríklad rast alebo fotosyntéza, pričom za touto hranicou dochádza k pozastaveniu týchto procesov alebo pri ešte výraznejšom odchýlení od optima dokonca až k poškodeniu rôznych aparátov a následne k úhynu. Tieto hraničné teploty nám pomáhajú ohraničiť, a teda aj kvantifikovať dĺžku obdobia, v ktorých prebiehajú kľúčové životné procesy. Priemerné teploty počas týchto období, alebo tiež kumulatívne teploty, odzrkadľujú aké podmienky vplývali na strom v týchto dôležitých fázach. Pri hľadaní korelácie týchto teplôt s hornou hranicou lesa sa dával dôraz najprv na hraničné teploty a až neskôr sa dostali do popredia kumulatívne.

Už v počiatkoch štúdia sa zvykli hľadať súvislosti medzi teplotnými izotermami a polohou hornej hranice lesa. Ako prvá korelujúca izoterma sa začala uvádzať priemerná teplota najteplejšieho mesiaca 10°C , pozri [6] alebo [9]. Táto teplota však zodpovedá len horstvám zhruba v oblasti medzi 40° a 70° severnej zemepisnej šírky [28]. To je veľmi častá situácia kvôli tomu, že prevažná časť výskumu prebiehala v Skalnatých horách alebo Alpách, čiže v miernom pásme. V skutočnosti sa priemerná teplota najteplejšieho mesiaca pohybuje v rozmedzí $6,2^{\circ}\text{C}$ pre hornú hranicu lesa na Mt. Wilhelm na ostrove Nová Guinea a $13,9^{\circ}\text{C}$ pre hornú hranicu lesa na Mt. Akandake na ostrove Hokkaido [40].

Izoterma priemernej teploty najteplejšieho mesiaca 10°C je príkladom, keď bol použitý popisný postup namiesto kauzálneho. Jednoduchou úvahou môžeme dôjsť k tomu, že teploty celej vegetačnej sezóny majú väčšiu relevanciu ako teploty najteplejšieho mesiaca.

Domisch et al. [10] skúšali modelovať prvých deväť týždňov vegetačnej sezóny jedno-ročných semenáčov borovice lesnej (*Pinus sylvestris*) pri rôznych teplotách pôdy v rozpätí 5 až 17°C . Ak sa stromčeku podarí uchytiť a vyklíčiť je to najzraniteľnejší vek. Skúmali nárast biomasy, dĺžku koreňov a obsah škrobu a cukrov v jednotlivých častiach stromčekov. Výsledkom bolo, že pri 5°C sa hromadí v semenáčoch škrob, čo interpretuje Hoch a Körner [21] ako známku poklesu meristematickej aktivity. Tieto teploty zodpovedajú hranici 5°C , na ktorej začínal rast koreňov viacerých relevantných ihličnanov (*Pseudotsuga menziesii*, *Abies amabilis*, *Abies procera*, *Pinus contorta*, *Pinus ponderosa*), ako ukázali Lopushinsky a Max [34]. Oproti tomu je rozpätie funkčnosti fotosyntézy väčšie a pri teplote 5°C stále ešte funguje s 30% výkonom [14]. Aj keď sa pri týchto teplotách, teda v extratropických oblastiach na začiatku alebo na konci vegetačnej sezóny častejšie môžu vyskytovať epizódy extrémnych teplôt, poškodzujúcich fotosyntetický aparát ukazuje sa limitácia rastu významnejšia ako limitácia fotosyntézy. Miera týchto nízkych teplôt priamo ovplyvňujúcich rast na okrajoch vegetačnej sezóny nie je vôbec zachytená v priemernej teplote najteplejšieho mesiaca. Je preto nutné zaoberať sa teplotami v priebehu celej vegetačnej sezóny [28].

Myšlienku, že pre hornú hranicu lesa sú fundamentálne limitujúce nízke teploty počas vegetačnej sezóny podporili Jobbágy a Jackson svojou metaanalýzou [25] 115 dostupných popisov horných hraníc lesa, v ktorej hľadali vzťah medzi nimi a priemernou ročnou teplotou a sezónnou teplotnou amplitúdou (rozdiel medzi priemernou teplotou

najteplejšieho a najchladnejšieho mesiaca). Pozitívny efekt sezónnej amplitúdy na nadmorskú výšku hornej hranice lesa poukazuje na to, že teplá časť roku je skôr než studená limitom pre rast a vývoj stromov. Predtým než stromy dosiahnú oblasti s extrémnymi, pre ne smrteľnými, zimnými teplotami sú obmedzené nedostatočnými teplotami pre rast a vývoj počas vegetačnej sezóny [25]. Primárnu dôležitosť vegetačnej sezóny podporujú aj práce, ktoré sa zaoberajú dynamikou hornej hranice lesa [24].

Pri hľadaní súvislosti medzi teplotou a polohou hornej hranice lesa je nutné pracovať len s tými prirodzenými lokalitami, kde nie je táto hranica umelo posunutá vplyvom ľudskej činnosti, vplyvom lokálnych faktorov alebo nedostatkom druhov. Na južnej pologuli horná hranica lesa nedosahuje takých výšok ako na severnej pologuli. Horná hranica lesa je často tvorená listnatými druhmi z rodu *Nothofagus*, naproti tomu na severnej pologuli dominujú ihličnany z čeľade *Pinaceae*. Ponúka sa otázka, či nie je tento pokles polohy výskytu spôsobený separátnou evolúciou, a teda, či by nad hornou hranicou lesa nebola voľná nika pre hypoteticky lepšie adaptovaných zástupcov zo severnej pologule. Túto hypotézu vylúčili Jobbágy a Jackson [25] na základe porovnania klimatických podmienok na hornej hranici lesa na severnej a južnej pologuli.

V literatúre sa vyskytli ďalšie teplotné izotermy resp. teplotné sumy, ktoré by mohli určovať polohu hornej hranice lesa. Počty dní keď teplota prekročila 0°C alebo 5°C [49], samotná dĺžka vegetačnej sezóny, či priemerná teplota počas vegetačnej sezóny. Na základe pozorovania štrnástich stanovišť v rôznych zemepisných šírkach vyslovil Körner hypotézu, že rozhodujúca priemerná teplota počas vegetačnej sezóny, by sa mala pohybovať v rozpätí 5°C až 7°C [28]. Dve stanovištia mu do tohto celkom úzkeho teplotného rozsahu nezapadali. Sezónny teplotný priemer pri hornej hranici lesa v pohorí Cairngorms v severnom Škótsku a na Mauna Kea na Havaji bol o tri stupne vyšší.

Nižšia horná hranica lesa na izolovaných oceánskych ostrovoch má viacero príčin, pričom všetky z nich vylučujú dosiahnutie potenciálnej klimatickej hladiny. Analýzou 15 ostrovných vrcholov dosahujúcich potrebnú nadmorskú výšku dospel Leuschner [33] k nasledujúcim obmedzeniam: Ostrovy sú často sopečného pôvodu a relatívne mladé nevyvinuté pôdy bránia úspešnému šíreniu stromov. Na viacerých ostrovoch chýbajú vďaka izolovanosti vhodné vysokohorské druhy, ktoré by dokázali prosperovať na hranici klimatických možností. Na pokles zóny výskytu stromov pôsobí aj spomínaný efekt horskej masy, pričom izolované ostrovy sú vo zvýšenej miere vystavené pôsobeniu vetra. Ďalším dôvodom je sucho, ktoré je spôsobené teplotnými inverziami, ktoré zabraňujú vlhším masám vzduchu vystúpiť do vyšších polôh [33]. Podobným prístupom so zdôvodnením zvýšeného negatívneho vplyvu vetra (väčšia exponovanosť) a zvýšenej oblačnosti vďaka oceánskej klíme vysvetlil Körner pokles hornej hranice lesa aj v prípade Cairngorms [28].

3.3.3 Stav súčasného poznania

Hypotézu spoločnej priemernej teploty vegetačnej sezóny podporili Körner a Paulsen rozsiahlou štúdiou, v ktorej zaznamenávali teploty v koreňovej zóne na 46 stanovištiach v rozmedzí 68° severnej a 42° južnej zemepisnej šírky počas 1-3 rokov [32]. V tejto štúdii zodpovedali viacero otázok nastolených v odseku o problematike.

Teplota vzduchu alebo teplota v korunách sa nehodí na celosvetový screening už len z praktických dôvodov. Rôzne povrchy (farbou, vlhkosťou, tepelnou vodivosťou, ...) sa vplyvom slnečného žiarenia zahrievajú rôzne, a preto je vhodné merať teplotu v jednotnom prostredí pod zemou, ale tam, kde tieto teploty najviac ovplyvňujú organizmus, čiže v aktívnej koreňovej zóne. Autori zvolili hĺbku 10 cm, ktorá ako ukázali odzrkadľuje teplotu korún stromov ako v denných priemeroch, tak aj v týždenných priemeroch. Vzťah medzi týmito teplotami bol určený pomocou lineárnej regresie, pričom jedným z výsledkov je, že priemerná týždenná teplota okolitého vzduchu 0 °C zodpovedá 3,2 °C v koreňovej zóne [32]. Táto hodnota teda stanovuje začiatok a koniec vegetačnej sezóny. Základný fyziologický rastový mechanizmus stromov, ktorý je limitovaný nízkou teplotou by mal fungovať vo všetkých pletivách [32], takže aj v koreňoch. Navyše, ako ukázali práce viacerých autorov (napr. [36] a [35]) teplota v aktívnej koreňovej zóne výrazne vplýva na rast stromov, čiže nepriamo aj na fotosyntézu, čo pozorujeme na základe rozdielnej alokácii suchej masy pre rôzne teploty. Tieto metodologické výsledky sú už samotné dôležité.

Dĺžka vegetačnej sezóny sa pohybovala v rozpätí od 102 dní v subarktickom pásme po celý rok v tropických oblastiach bez sezónnosti a kvôli takejto veľkej variácii nemôže byť limitným faktorom pre výskyt stromov [32]. Rovnako teplotné sumy, teda počet hodín nad relevantnými teplotami 0 °C a 5 °C sa v rôznych regiónoch líšili diametrálne. Dokonca medzi lokalitami v rámci jedného regiónu mohol byť rozdiel značný, pretože teploty nad 5 °C sú v tropických oblastiach zriedkavé a už jemný posun v teplote sa môže odraziť na výrazne rozdielnych teplotných sumách [32].

Ako rozhodujúca sa javí priemerná teplota vegetačnej sezóny, ktorá sa pre všetky stanoviská s určitými výnimkami pohybovala vo veľmi úzkom rozpätí 6,7 °C so smerodajnou odchýlkou 0,8 [32], čo súhlasí aj s viacerými regionálnymi štúdiami ([26], či [45]).

S touto štúdiou [32] sa však pojí aj viacero nezrovnalostí a následných negatívnych ohlasov od vedeckej komunity. Prvou z nich je, že tento výskum prebiehal krátko a len dlhoročné štúdie majú príslušnú silu, aby dokázali popísať ekologický fenomén ako je prirodzené obmedzenie určitej životnej formy. V ďalších prácach sa už zväčša preberajú staršie údaje [22] a výsledky prípadného dlhodobého merania zatiaľ nie sú k dispozícii. Autori sa v prípade tejto práce dopúšťajú aj viacerých metodických, či dokonca logických pochybení.

Výber stanovnísk nie je reprezentatívny, pretože viaceré merania pochádzajú z toho istého miesta. Dôvodom takéhoto výberu bol súbežný výskum vplyvu natočenia svahu

k rôznym svetovým stranám na výšku hornej hranice lesa. Podobne ako v iných regionálnych štúdiách [42] sa ukázalo, že orientácia svahu významne neovplyvňuje teploty zeme na hornej hranici lesa, čo by sa pod korunami stromov dalo očakávať. Prekvapivejšie je, že výrazný vplyv sa nepreukázal ani na teploty korún [32]. Tento súbežný výskum spôsobil, že pri spracovaní dát započítali z jedného miesta výrazne viac údajov. Napríklad z Álp vybrali 12 stanovišť, ktorých priemerná teplota vegetačnej sezóny bola priemerne $7,0 \pm 0,4$ °C, pričom z tropickej oblasti vybrali len 3 stanovišťa, kde došli k údaju $5,6 \pm 0,9$ °C. S rovnomerným zastúpením stanovišť by sa smerodajná odchýlka celkového výsledku zväčšila.

V prípade ôsmich stanovišiek (zo 46) sa autori rozhodli dáta nezohľadniť. V štyroch z nich sa očakávalo, že ide o miesta, ktoré boli pravdepodobne ovplyvnené ľudskou aktivitou alebo šlo o ostrov, kde je klimatická horná hranica nedosiahnutá vplyvom regionálnych osobitostí. V ďalších štyroch stanovištiach, konkrétne šlo o oblasti južného Čile a Nového Zélandu, kde hornú hranicu lesa tvorili stromy rodu *Nothofagus* boli zaznamenané vyššie teploty ako sa očakávalo. Autori sa jednoducho rozhodli, že tieto údaje, kaziace priemer nezohľadnia a prehlásili, že pravdepodobne ide o hornú hranicu lesa, kde podobne ako na ostrovoch chýba vhodný vysokohorský druh, ktorý by dokázal prežiť aj vyššie. Táto domnienka je v rozpore so štúdiou [25], v ktorej Jobbágy a Jackson prítomnosť voľnej niky pre zástupcov iných druhov stromov vylúčili.

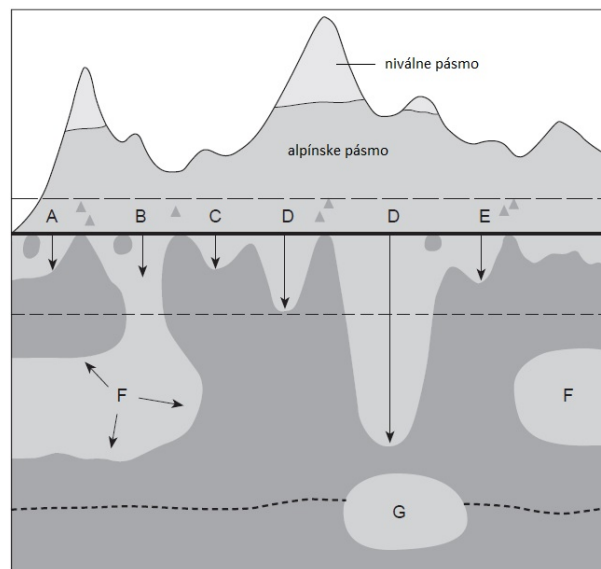
Niektorí autori nesúhlasia s výberom konkrétnych umiestnení meracích prístrojov. Smith et al. spochybňujú význam meraní konaných pod urastenými stromami, pretože nemajú žiadnu výpovednú hodnotu, čo sa týka uchytenia a rastu semenáčov hneď nad hranicou lesa, ktorý považujú za kľúčový [47]. Macias-Fauria a Johnson naznačujú výber lokalít na základe pohodlnej prístupnosti v teréne mimo útesov, strmín, lavínových svahov, či skalnatej podložky, kde je tým pádom klimatický vplyv maximálny [37].

4 Funkčné zdôvodnenia polohy hornej hranice lesa

Bader et al. [4] v oblasti Ánd zaznamenal vyššie priemerné teploty pôdy nad hornou hranicou lesa, kde ale naopak dochádzalo k výraznejším extrémom, ktoré majú negatívny efekt. Nízke nočné teploty nasledované výrazným slnečným žiarením počas dňa spôsobujú fotoinhibíciu alebo dokonca vážnejšie poškodenie [12]. Kombinácia týchto javov vedie k horšiemu uchyteniu a vyššej úmrtnosti mladých stromčekov nad hornou hranicou lesa, čo spôsobuje to, že horná hranica lesa nepostupuje nahor, aj keď by na to teplotné dispozície boli. Oproti stromom sú typické druhy tropickej alpínskej zóny lepšie adaptované na extrémnejšie podmienky a tým pádom sú v kompetičnej výhode. Naopak, klíma v zapojenom lese nie je taká drsná ako nad hornou hranicou lesa a umožňuje uchytiť sa novým prírastkom a úspešne sa vyvíjať. Vzniká tak pozitívna spätná väzba, keď určité spoločenstvo rastlín svojím vplyvom zlepšuje podmienky pre samo seba. To všetko prispieva k stabilizácii a zostrovaniu hornej hranice lesa.

Tento príklad interpretuje, že teplota nemusí byť vždy rozhodujúca a aj v relatívne veľkých regiónoch môžu lokálne faktory úplne zamaskovať alebo aspoň významne pozmeniť prejav vplyvu teploty. Dôležitosť faktorov, a teda to, ktorý bude mať rozhodujúci vplyv na polohu a formu hornej hranice lesa, je silne závislá na škále [23]. Na malej mierke sú rôzne vplyvy ako exponovanosť, kvalita substrátu, pretrvávajúce snehu, či ľudská činnosť jasne viditeľné (pozri Obr. 2).

Vymenovaním a detailným popisom týchto faktorov sa venovalo celé spektrum au-



Obr. 2: Plná čiara predstavuje hornú hranicu lesa, čiarkovaná nad ňou hornú hranicu výskytu stromov a čiarkovaná pod hornú hranicu súvislého lesa. Rôzne vplyvy brániace výskytu stromov sú skalnaté podložie (A), prevažujúce prúdy studeného vzduchu (B), pretrvávajúce snehu (C), lavíny alebo suťoviská (D), pády kameňov (E), vypaľovanie, ťažba, pasenie (F), hromadenie vody(močiare) (G). Prevzaté z [31].

torov ([49], [28], či [23]) a spravidla sa zamerali na faktor, ktorý prevažoval v oblasti ich výskumu.

4.1 Dynamický pohľad a význam regionálnych vplyvov

V posledných rokoch sa horná hranica lesa dostala do popredia ako vhodný indikátor globálnych klimatických zmien, a preto sa autori zameriavajú na jej dynamiku. Bočným produktom takýchto výskumov býva aj spochybnenie priemernej sezónnej teploty ako hlavného klimatického činiteľa. Ukazuje sa, že naopak zimné teploty majú rozhodujúci vplyv pri uchytení, vyklíčení a raste nových stromčekov, čiže pri regenerácii hornej hranice lesa. V štúdiu distribúcie nových semenáčikov a ich úspešnosti [13] Germino et al. zistili, že najviac na mortalitu vplýva silné svetelné žiarenie, ktoré zhoršuje stres z nedostatku vody a práve nízkych teplôt. Rickebusch et al. [43] pri výskume vplyvu nízkych teplôt na rast nezaznamenali pri starších jedincoch žiadne chýbajúce letokruhy, čo znamená, že keď už je strom zakorenený a odrastený dokáže rásť aj z veľmi mála, pričom môže ísť o použitie nahromadených zásob. Na posuny hornej hranice lesa, a teda v dlhšom časovom rámci aj jej polohu, významne vplýva schopnosť regenerácie novými jedincami, čiže zimné teploty ako hlavné klimatické obmedzenie.

V predošlom odseku spomenutá práca má však len lokálny charakter, pretože išlo o výskum v švajčiarskych Alpách. Ak je naozaj priemerná sezónna teplota, a teplota vôbec, primárny limitujúci faktor potom pri stúpajúcej teplote bude s určitou časovou odozvou pozorovateľný aj ako výškový postup hornej hranice lesa. V globálnej meta-analýze [17] sa preukázal postup len na polovici meraných stanovišť, pričom až na 70% bolo pozorované významné zvýšenie priemernej teploty od roku 1900. Najviac postupovala horná hranica lesa tam, kde sa lokálne najviac zvýšili zimné teploty. Na druhú stranu, postup bol závislý aj na forme hornej hranice lesa, pričom hranice s difúznym prechodom preukázali výškový posun častejšie ako hranice s náhlym prechodom alebo krummholzovským.

Toto všetko naznačuje, že významná časť horných hraníc lesa môže byť limitovaná iným ako teplotným obmedzením. Forma týchto hraníc môže byť kľúčom k tomu ako rozoznať, ktorá má globálny, čiže teplotný charakter. Podľa [18] formovaniu a postupu hornej hranice lesa bránia tri primárne mechanizmy, ku ktorým vieme priradiť sekundárne faktory, ktoré ich spôsobujú:

- **Obmedzenie rastu** - limitovaná asimilácia uhlíku resp. narušená biosyntéza (nízke teploty počas vegetačnej sezóny, nedostatok živín, krátka vegetačná sezóna)
- **Odumieranie** - zlomy (vysoká snehová nádielka), poškodenie mrazom, zimné vysušenie (vplyv vetra a zamrznutej pôdy), poškodenie nadmerným ožiatením, mechanické škody spôsobené vetrom

- **Úmrtnosť semenáčov** - snežné patogény (vplyv dlhotrvajúcej snehovej nádielky) a podobne ako pri odumieraní poškodenie mrazom, nadmerným osvetlením, zimným vysušením a k tomu tepelný stres a letné vysušenie (vplyv nízkych zrážok a extrémnych letných teplôt)

Ako už bolo uvedené z globálneho pohľadu prítomnosť a význam environmentálnych faktorov ako tvrdé zimy, vysoká snehová nádielka, dĺžka sezóny, a pod. významne kolíše, a preto jedine obmedzenie rastu teplotou by mohlo byť spoločným menovateľom prirodzených hraníc lesa.

4.2 Rast-limitujúca vs. C-limitujúca hypotéza

Priame teplotou limitované obmedzenie rastu, čiže tvorby biomasy môže byť vysvetlené dvoma spôsobmi. Rast môže byť obmedzený nedostatočným prísunom uhlíku spôsobeným nízkymi dennými teplotami (C-limitujúca hypotéza) alebo obmedzenou meristematickou aktivitou vplyvom nízkej teploty. V druhom prípade nejde o nedostatok uhlíku, čiže o problém v zdrojoch, ale o príliš pomalé zakomponovanie uhlíku do tela rastliny v rámci rastu, čiže o problém v odbytisku, preto túto hypotézu nazývame rast-limitujúca hypotéza [21].

Aj keď sa stromy vedia fyziologicky adaptovať nepriaznivým vonkajším podmienkam, nestačí to na úplné vyrovnanie poklesu fotosyntetickej aktivity so stúpajúcou nadmorskou výškou. Pokles príjmu CO₂ prostredníctvom fotosyntézy, vďaka jej zníženej efektívnosti je spôsobený nižšími teplotami. Na druhú stranu, straty CO₂ prostredníctvom dýchania pri nízkych teplotách sú tiež nižšie, takže tento výškový pokles CO₂-bilancie nie je až tak výrazne negatívny [49]. Na základe miery tohto poklesu (poklesu v príjme uhlíku) sa Tranquillini v tejto štúdii zaoberal aj alokáciou suchej hmoty. Dospel k stanovisku, že príjem je napriek nepriaznivým podmienkam dostatočný a rapidné obmedzenie rastu na hornej hranici lesa nemôže byť vysvetlené len na základe nedostatku uhlíku.

Okrem nižšej efektivity fotosyntézy je vo vysokých nadmorských výškach problém so všeobecným nedostatkom CO₂. Percentuálne zastúpenie jednotlivých plynov vo vzduchu sa nemení, pretože vzduch sa vrámci troposféry dobre premiešava. S nadmorskou výškou však klesá atmosférický tlak a s ním aj parciálne tlaky jednotlivých zložiek. Vďaka tomu je vo vysokých polohách k dispozícii menej CO₂ na jednotkový objem vzduchu. Horná hranica lesa sa nachádza v rôznych nadmorských výškach, kde je parciálny tlak CO₂ v rozpätí 94% z tejto hodnoty pri hladine mora v subarktickej oblasti až po 55% pri rekordných nadmorských výškach v subtropických oblastiach [28]. Nižší tlak však zvyšuje rýchlosť difúzie a tým pádom uľahčuje výmenu plynov. V literatúre nie je uspokojivo popísané do akej miery tento efekt kompenzuje nedostatok CO₂ vo vysokých nadmorských výškach. Kým nebude kvantifikovaná prístupnosť k CO₂ nie je možné rozdielne parciálne tlaky použiť ako argumenty za C-limitujúcu hypotézu ako v práci Smith et al. [47], ale ani proti ako učinil Körner [28].

V štúdiu zásobných látok [7] Chapin et al. naznačili ako rozlíšiť, akým spôsobom je rast stromov limitovaný. V tele stromu sa vyskytujú mobilné (neštruktúrne) zlúčeniny uhlíka - lipidy a sacharidy, z nich najmä škrob. Materiál na syntézu týchto látok pochádza z fotosyntézy, pričom pri raste stromu sa spotrebúva. Zjednodušene povedané ide o medzistupeň medzi zdrojmi a rastovými odbytiskami uhlíku v organizme. Aj keď je toto zjednodušenie veľmi veľké, vzhľadom na rôzne vzájomne vplyvy zdrojov a odbytísk uhlíku už Chapin et al. ukázali, že tieto látky sa najviac hromadia pri druhoch s pomalým rastom. Hoch a Körner [21] tvrdia, že zvyšovanie zastúpenia týchto látok v sušine by mohlo signalizovať dostatočný príjem uhlíku a jeho nedostatočné spracovanie, čiže podporovať rast-limitujúcu hypotézu.

Po štúdiu s malým súborom dát [21] uverejnili Hoch a Körner globálnu analýzu [22], v ktorej zhrnuli a rozšírili výskum zastúpenia neštruktúrnych sacharidov v sušine stromov na hornej hranici lesa. Do analýzy zahrnuli 13 regiónov od južného Čile po severné Švédsko, a teda s rozdielnou dĺžkou vegetačnej sezóny a s hornou hranicou lesa v rôznych nadmorských výškach. Zastúpenie neštruktúrnych sacharidov odmerali na konci sezóny a v každej oblasti na troch výškach odstupňovaných miestach, od hranice súvislého lesa po hornú hranicu výskytu stromov. Na tomto gradiente sa nepreukázalo spotrebovanie týchto zlúčenín, ale naopak ich signifikantný nárast so stúpajúcou nadmorskou výškou. Rozdiel v zastúpení neštruktúrnych sacharidov v listoch predstavoval 18% a v dreve vetiev 26%. Tento nárast bol spôsobený najmä zvýšením koncentrácie škrobu, väčším ako tomu bolo v prípade nízko-molekulových cukrov. Z toho vyplýva, že zvýšenie koncentrácie neštruktúrnych sacharidov nie je spôsobené primárne zvyšovaním odolnosti voči mrazom prostredníctvom zvyšovania podielu osmoticky aktívnych látok [22]. Škrob sa totiž na takejto ochrane priamo nepodieľa.

Vplyvom environmentálnych faktorov, ku ktorým dochádza na hornej hranici lesa môže dôjsť k výrazným stratám fotosynteticky aktívnych pletív, čo významne znižuje čistý príjem uhlíku. Sveinbjörnsson [48] zaznamenal nižšiu rýchlosť obnovy výhonkov a vyššiu mortalitu ihličia na smrekoch na hornej hranici lesa oproti smrekom v nižších nadmorských výškach. Nárast zastúpenia neštruktúrnych uhlíkových zlúčenín by teda mohol predstavovať adaptáciu na život v drsných podmienkach. Tieto látky by mohli tvoriť poistku v podobe okamžite dostupného materiálu, ktorý by pomohol v prípade významnej straty pletív. To znamená, že argument navýšenia neštruktúrnych sacharidov pre rast-limitujúcu hypotézu by stratil na váhe.

Tieto nezrovnalosti a rozporuplné interpretácie sa pokúsili vyriešiť Hättenschwiler et al. [19] a v naväzujúcej štúdiu Handa et al. [16] pri experimente, v ktorom pomocou dômyselných prívodov umelo obohatili vzduch o CO₂ na určitých stanovištiach a skúmali reakcie dvoch druhov *Larix decidua* a *Pinus uncinata*. Zvýšenú hladinu 566 ppm CO₂ dosiahli s relatívne prekvapujúcou stabilitou, keď sa hladina CO₂ pohybovala v rozpätí $\pm 20\%$ z cieľovej hladiny počas 90% zo všetkých minútových priemerov. Oba druhy

vykázali po jednom roku vyššiu čistú fotosyntézu, vyššiu akumuláciu neštruktúrnych sacharidov a prekvapivo aj signifikantne výrazný nárast v dĺžke výhonkov (až o 23%) oproti kontrolám. To všetko svedčí pre zlepšenie uhlíkovej bilancie v takto ošetrovaných stromoch. To by znamenalo, že stromy sú predsa len limitované uhlíkom na hornej hranici lesa.

Tento výskum pokračoval ďalšie dva roky, pričom autori ho obohatili aj o simuláciu výraznej straty fotosynteticky aktívnych pletív odstránením 80% z ihličia, ktoré pribudlo v skúmanom období [16]. V prípade opadavého smrekovca sa výsledky potvrdili a stimulácia rastu zvýšenou hladinou CO₂ počas troch vegetačných sezón dokazuje limitáciu uhlíkom. Na druhú stranu, v prípade borovice sa stimulácia rastu z prvej sezóny v ďalších sezónach neprejavila. Pri výraznej strate pletív však okolitý vzduch obohatený o CO₂ prispel k rýchlejšej obnove a k zmierneniu dopadu tohto poškodenia, pretože ihlice v ďalšej sezóne neboli až tak skrátene ako v prípade kontrol. To by znamenalo, že borovice sú limitované uhlíkom len príležitostne, pri vážnejších poškodeniach, pričom frekvencia výskytu a miera závažnosti takýchto udalostí určuje obmedzenia v dlhodobom raste prípadne v úmrtnosti [16].

5 Záver

V tejto práci sme identifikovali teplotu ako hlavný klimatický faktor, ktorý určuje polohu prirodzenej hornej hranice lesa. Teplotný priemer vegetačnej sezóny $6,7 \pm 0,8^\circ\text{C}$ je všeobecne uznávaný ako údaj, ktorý najlepšie popisuje polohu hornej hranice lesa, napriek metodickým pochybeniam, ktoré sme tu uviedli. Ako hlavný problém sa javí oddelenie lokálnych, pre dané miesto špecifických, vplyvov od všeobjímajúceho globálneho teplotného limitu pre životnú formu strom. Pri hľadaní špecifickej kumulatívnej teploty môžeme len štatisticky spracovať merania na hornej hranici lesa v lokalitách, ktoré považujeme za prirodzené, klimaticky určené. Výsledky, ktoré sa vymykajú väčšinovému obrazu vylúčime, čím ale spochybíme pôvodný výber stanovišť a tým sa dostávame do argumentačnej slučky. Vzhľadom na množstvo dostupných dát je jednoznačné oddelenie lokálnych faktorov od globálnych resp. určenie miery ich vplyvu neuskutočniteľné. Vyššie uvedený údaj je však cenný a môže slúžiť ako vodítko pre ďalší výskum.

Pokus o priamy test C-limitujúcej hypotézy pomocou obohatenia okolitého vzduchu o CO_2 nepriniesol jednoznačnú odpoveď. Limitácia uhlíkom sa potvrdila v prípade opadavého smrekovca, ale naopak pri borovici sa ukázalo, že nedostatok uhlíku nie je primárnym problémom, čo vedie k hypotéze o limitácii rastu. Napriek tomu, že boli získané viaceré argumenty pre všeobecnú platnosť oboch hypotéz, autori sa často nezhodujú na ich interpretácii. Pravdepodobne je chybou predpokladať, že takýto komplexný problém je čierno-biely a jedna hypotéza je platná a druhá nie. Ak zhrnieme výsledky výskumov, platnosť hypotéz môže byť druhovo špecifická alebo môže byť určujúce o aký typ stromu ide (opadavý, či stálezelený).

Súčasný stav poznania teda stále nepriniesol uspokojivé odpovede k otázkam súvisiacim s určením polohy hornej hranice lesa a príčin, ktoré ju určujú. Pokračujúci výskum by mal byť založený na dobrej medzioborovej spolupráci, pretože čiastočné problémy, ktoré súvisia s týmto fenoménom spadajú do viacerých oborov od geobotaniky, cez fyziológiu rastlín až po klimatológiu.

6 Bibliografia

- [1] **ABBE, E. C.** *Botanical results of the Grenfell-Forbes northern Labrador expedition, 1931.* Gray Herbarium of Harvard University, 1936.
- [2] **ARMAND, A. D.** *Sharp and gradual mountain timberlines as a result of species interaction.* Landscape boundaries. Springer New York, 1992. p. 360-378.
- [3] **ARNO, S. F.; HAMMERLY, R. P.** *Timberline: mountain and arctic forest frontiers.* The Mountaineers, 1984.
- [4] **BADER, M. Y.; RIETKERK, M.; BREGT, A. K.** *Vegetation structure and temperature regimes of tropical alpine treelines.* Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2007, 39.3: 353-364.
- [5] **BARTHLOTT, W.; LAUER, W.; PLACKE, A.** *Global Distribution of Species Diversity in Vascular Plants: Towards A World Map Of Phytodiversity (Globale Verteilung der Artenvielfalt Höherer Pflanzen: Vorarbeiten zu einer Weltkarte der Phytodiversität).* Erdkunde, 1996, 317-327.
- [6] **BROCKMANN-JEROSCH, H.** *Baumgrenze und Klimacharakter.* Rascher, 1919.
- [7] **CHAPIN, F. S.; SCHULZE, E. D.; MOONEY, H. A.** *The ecology and economics of storage in plants.* Annual review of ecology and systematics, 1990, 423-447.
- [8] **DÄNIKER, A.** *Biologische Studien über Baum- und Waldgrenze: insbesondere über die klimatischen Ursachen und deren Zusammenhänge.* Fretz, 1923.
- [9] **DAUBENMIRE, R. F.** *Vegetational zonation in the Rocky Mountains.* The Botanical Review, 1943, 9.6: 325-393.
- [10] **DOMISCH, T.; FINÉR, L.; LEHTO, T.** *Effects of soil temperature on biomass and carbohydrate allocation in Scots pine (*Pinus sylvestris*) seedlings at the beginning of the growing season.* Tree Physiology, 2001, 21.7: 465-472.
- [11] **ELLENBERG, H.** *Man's influence on tropical mountain ecosystems in South America.* Journal of Ecology, 1979, 67.2: 401-16.
- [12] **GERMINO, M. J.; SMITH, W. K.** *Sky exposure, crown architecture, and low-temperature photoinhibition in conifer seedlings at alpine treeline.* Plant, Cell & Environment, 1999, 22.4: 407-415.
- [13] **GERMINO, M. J.; SMITH, W. K.; RESOR, A. C.** *Conifer seedling distribution and survival in an alpine-treeline ecotone.* Plant Ecology, 2002, 162.2: 157-168.
- [14] **GRACE, J.; BERNINGER, F.; NAGY, L.** *Impacts of climate change on the tree line.* Annals of Botany, 2002, 90.4: 537-544.
- [15] **HAN, F.; YAO, Y.; DAI, S.; WANG, C.; SUN, R.; XU, J.; ZHANG, B.** *Mass elevation effect and its forcing on timberline altitude.* Journal of geographical Sciences, 2012, 22.4: 609-616.

- [16] **HANDA, I. T.; KÖRNER, C.; HÄTTENSCHWILER, S.** *A test of the treeline carbon limitation hypothesis by in situ CO₂ enrichment and defoliation.* Ecology, 2005, 86.5: 1288-1300.
- [17] **HARSCH, M. A.; HULME, P. E.; MCGLONE, M. S.; DUNCAN, R. P.** *Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming.* Ecology letters, 2009, 12.10: 1040-1049.
- [18] **HARSCH, M. A.; BADER, M. Y.** *Treeline form—a potential key to understanding treeline dynamics.* Global Ecology and Biogeography, 2011, 20.4: 582-596.
- [19] **HÄTTENSCHWILER, S.; HANDA, I. T.; EGLI, L.; ASSHOFF, R.; AMMANN, W.; KÖRNER, C.** *Atmospheric CO₂ enrichment of alpine treeline conifers.* New Phytologist, 2002, 156.3: 363-375.
- [20] **HERMES, K.** *Die Lage der oberen Waldgrenze in den Gebirgen der Erde und ihr Abstand zur Schneegrenze.* 1955. VIII-j-277 S, 4.
- [21] **HOCH, G.; KÖRNER, C.** *The carbon charging of pines at the climatic treeline: a global comparison.* Oecologia, 2003, 135.1: 10-21.
- [22] **Hoch, G.; KÖRNER, C.** *Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line.* Global Ecology and Biogeography, 2012, 21.8: 861-871.
- [23] **HOLTMEIER, F.; BROLL, G.** *Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales.* Global Ecology and Biogeography, 2005, 14.5: 395-410.
- [24] **HOLTMEIER, F.; BROLL, G.** *Treeline advance-driving processes and adverse factors.* Landscape Online, 2007, 1: 1-33.
- [25] **JOBBAGY, E. G.; JACKSON, R. B.** *Global controls of forest line elevation in the northern and southern hemispheres.* Global Ecology and Biogeography, 2000, 9.3: 253-268.
- [26] **KARLSSON, P. S.; WEIH, M.** *Soil temperatures near the distribution limit of the mountain birch (*Betula pubescens* ssp. *czerepanovii*): Implications for seedling nitrogen economy and survival.* Arctic, Antarctic, and Alpine Research, 2001, 88-92.
- [27] **KÖRNER, C.** *Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations.* Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. Springer Berlin Heidelberg, 1995, 45-62.
- [28] **KÖRNER, C.** *A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation.* Oecologia, 1998, 115.4: 445-459.
- [29] **KÖRNER, C.** *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems, with 47 tables.* Springer Science & Business Media, 2003.
- [30] **KÖRNER, C.** *The use of ‘altitude’ in ecological research.* Trends in ecology & evolution, 2007, 22.11: 569-574.
- [31] **KÖRNER, C.** *Climatic treelines: conventions, global patterns, causes (Klimatische Baumgrenzen: Konventionen, globale Muster, Ursachen).* Erdkunde, 2007, 316-324.

- [32] **KÖRNER, C.; PAULSEN, J.** *A world-wide study of high altitude treeline temperatures.* Journal of Biogeography, 2004, 31.5: 713-732.
- [33] **LEUSCHNER, C.** *Timberline and alpine vegetation on the tropical and warm-temperate oceanic islands of the world: elevation, structure and floristics.* Vegetatio, 1996, 123.2: 193-206.
- [34] **LOPUSHINSKY, W.; MAX, T. A.** *Effect of soil temperature on root and shoot growth and on budburst timing in conifer seedling transplants.* New Forests, 1990, 4.2: 107-124.
- [35] **LYR, H.; GARBE, V.** *Influence of root temperature on growth of Pinus sylvestris, Fagus sylvatica, Tilia cordata and Quercus robur.* Trees, 1995, 9.4: 220-223.
- [36] **SOLFJELD, I.; JOHNSEN, Ø.** *The influence of root-zone temperature on growth of Betula pendula Roth.* Trees, 2006, 20.3: 320-328.
- [37] **MACIAS-FAURIA, M.; JOHNSON, E. A.** *Warming-induced upslope advance of subalpine forest is severely limited by geomorphic processes.* Proceedings of the National Academy of Sciences, 2013, 110.20: 8117-8122.
- [38] **MALYSHEV, L. I.** *Levels of the upper forest boundary in northern Asia.* Vegetatio, 1993, 109.2: 175-186.
- [39] **MIEHE, G.; MIEHE, S.** *Comparative High Mountain Research on the Treeline Ecotone under Human Impact: Carl Troll's "Asymmetrical Zonation of the Humid Vegetation Types of the World" of 1948 Reconsidered.* Erdkunde, 2000, 34-50.
- [40] **OHSAWA, M.** *An interpretation of latitudinal patterns of forest limits in south and east Asian mountains.* The Journal of Ecology, 1990, 326-339.
- [41] **PACKER, J. G.** *Differentiation and dispersal in alpine floras.* Arctic and Alpine Research, 1974, 117-128.
- [42] **PAULSEN, J.; KÖRNER, C.** *GIS-analysis of tree-line elevation in the Swiss Alps suggests no exposure effect.* Journal of Vegetation Science, 2001, 12.6: 817-824.
- [43] **RICKEBUSCH, S.; LISCHKE, H.; BUGMANN, H.; GUISAN, A.; ZIMMERMANN, N. E.** *Understanding the low-temperature limitations to forest growth through calibration of a forest dynamics model with tree-ring data.* Forest Ecology and Management, 2007, 246.2: 251-263.
- [44] **SCHERRER, D.; KÖRNER, C.** *Topographically controlled thermal-habitat differentiation buffers alpine plant diversity against climate warming.* Journal of biogeography, 2011, 38.2: 406-416.
- [45] **SHI, P.; KÖRNER, Ch; HOCH, G.** *A test of the growth-limitation theory for alpine tree line formation in evergreen and deciduous taxa of the eastern Himalayas.* Functional Ecology, 2008, 22.2: 213-220.
- [46] **SMITH, A. P.; YOUNG, T. P.** *Tropical alpine plant ecology.* Annual Review of Ecology and Systematics, 1987, 137-158.

- [47] **SMITH, W. K.; GERMINO, M. J.; HANCOCK, T. E.; JOHNSON, D. M.** *Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines.* Tree physiology, 2003, 23.16: 1101-1112.
- [48] **SVEINBJÖRNSSON, B.** *North American and European treelines: external forces and internal processes controlling position.* AMBIO: a Journal of the Human Environment, 2000, 29.7: 388-395.
- [49] **TRANQUILLINI, W.** *Physiological ecology of the alpine timberline. Tree existence at high altitudes with special reference to the European Alps.* Springer-Verlag., 1979.
- [50] **TROLL, C.** *The upper timberlines in different climatic zones.* Arctic and Alpine Research, 1973, A3-A18.
- [51] **WARDLE, P.** *Alpine timberlines. Arctic and alpine environments.* Methuen, London, 1974, 371-402.
- [52] **WEBSTER, G. L.** *The altitudinal limits of vascular plants.* Ecology, 1961, 587-590.