

Univerzita Karlova

Přírodovědecká fakulta

Katedra fyzické geografie a geoekologie

VARIABILITA RŮSTU A ZMĚN POKRYVNOSTI DŘEVIN NA HORNÍ

HRANICI LESA

Václav Tremel

HABILITAČNÍ PRÁCE



Praha, 2016

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat především rodině za toleranci a pak také celé řadě spolupracovníků, kteří se podíleli na vzniku jednotlivých publikací. Jmenovitě uvádím své doktorandy T. Ponocnou, J. Kašpara a J. Tumajera, dík patří také všem diplomantům. Nejbližšími spolupracovníky z řad akademiků mne pak byli M. Šenfelder, T. Chuman, V. Gryc, Z. Engel, M. Křížek a U. Büntgen. Práce byla umožněna díky institucionální podpoře výzkumného záměru a později programu PRVOUK, významným impulsem byla podpora GA ČR.

Obsah

1. Úvod	4
1.1 Cíle práce a její postavení v kontextu fyzické geografie	4
1.2 Faktory determinující polohu horní hranice lesa	5
1.3 Konkrétní definice horní hranice lesa	7
2. Metody výzkumu variability růstu a změn pokryvnosti dřevin na horní hranici lesa	8
2.1 Růst stromů na horní hranici lesa	8
2.2 Změna polohy horní hranice lesa	9
3. Hlavní výsledky	9
3.1 Odezva růstu smrku na fluktuace teplotních podmínek na horní hranici lesa	9
3.2 Změny polohy horní hranice lesa– vliv přírodních faktorů a lidských impaktů	16
3.3 Další faktory ovlivňující polohu horní hranice lesa – kompetice a disturbance	19
4. Závěr	22
5. Seznam citované literatury	26
6. Publikované části habilitační práce	34

Publikace 1: Kašpar J., Tremel V. 2016. Thermal characteristics of alpine treelines in Central Europe north of the Alps. *Climate Research* 68: 1-12.

Publikace 2: Tremel V., Ponocná, T., Büntgen, U. 2012. Growth trends and temperature responses of treeline Norway spruce in the Czech-Polish Sudetes Mountains. *Climate Research* 55: 91-103.

Publikace 3: Tremel V., Kašpar, J., Kuželová, H., Gryc, V. 2015. Differences in intra-annual wood formation in *Picea abies* across the treeline ecotone, Giant Mountains, Czech Republic. *Trees - Structure and Function* 29: 515-526.

Publikace 4: Ponocná T., Spyt B., Kaczka R., Büntgen U. Tremel V. 2016. Growth trends and climate responses of Norway spruce along elevational gradients in East-Central Europe. *Trees-Structure and Function* 30:1633–1646.

Publikace 5: Tremel V., Ponocná, T., King, G., Büntgen, U. 2015. A new tree-ring-based summer temperature reconstruction over the last three centuries for east-central Europe. *International Journal of Climatology* 35: 3160-3171.

Publikace 6: Engel Z., Nývlt D., Křížek M., Tremel V., Jankovská V., Lisá L. 2010. Sedimentary evidence of landscape and climate history since the end of MIS 3 in the Krkonoše Mountains, Czech Republic. *Quaternary Science Reviews* 29: 913-927.

Publikace 7: Novák J., Petr L., Tremel V., 2010: Late-Holocene human-induced changes to the extent of alpine areas in the East Sudetes, Central Europe. *The Holocene* 20: 895-905.

Publikace 8: Tremel V., Chuman, T. 2015. Ecotonal dynamics of the altitudinal forest limit are affected by terrain and vegetation structure variables: An example from the Sudetes Mountains in Central Europe. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 47: 133-146.

Publikace 9: Tremł V., Šenfěldr M., Chuman T., Ponocná T. & Demková K. 2016. 20th century treeline ecotone advance in the Sudetes Mountains (Central Europe) was induced by agricultural land abandonment rather than climate change. *Journal of Vegetation Science* Doi: 10.1111/jvs.12448.

Publikace 10: Šenfěldr, M., Tremł, V., Maděra, P., Volařík, D. 2014. Effects of Prostrate Dwarf Pine on Norway Spruce Clonal Groups in the Treeline Ecotone of the Hrubý Jeseník Mountains, Czech Republic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 46: 430-440.

Publikace 11: Tremł, V., Wild, J., Chuman, T., Potůčková, M. 2010. Assessing the change in cover of non-indigenous dwarf-pine using aerial photographs, a case study from the Hrubý Jeseník Mts., the Sudetes. *Journal of Landscape Ecology* 3/2: 90-104.

Publikace 12: Tumajer, J, Tremł, V. 2015. Reconstruction ability of dendrochronology in dating avalanche events in the Giant Mountains, Czech Republic. *Dendrochronologia* 34: 1-9.

1. Úvod

1.1 Cíle práce a její postavení v kontextu fyzické geografie

Nedílnou součástí fyzické geografie je biogeografie. Její náplní je vysvětlit rozšíření druhů či společenstev pomocí geografických faktorů a popsat prostorové charakteristiky areálů druhů, společenstev či biotopů (MacDonald 2003, Kent 2007). Jedním z typových jevů, kterým se biogeografie věnuje, jsou hranice společenstev nebo biotopů, dané interakcemi mezi organismy, disturbancemi či environmentálními gradienty (tzv. ekotony či ekokliny¹, Lomolino et al. 2004). Tato rozhraní mohou být vylišována na různých prostorových úrovních, od globálních (hranice biotopů) po lokální (hranice fytoocenóz). Ekotonům byla dosud ve fyzické geografii věnována relativně malá pozornost, ačkoliv koncepty biotopů a společenstev a jejich hranic jsou jedním z paradigmat biogeografie a potenciálním nástrojem k definování „prostoru“ ve fyzické geografii obecně (Kent 2009).

Ekotony jsou podmíněny jednotlivými faktory určujícími existenci konkrétních hraničících společenstev či interakcí těchto faktorů (Delcourt et Delcourt 1992, Myer 2012). Mezi takové faktory patří rozdílné nároky společenstev na zdroje (živiny, teplota, dostupnost vody), strategie vyrovnávání se s disturbancemi (resistance, resilience), stáří disturbancí či jejich presence/absence a také dynamika a schopnost disperze druhů, zejména těch, které jsou v daném společenstvu dominantní (Hufkens et al. 2009). Důležitým faktorem pro vznik ekotonů jsou také kompetiční vlastnosti druhů organismů (Delcourt et Delcourt 1992, Gosz 1991). Typickými příklady ekotonů jsou přechody mezi lesem a bezlesem a jednou z takových přechodových zón je také horní či polární hranice lesa. Horní/polární hranice lesa je rozhraním společenstev primárně determinovaným rozdílnými potřebami zdrojů (teplo) stromové a bylinné (případně křovinné) vegetace (Körner 2012a). Podstatnou roli však hrají i další faktory jako jsou disturbance, kompetice či facilitace, schopnost disperze stromových druhů (Holtmeier 2009). Horní či polární hranice lesa je vegetačním rozhraním, které můžeme vylišit na globální úrovni, kde odděluje biomy boreálních či opadavých temperátních lesů od biomu tundry nebo na regionální a nižších úrovních. Zde se typicky jedná o horní hranice lesa oddělující vegetační stupeň montánních lesů a stupeň horské tundry, popř. tropických alpických ekosystémů.

Poloha ekotonu horní hranice lesa je řízena zejména tepelnými podmínkami, a proto i její změny v čase zpravidla odrážejí klimatické (teplotní) oscilace (Heiri et al. 2006). Současný rychlý vzestup teplot vzduchu se projevuje různě intenzivním vzestupem hranice lesa (Harsch et al. 2009). Změny polohy hranice lesa jsou jedním z nejviditelnějších projevů klimatických změn (Walther a kol. 2002). Vedle názorné odezvy vegetace na klimatické změny je však důležité studovat dynamiku horní či polární hranice lesa i z dalších důvodů. Vzestup hranice lesa může ohrožovat existenci druhů organismů striktně vázaných na alpské bezlesí (Greenwood et Jump 2014) i diverzitu tvarů reliéfu vázaných na bezlesí (Treml et Křížek 2006). Největší měrou se toto ohrožení týká pohoří, kde má současná alpská zóna jen velmi omezený rozsah (Theurillat et Guisan 2001). Dalším důsledkem vzestupu teplot a posunu hranice lesa je nárůst biomasy dřeva

¹ Ekoklinou je označována přechodová zóna mezi společenstvy podél environmentálního gradientu (Lomolino et al. 2004). V novější literatuře je tento termín buď zaměňován s termínem „ekoton“ nebo je vyčleňován jako podmnožina termínu „ekoton“. V souladu s tímto trendem budu v práci pro horní hranici lesa používat termín „ekoton“.

v ekosystémech při horní nebo polární hranici lesa a tím i vyšší propad uhlíku z atmosféry, což má zprostředkovaně vliv na klimatický systém Země (Hyvönen et al. 2007). V neposlední řadě ovlivňují posuny hranice lesa také albedo zemského povrchu, které se snižuje ve srovnání s alpinskou vegetací, a rozsáhlé posuny hranice lesa do vyšších nadmořských výšek či zeměpisných šířek tak mohou bezprostředně ovlivňovat regionální klima (Betts 2000).

Ve světové literatuře je nejvíce pozornosti věnováno horní hranici lesa v geologicky mladých pohořích, zpravidla velehorách, kde hranice lesa typicky probíhá ve středních částech svahů, daleko od vrcholových poloh (např. Holtmeier 2009, Körner 2012a). Nezanedbatelnou část hranic lesa ve světovém měřítku však tvoří i ekotony, které se nacházejí relativně blízko vrcholových oblastí. Jako příklad mohou sloužit významné části horstev arкто-alpínské tundry, části Skalistých hor, středohory střední Evropy, Karpaty, části Uralu, horské systémy Sibiře nebo horstva japonských ostrovů. V těchto oblastech mají pravděpodobně velký vliv na umístění horní hranice lesa orograficky modifikované gradienty teplot povrchu vegetace ve vrcholových částech pohoří (Aulitzky 1967, Whitesides et Butler 2011, Irl et al. 2015, Takahashi 2014).

Vysoké Sudety (Krkonoše, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník) a navazující horská pásma Západních Karpat jsou dobrým modelem pohoří, kde horní hranice lesa probíhá blízko vrcholových oblastí (např. Jeník 1961, Plesník 1971). Alpínská oblast zde má charakter ostrovů, které jsou ve středoevropském kontextu velmi významné z hlediska biodiverzity a výskytu endemických či reliktních druhů rostlin a bezobratlých (Jeník 1961, Zeidler et al. 2012, Bílá et al. 2016). Posun hranice lesa vzhůru znamená vážné ohrožení těchto druhů striktně vázaných na alpínské bezlesí. Evidované vzestupy průměrných ročních teplot vzduchu v horských oblastech střední Evropy (horské celky rozložené zhruba kolem padesáté rovnoběžky severní šířky od Harzu po Vysoké Tatry) se pohybují v rozsahu +0.8 až +1.2°C/100 let (Weber et al. 1997, Bokwa et al. 2013, Migala et al. 2016). Je tedy odůvodněný předpoklad, že by se tento vzestup měl projevit i posunem horní hranice lesa. Dalším významným faktorem ovlivňujícím polohu hranice lesa v těchto oblastech jsou antropogenní disturbance, zejména historické zemědělské a lesnické využívání horských poloh (Lokvenc 1995, Kozak 2003). Tento faktor je na rozdíl od teplot vzduchu nesystematického rázu a jeho intenzita byla silně lokálně a regionálně proměnlivá.

V předkládané habilitační práci jsem se věnoval faktorům, které specificky ovlivňují polohu a posuny horní hranice lesa v pohořích, kde hranice lesa leží blízko vrcholových oblastí a je tedy pod vlivem „vrcholových“ klimatických podmínek, někdy označovaných jako tzv. vrcholový efekt (Aulitzky 1967, Körner 2012a). Obecným cílem práce je definovat faktory, které determinují polohu horní hranice lesa v pohořích, kde probíhá blízko vrcholových oblastí. Hlavním regionálně orientovaným cílem habilitační práce je popsat změny polohy hranice lesa v oblasti Vysokých Sudet a stanovit relativní podíl jednotlivých faktorů determinujících současnou polohu horní hranice lesa. V kontextu fyzické geografie se práce zaměřuje na popis faktorů ovlivňujících polohu ekotonu určeného především gradientem fyzicko-geografických podmínek.

1.2 Faktory determinující polohu horní hranici lesa

Faktory ovlivňující polohu horní hranice lesa je možné rozdělit na globálně působící, tj. ty které určují potenciální polohu horní hranice lesa a jí se blíží maximální polohy hranice lesa v daném regionu (Körner 2012a). Pak je tu skupina regionálně a lokálně proměnlivých faktorů,

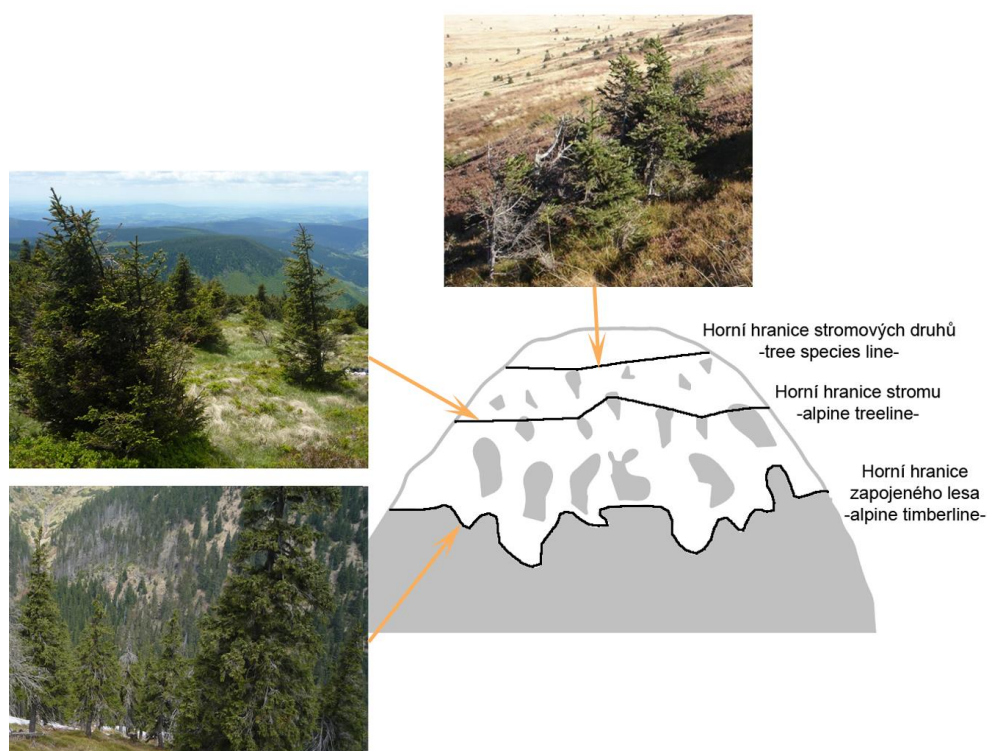
keré ovlivňují většinu ostatních (tj. ne maximálních) poloh hranice lesa (Holtmeier 2009, Harsch et Bader 2011).

Z globálního pohledu je ekoton horní hranice lesa podmíněn poklesem teploty vzduchu s rostoucí nadmořskou výškou a s tím související snižující se dostupností tepla nutného pro vytvoření stromové růstové formy (Körner 1998). Nejvíce přijímaná hypotéza vysvětlující vznik hranice lesa vychází z předpokladu, že nízké teploty během vegetačního období (popř. jeho krátké trvání) limitují tvorbu dřeva, tj. limitují propad vytvořených asimilátů do pletiv, zejména xylému (Körner 1998). Důkazem pro tuto hypotézu jsou zejména vysoké koncentrace nestrukturních cukrů v dřevinách na horní hranici lesa (Hoch et Körner 2012); prahové teploty vzduchu, které vymezují zahájení růstu a které jsou výrazně vyšší než prahové teploty pro fotosyntézu (Grace et al. 2002, Rossi et al. 2008); a přímá vazba mezi teplotou pletiv a syntézou buněčných stěn za dostatku nestrukturních cukrů (Simard et al. 2013). Další skupina hypotéz naopak dává do souvislosti omezený růst stromů na hranici lesa s nízkou intenzitou asimilace, ať již v důsledku nízké intenzity fotosyntézy či špatné dostupnosti dusíku z půdy (Wiley et Helliker 2014, Sullivan et al. 2015). Tyto hypotézy mohou být platné ve specifických případech, avšak dle aktuálního stavu poznání se zdá být lépe zobecnitelná první hypotéza. Tím, že je založená na teplotním limitování růstu, dokáže vysvětlit výskyt nízkých dřevin (keřů), či semenáčků stromů vysoko nad horní hranicí lesa, a to díky rozdílným mikroklimatickým podmínkám pro růst nízkých (byliny, keře, semenáčky) a vysokých rostlin (stromy) (Körner et Paulsen 2004). Vysoké rostliny málo profitují z prohřáté přízemní vrstvy vzduchu a teploty jejich povrchu jsou ve vegetační sezóně nižší (James et al. 1994, Trembl et Banaš 2008). Dalším podstatným faktorem je, že velké stromy zastíňují a tím i ochlazují svoji kořenovou zónu a mají velkou teplotní setrvačnost kmene, která na jaře vede k pozdějšímu zahájení tvorby dřeva (Paulsen et al. 2000, Mayr et al. 2006).

Mnoho faktorů ovlivňuje polohu horní hranice lesa na regionální či lokální úrovni. Tyto faktory způsobují snížení horní hranice lesa oproti její potenciální poloze. Mechanismus jejich působení popsali v konceptu tzv. „forem horní hranice lesa“ Harsch et Bader (2011). Tito autoři definují čtyři základní formy hranice lesa (difúzní, klečová, stromových skupinek, s ostrým přechodem), které se liší způsobem limitování existence stromů. Mezi limitující mechanismy patří limitování růstu, limitování generativního zmlazování a limitování ztrátou biomasy (Harsch et Bader 2011). Tyto mechanismy jsou důsledkem gradientů mikroklimatických charakteristik podél gradientu nadmořské výšky. Jde zejména o gradienty teploty vzduchu, radiace (resp. nočního radiačního ochlazování a denního radiačního ohřevu), větrného proudění a dostupnosti vláhy v půdě (Holtmeier 2009, Harsch et Bader 2011). Určitý vliv mají na horní hranici lesa i disturbance, které působí pozitivně při vytváření plošek odkryté minerální půdy v zapojených bylinných či křovitých porostech, a podporují tak generativní zmlazení stromů (Tingstad et al. 2015). Efekt disturbancí však může být i negativní, např. v důsledku odstraňování stromů z hranice lesa rychlými svahovými pohyby (Trembl 2007). Podstatným faktorem je pastevní tlak herbivorů, zejména v oblastech s jejich vysokou koncentrací (např. stáda sobů či karibu v arkticko-alpínských oblastech Skandinávie, Laponska a Labradoru, Speed et al. 2010). Velká část horních hranic lesa v Evropě, Asii či Africe je pod dlouhodobým vlivem lidských disturbancí (Miehe et Miehe 2000, Carnelli et al. 2004, Améztegui et al. 2010).

V působení regionálních a lokálních faktorů na horní hranici lesa lze vysledovat specifické rozdělení jejich výskytu na Zemi. Teplota bývá hlavním a často jediným řídicím faktorem

existence horní hranice lesa ve vysokých, geologicky mladých pohořích vlhkých tropů a ve vlhčích velehorách temperátní a boreální zóny (Oberhuber 2004, Frank et Esper 2005, Esper et al. 2014). K teplotnímu limitu se přidává limit dostupné půdní vláhy, a to zejména subtropích, a v kontinentálních oblastech temperátní zóny (González de Andrés et al. 2015, Piper et al. 2016). V těchto oblastech hraje významnou roli při limitování růstu a přežívání semenáčků dřevin také noční radiční ochlazování (Smith et al. 2003). V oceánských oblastech (ostrovní pohoří) a v geologicky starších (oblých) pohořích temperátní a boreální zóny (arkto-alpínská pohoří), kde probíhá horní hranice lesa blízko vrcholových oblastí, pak relativně velkou roli hraje silné větrné proudění ovlivňující mikroklima stromů a ztrátu jejich biomasy obrusem (Kullman 2005, Autio et Colpaert 2005, Cairns 2005, Resler et al. 2005, Holtmeier 2009, Takahashi 2014). **Těmito pohořími se především zabývám v habilitační práci.**



Obrázek 1. Ekoton horní hranice lesa a dílčí vymezené linie. Upraveno podle Körner (2007).

1.3 Konkrétní definice horní hranice lesa

Horní hranice lesa je přechodová zóna mezi zapojeným horským lesem a alpským bezlesím (Körner 2007). Díky tomu, že jde o různě širokou zónu, je z důvodů popisu a mapování horní hranice lesa snaha tento ekoton exaktně vymežit a aproximovat linií (Obrázek 1). Hlavními kritérii pro vymezení horní hranice lesa jako linie jsou většinou zápoj stromových porostů a výška stromu (viz přehled v Holtmeier 2009). Dolním okrajem ekotonu hranice lesa je horní hranice zapojeného lesa (v angličtině „timberline“, dále v textu jako „**hranice zapojeného lesa**“) definovaná zpravidla zápojem v rozsahu 0,3-0,5 na různě velké ploše a minimální výškou stromu v rozmezí 5-8 m (např. Jeník et Lokvenc 1962, Plesník 1971, Körner 2007, Holtmeier 2009). Jako horní hranice ekotonu je považována horní hranice výskytu zakrslých jedinců stromových druhů (nemusí splňovat definici pro strom, Körner 2007). Zhruba střední pozici mezi těmito dvěma

liniemi zaujímá horní hranice stromových porostů (v angličtině „treeline“, dále v textu jen „**hranice stromu**“) definovaná zejména minimální výškou stromu v rozmezí 2-5 m (Körner 2007). To je pravděpodobně nejpoužívanější konvenční linie pro vymezení horní hranice lesa.

V této práci budu termínem horní hranicí lesa označovat celou přechodovou zónu. Zároveň budu tento termín používat pro všechny horní hranice stromových porostů, na kterých je převažujícím limitujícím faktorem výskytu stromů klima. Jde tedy o rozdílnou filosofii náhledu na horní hranici lesa ve srovnání se studii Christiana Körnera, který chápe horní hranici lesa ve smyslu potenciální linie, kde je růst stromů výlučně limitován teplotou. Na druhou stranu, náhled na definici horní hranice lesa prezentovaný v habilitační práci je shodný s většinou ostatní literatury (Fagre 2009, Holtmeier 2009). V jednotlivých studiích předkládaných v této habilitační práci byla konkrétní definice hranice lesa jako linie do určité míry poplatná typu a rozlišení použitých dat (letecké snímky, terénní údaje, dendrochronologie) a typu řešené otázky.

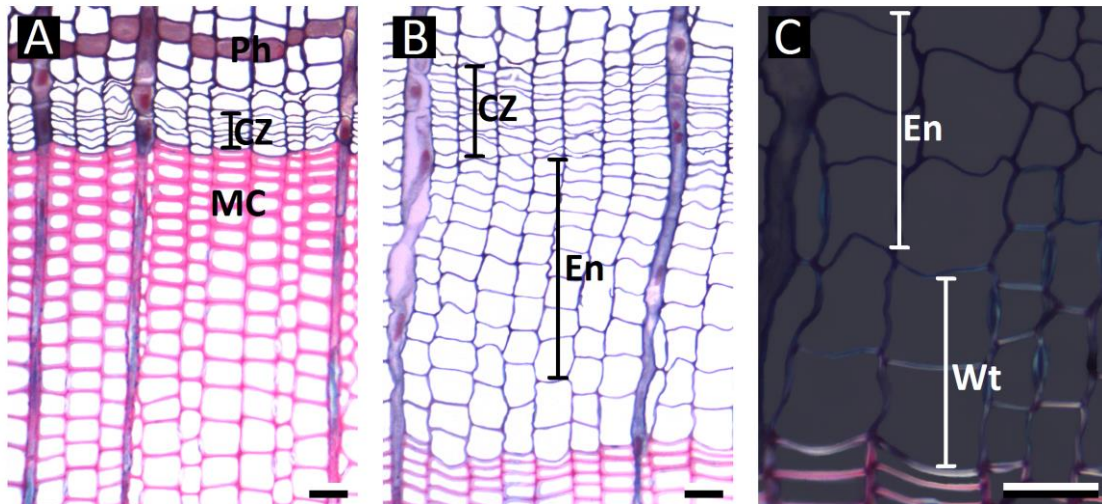
2. Metody výzkumu variability růstu a změn pokryvnosti dřevin na horní hranici lesa

Ve studiích předložených v této práci jsou využívány převážně metody sloužící k popsání růstu stromů na horní hranici lesa a k popsání změn polohy horní hranice lesa. Změny polohy hranice lesa jsou důsledkem změn populační dynamiky stromových druhů a změn jejich růstu (Grace et al. 2002). Různé růstové charakteristiky jsou pak indikátorem intenzity tvorby biomasy stromů na hranici lesa, která by měla citlivě reagovat na fluktuace teplotních poměrů (Körner 1998). Na studovaných horních hranicích lesa byly hlavními analyzovanými dřevinami smrk ztepilý (*Picea abies* [L.] KARST.) a borovice kleč (*Pinus mugo*).

2.1 Růst stromů na horní hranici lesa

Analýza růstu dřevin byla prováděna pomocí dendrochronologických metod a byla zaměřena na radiální růst kmene. Dendrochronologické metody jsou založeny na sestavení letokruhových křivek, jejich datování a standardizaci (Speer 2010). Standardizační metody, které jsme použili, byly zaměřeny buď na zachování vysokofrekvenční (meziroční změny) nebo středně-frekvenční (změny v řádu desítek let) variability růstu (Büntgen et al. 2008, Briffa et Melvin 2011). Dále jsme pomocí dendroklimatických metod extrahovali klimatický signál z letokruhových řad, a to buď pomocí korelace nebo pomocí funkce odezvy (Fritts 2001, Biondi et Waikul 2004). Dendroklimatická rekonstrukce byla prováděna pomocí škálování (Esper et al. 2005).

Metody založené na kombinaci časových řad šířek letokruhů a anatomických indikátorů byly použity pro identifikaci vlivu disturbancí na růst stromů. Za tímto účelem byly vytvářeny chronologie růstových anomálií, jako jsou náhlé růstové změny, výskyt reakčního dřeva, kalusu, či traumatických pryskyřičných kanálků (Stoffel et Bollschweiler 2008, Tumajer et Treml 2013). Samostatnou skupinou metod jsou metody analýzy fenologie dřeva (tzv. xylogeneze), kdy byly na sezónní úrovni sledovány přírůsty a dozrávání tracheid v závislosti na mikroklimatických podmínkách (Rossi et al. 2006, Obrázek 2).



Obrázek 2. Příčné řezy letokruhy smrku ztepilého (*Picea abies*) zachycující různé fenologické fáze tvorby dřeva. (A) Zcela vytvořený letokruh s kambiální zónou (CZ) a zralými buňkami xylému (MC); (B) Tvořící se dřevo v první polovině vegetačního období se zmnoženými buňkami kambiální zóny a zónou zvětšujících se buněk (En), která přechází do buněk s druhotně tloušťnými buněčnými stěnami (wt – detail na obrázku C). Autor: J. Kašpar.

2.2 Změna polohy horní hranice lesa

Změny pokryvnosti dřevin na horní hranici lesa byly analyzovány dendrochronologicky a z leteckých snímků. Pomocí věkových struktur porostů na hranici lesa bylo možné rekonstruovat postupné uchycování stromů na konkrétních plochách v ekotonu hranice lesa a dát ho do vztahu s klimatickými proměnnými či změnami využití území.

Dalším přístupem byla analýza leteckých snímků poskytující vždy v několika časových řezech představu o zápoji dřevinných porostů. K dispozici byly černobílé panchromatické letecké snímky, nejstarší z nich z roku 1936. K získání informace o pokryvnosti stromů byly nejdříve snímky ortorektifikovány, pak segmentovány a následně klasifikovány na základě odstínů šedi, tvaru a velikosti objektů (Coburn et Roberts 2004). Výstupem byl grid stromových porostů a ostatního krajinného pokryvu. U něj pak byla vždy definována klasifikační přesnost (Congalton et Green 1999). V dalších krocích byly běžnými GISovými nástroji analyzovány změny pokryvnosti či změny pozice horních okrajů stromových porostů.

Ve dvou studiích byly pro rekonstrukci polohy hranice lesa použity i paleoekologické metody odvozuující prezenci či absenci stromových druhů z pylového spektra nebo vyvozující nadzemní biomasu dřevin z množství uhlíků uchovaných po požárových událostech v půdě.

3. Hlavní výsledky

3.1 Odezva růstu smrku na fluktuace teplotních podmínek na horní hranici lesa

Teplotní podmínky jsou hlavním limitujícím faktorem existence stromů na jejich horní hranici výskytu. U pohoří, kde je hranice lesa situována blízko vrcholových oblastí, je však u stromů pozorován častý výskyt symptomů ztráty nadzemní biomasy vlivem námrazy či větru (Autio et Colpaert 2005, Holtmeier et Broll 2005, Kullman 2005). To vede k otázce nakolik teplotní a růstové podmínky na takových hranicích lesa odpovídají potenciální hranici lesa v dané

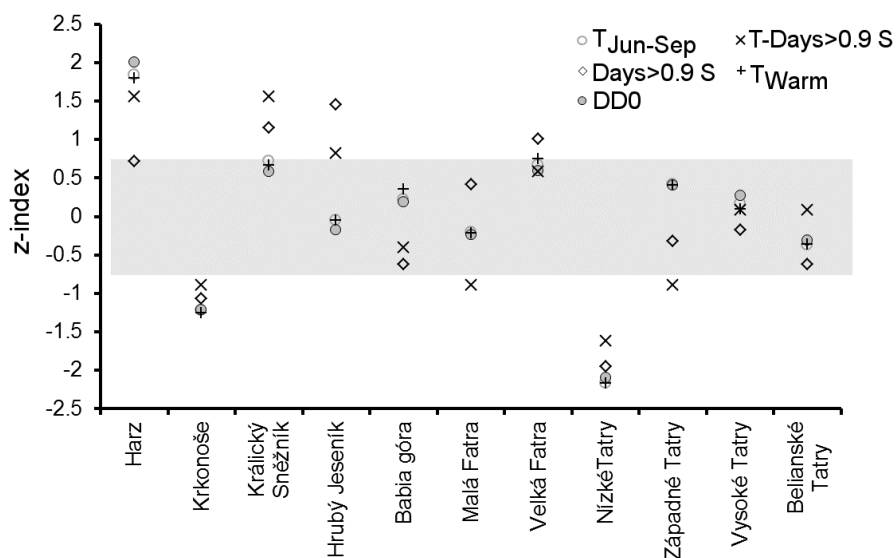
klimatické zóně (Körner 2012a). V našich studiích jsme se proto zaměřili na řešení následujících dílčích otázek: (i) Jak se liší teplotní charakteristiky studovaného typu hranic lesa od hranic lesa situovaných ve středních částech svahů ve vysokých pohořích, např. v Alpách?; (ii) Existují rozdíly v teplotním limitování růstu stromů napříč ekotonem horní hranice lesa (v jeho dolní a horní části) a mezi svahy severní a jižní expozice?; (iii) Jaké jsou prahové teplotní podmínky indukující zahájení tvorby dřeva a její průběh? Liší se tyto podmínky mezi dolním a horním okrajem ekotonu hranice lesa?; (iv) Jaké jsou rozdíly v růstových trendech a v klimatickém signálu² smrku na horní hranici lesa a v montánním stupni?; (v) Jak fluktovaly teplotní podmínky a s nimi růst smrku v posledních staletích? Všechny tyto otázky byly řešeny v kontextu možné odlišnosti limitujících faktorů mezi velehorami převážně alpského typu a pohořími, kde hranice lesa probíhá blízko vrcholových oblastí.

(i) Pro analýzu teplotních poměrů na hranici lesa bylo vybráno 11 pohoří podél padesáté rovnoběžky od Harzu po Belianské Tatry (Harz, Krkonoše, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník, Babia hora, Malá Fatra, Velká Fatra, Západní, Vysoké a Belianské Tatry, Nízké Tatry – [Publikace 1](#)). Tato pohoří se nachází na gradientu termické kontinentality, liší se svojí velikostí (tzv. efektem hmotnosti pohoří, Zhao et al. 2014) a vzdáleností horní hranice lesa (zde reprezentována hranicí stromu) od vrcholových oblastí. Cílem bylo zjistit teplotní charakteristiky jednotlivých hranic stromu a posoudit, jaký je rozsah hodnot těchto teplotních proměnných a zda zjištěné hodnoty leží uvnitř intervalu teplot, ve kterém se předpokládá teplotní limitování růstu stromů v ekotonu horní hranice lesa (Körner et Paulsen 2004, Paulsen et Körner 2014). Teplotní charakteristiky byly zjišťovány pomocí sady teplotních proměnných vybraných klastrovou analýzou z širšího souboru vypočtených teplotních proměnných, které se v literatuře používají pro charakteristiku polohy ekotonu hranice lesa. Vypočetli jsme následující teplotní proměnné: průměrná teplota vzduchu nejteplejšího měsíce, průměrná teplota vzduchu období červen-srpen, teplotní sumy teplot vzduchu vyšších než 0°C, průměrná teplota souvislého období bez sněhové pokrývky s vyšší denní průměrnou teplotou než 0.9°C a délka tohoto období (Schmitt et al. 2004, Rossi et al. 2007, Gehrig-Fasel et al. 2008, Körner et al. 2011, Paulsen et Körner 2014).

Naše výsledky ukazují, že poloha horní hranice stromu stoupá podél padesáté rovnoběžky zhruba o 94 m na 100 km směrem k východu jako důsledek zvyšujících se izoterm teplot vegetačního období vlivem rostoucí hmotnosti pohoří a termické kontinentality. Výšky hranice stromu sahají od 1100 m v Harzu (10° v.d.) po 1800 m v Belianských a Vysokých Tatrách (20° v.d.). Hodnoty teplotních proměnných se mezi většinou studovaných pohoří významně nelišily. Ve čtyřech pohořích však byly hranice stromu v některé z teplotních charakteristik významně teplejší než průměr. Platilo to pro Harz, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník a Velkou Fatru (Obrázek 3). V těchto pohořích je hranice stromu situována pod průměrnou izotermou odpovídající potenciální hranici stromu a její pozice je zde kromě teplot pravděpodobně limitována i dalšími faktory (ztráta biomasy, disturbance). V porovnání s hranicí stromu v Alpách byly hodnoty teplotních proměnných podobné, bereme-li v úvahu celou délku vegetačního období, nebo vyšší, bereme-li v úvahu teploty za fixní stanovené období nebo teploty založené na sumách nad 0°C. Z teplotních proměnných charakterizujících polohu hranice lesa vykazovala nejnižší variabilitu

² Klimatickým signálem je myšlena síla vztahu mezi růstovou proměnnou a klimatickou proměnnou a sezonalita tohoto vztahu (Fritts 2001).

průměrná teplota souvislého období bez sněhové pokrývky s vyšší denní průměrnou teplotou než 0.9°C. Naše analýza poukázala na pohoří, kde se výška hranice stromu blíží své potenciální poloze a pohoří, kde je současná výška hranice stromu oproti její potenciální poloze významně snižena (zejména Harz a Velká Fatra, částečně též Hrubý Jeseník a Králický Sněžník).

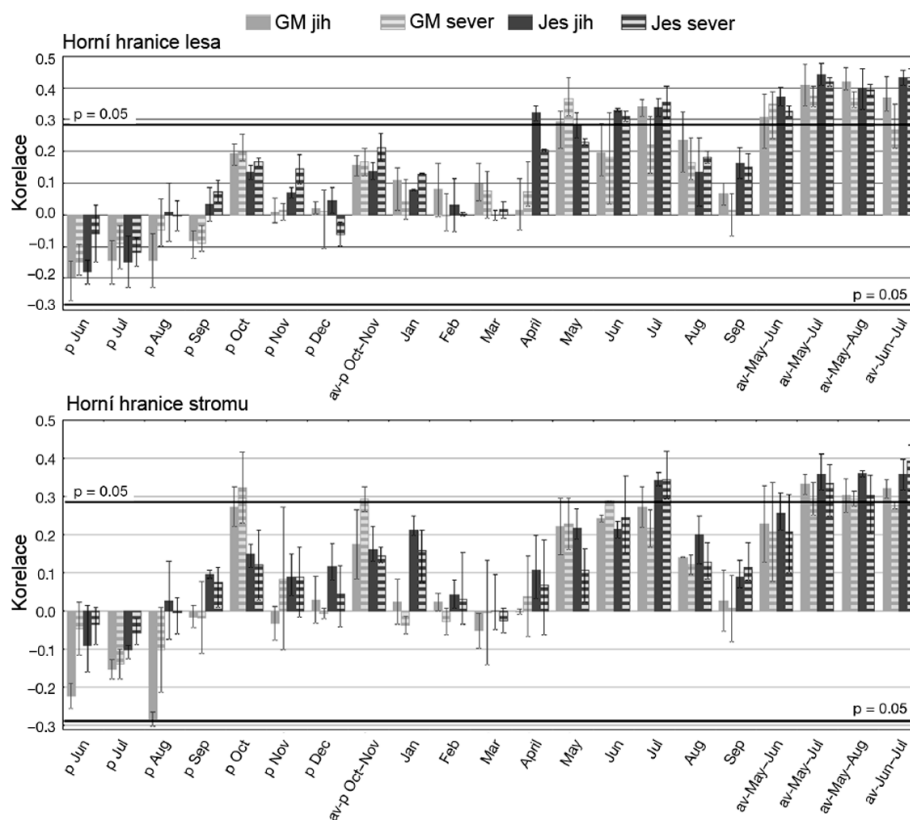


Obrázek 3: Porovnání vypočtených teplotních proměnných charakterizujících horní hranici stromu v pohořích střední Evropy severně od Alp. Kvůli porovnatelnosti byly jejich hodnoty z-transformovány (všechny proměnné mají průměr = 0 a $\sigma=1$). Šedý pruh označuje interval hodnot, v rámci kterého se hodnoty proměnných neliší významně od průměru všech pohoří ($p < 0.05$). Vysvětlivky: T Jun-Sep ... průměrná teplota vzduchu období červen-září; T Warm ... průměrná teplota nejteplejšího měsíce; T-Days>0.9 S ... průměrná teplota vzduchu období vymezeného prahovými denními průměry 0.9 °C a absencí sněhu; Days>0.9 S ... délka období vymezeného prahovými denními průměry 0.9 °C a absencí sněhu; DD0 ... sumy průměrných denních teplot vyšších než 0°C.

(ii) Relativně dobře známé z alpských pohoří jsou efekty nadmořské výšky na růst stromů (čím vyšší nadmořská výška, tím silnější klimatický signál, Fritts 2001) a efekty expozice svahu na klimatický signál (Leonelli et al. 2009, Salzer et al. 2014). Otázkou však je, zda jsou tyto efekty všeobecně platné nebo je situace v pohořích s hranicí lesa situovanou blízko vrcholových oblastí odlišná (**Publikace 2**).

K řešení této otázky jsme sestavili celkem 22 letokruhových chronologií smrku zteplého z ekotonu horní hranice lesa v Krkonoších a Hrubém Jeseníku pokrývajících severní a jižní svahy (expoziční efekt) a horní a dolní část ekotonu hranice lesa (efekt nadmořské výšky). U těchto chronologií jsme pak zkoumali rozdíly v klimatickém signálu a v růstových trendech. Výsledky ukázaly, že klimatický signál všech chronologií shodně vykazuje závislost na teplotách června a července (Obrázek 4). Expozice svahu neměla na klimatický signál vliv, což potvrzuje přímá měření teplotních charakteristik v ekotonu horní hranice lesa (Tremel et Banaš 2008). Tato teplotní měření rovněž ukázala minimální vliv expozice svahu ke slunečnímu záření na fyziologicky relevantní teplotní charakteristiky - půdní teploty kořenové zóny a teploty vzduchu u vzrostných vrcholů smrku. Pokud srovnáme horní a dolní část ekotonu hranice lesa, tak v horní

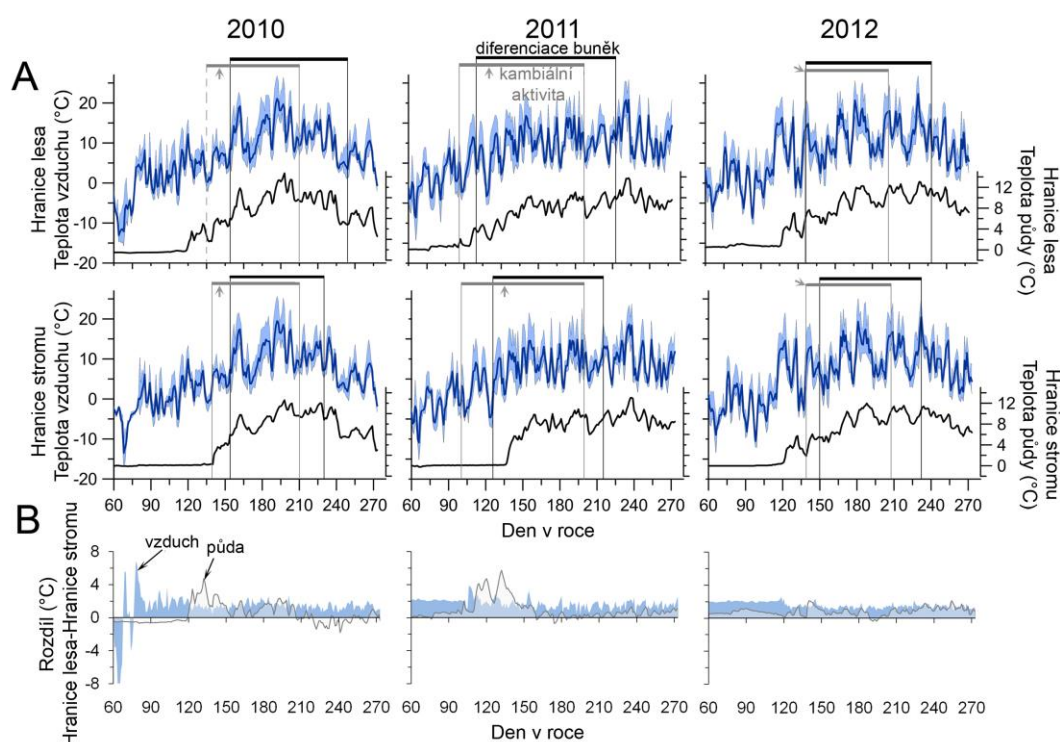
části měly na radiální růst větší vliv říjnové teploty sezóny předcházející vytvoření letokruhu. To je období, kdy se vytvářené asimiláty ukládají jako zásobní cukry, které se využijí na počátku následující vegetační sezóny (Oberhuber 2004). Na horním okraji ekotonu hranice lesa je tedy množství těchto zásob více limitující než na jeho dolním okraji. Zároveň byl v horní části ekotonu ve srovnání s dolním okrajem klimatický signál v letokruzích slabší, což vysvětlujeme větší rolí jiných faktorů než je teplota, například intenzivní ztrátou biomasy vlivem obrusu listů, prýtu. Důležitým zjištěním je také postupná změna klimatického signálu u většiny chronologií v průběhu studovaného období 1910-2010. Zatímco vliv teplot vrcholu vegetační sezóny je víceméně stabilní, klesá vliv teplot října sezóny předcházející vzniku letokruhu a naopak roste vliv teplot začátku vegetačního období (květen). To lze pravděpodobně vysvětlit prodlužující se vegetační sezónou – růst je v současné době často zahajován již začátkem května (Tremli et al. 2015 – Publikace 3). Jak na dolním, tak na horním okraji ekotonu hranice lesa jsou současné šířky letokruhů (2001-2010) stejné nebo větší než maximální šířky letokruhů ve 20. století, což ukazuje na vysokou aktuální růstovou vitalitu smrku. Její hlavní příčinou jsou rostoucí teploty vzduchu.



Obrázek 4: Korelace mezi teplotními proměnnými a letokruhovými indexy. Sloupce udávají průměrné hodnoty korelací, chybové úsečky udávají směrodatnou odchylku korelačních koeficientů. Zkratky: GM ... Krkonoše; Jes ... Hrubý Jeseník.

(iii) Pro detailní porozumění vlivu teploty prostředí na růst stromů je třeba kromě retrospektivních studií korelujících teplotní proměnné s ukazateli produktivity stromů analyzovat i vliv přímo měřených mikroklimatických podmínek na růst stromů ve vyšším časovém rozlišení v průběhu růstové sezóny (**Publikace 3**). Takovou možnost poskytuje studium fenologie dřeva, tj.

analýza intenzity a délky trvání tvorby dřeva včetně jednotlivých fází maturace buněk xylému ve vztahu k teplotním poměrům. V práci Treml et al. 2012 (Publikace 2) jsme zjistili, že klimatický signál smrku v ekotonu hranice lesa je ovlivněn zejména gradientem nadmořské výšky. Proto jsme dále detailně analyzovali tvorbu dřeva a mikroklimatické poměry na dvou stanovištích umístěných v dolní (hranice zapojeného lesa 1310 m) a horní (hranice stromu 1450 m) části ekotonu hranice lesa. Během tří sezón (2010-2012) jsme v pravidelných intervalech (7-10 dnů) odebírali vzorky dřeva a analyzovali počet vytvořených buněk a stupeň jejich maturace. Zároveň byla prováděna měření teplot vzduchu u vzrostných vrcholů a teplot půdy v kořenové zóně smrku.

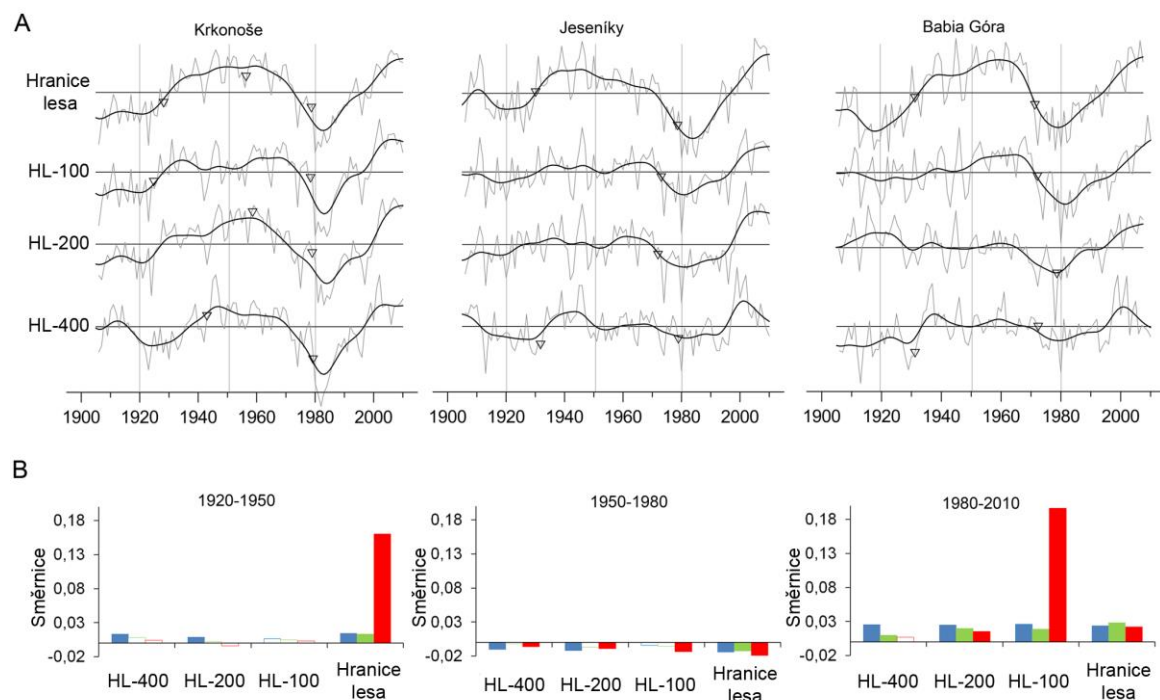


Obrázek 5: (a) Průběh teplot vzduchu (modře) a teplot půdy (černě) na hranici zapojeného lesa a hranici stromu. Vyznačena jsou období kambialní aktivity (šedě) a diferenciac buněk (černě). (b) Rozdíly v půdních teplotách a teplotách vzduchu mezi hranicí zapojeného lesa a hranicí stromu.

Výsledky ukázaly, že v rámci růstové sezóny se vyskytují dvě období, ve kterých je významný rozdíl v tvorbě dřeva mezi horním a dolním okrajem ekotonu hranice lesa (Obrázek 5). Prvním je samotný začátek vegetační sezóny, kdy je na hranici zapojeného lesa díky vyšším teplotám více kambialních a zvětšujících se buněk než na hranici stromu. Druhým je konec sezóny, kdy větší počet vytvořených buněk na hranici zapojeného lesa, které jsou zároveň větší než na hranici stromu, potřebuje na dolním okraji ekotonu delší čas k maturaci. Tvorba dřeva je tedy ukončena později na hranici zapojeného lesa než na hranici stromu. Fenologie dřeva je tak ovlivněna jak rozdíly v teplotních poměrech, tak rozdíly ve velikosti stromů. Větší stromy na hranici zapojeného lesa mají větší průměry lumen buněk než stromy na hranici stromu díky obecnému jevu rozšiřování tracheid se zvětšující se výškou stromu (Anfodillo et al. 2012). Významné zpoždění zahájení růstu na hranici stromu oproti hranici zapojeného lesa bylo pozorováno v případech déle promrzlé půdy na hranici stromu ve srovnání s hranicí zapojeného lesa. Na obou

stanovištích a ve všech sezónách následovalo zahájení radiálního růstu v kmeni ihned po zvýšení půdních teplot z $\sim 0^{\circ}\text{C}$ na $4\text{-}5^{\circ}\text{C}$. K zahájení růstu je tedy třeba, aby byly dostatečně zahřáté jak nadzemní, tak i podzemní části stromu. Ze studie vyplývá, že relativně silné promrzání půdy na horním okraji ekotonu hranice lesa a s tím spojené opožděné zahájení tvorby dřeva může být limitujícím faktorem pro růst stromů. Zvláště účinným může být tento faktor na hranicích lesa situovaných blízko vrcholových částí pohoří a tedy zpravidla v konvexních (deflačních) částech reliéfu.

(iv) Horní hranice lesa představuje v pohořích střední Evropy horní limit zóny montánních lesů s dominantním smrkem ztepilým. V rámci této zóny nás zajímalo, jaké jsou společné znaky a rozdíly v klimatickém signálu a růstových trendech smrku podél výškového gradientu zasahujícího zhruba 400-500 m pod horní hranicí lesa (**Publikace 4**). Bylo proto vytvořeno 12 reprezentativních letokruhových chronologií smrku pokrývajících vždy 4 výškové úrovně v Krkonoších, Jeseníkách (Hrubý Jeseník a Králický Sněžník dohromady) a na Babí hoře. Velký důraz byl kladen na rovnoměrné zastoupení různých expozic svahu a věkových tříd v každé z chronologií. Chronologie byly následně analyzovány z hlediska klimatického signálu, vývoje klimatického signálu v čase a růstového trendu za období dostatečně replikované ve všech chronologiích (1906-2010).

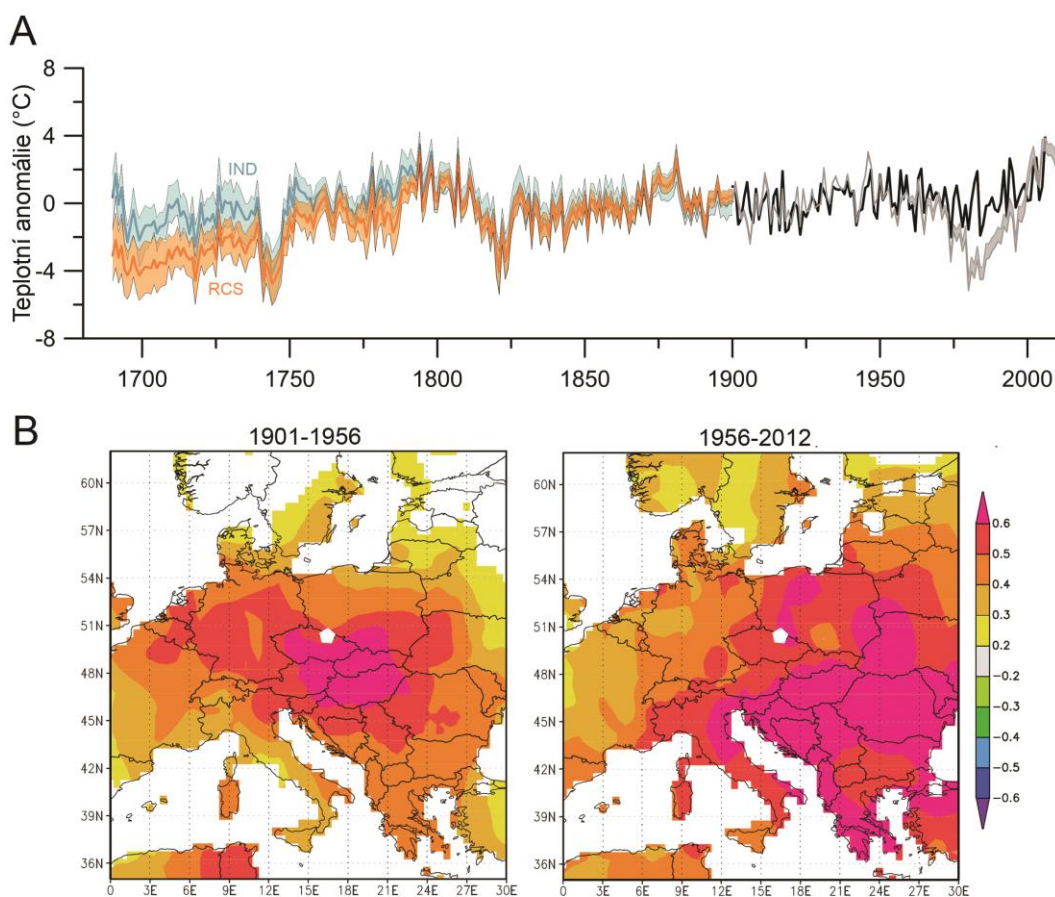


Obrázek 6: (A) Letokruhové chronologie smrku ztepilého se zvýrazněnou středně-frekvenční variabilitou (20-letý Gaussovský nízkofrekvenční filtr) a vyznačenými roky, ve kterých došlo ke změně růstového trendu (trojúhelníky). (B) Směrnice lineárních spojnic trendů teplotních a srážkových proměnných za 30-letá fixní období. Statisticky významné trendy jsou označeny plnými sloupečky. Zkratky: HL ... hranice lesa.

Z výsledků vyplývá, že striktně teplotně-limitované chronologie z horní hranice lesa se vyznačují nejvyšší „středně-frekvenční“ variabilitou (rozuměj v řádu prvních desítek let) a

zároveň nejstrměji se zvyšujícím se růstem od roku 1980 (Obrázek 6). Recentní radiální růst (1990-2010) je nejvyšší za celé studované období. Na rozdíl od hranice lesa, středně-frekvenční variabilita růstu smrku v nejnižší zóně (400-500 m pod horní hranicí lesa) byla relativně malá s tím, že růstový trend posledního desetiletí zde byl buď stabilní, nebo dokonce klesající. Rozhraní mezi čistě teplotně-limitovanými chronologiemi a chronologiemi se smíšeným klimatickým signálem stoupá směrem k východu podobně jako poloha horní hranice lesa. V posledních čtyřiceti letech (1970-2010) jsme zaznamenali pokles citlivosti radiálního růstu smrku při horní hranici lesa k teplotám podzimu sezóny předcházející vytvoření letokruhu a nárůst citlivosti k suchu u nejnižše položených chronologií (400-500 m pod horní hranicí lesa). Ten byl obzvláště evidentní ve východní části studovaného území (Jeseníky, Babí hora), kde byl rovněž zaznamenaný pokles srážek ve vegetačním období. Na základě našich výsledků lze očekávat další zvyšující se radiální růst smrku v zóně při horní hranici lesa, zatímco radiální růst smrku v nižší části montánního stupně bude spíše stagnovat či dokonce klesat.

(v) Letokruhové chronologie z horní hranice lesa mají silný teplotní signál, a proto je lze využít také pro rekonstrukci teplot v minulosti (**Publikace 5**). Na základě takové rekonstrukce lze pak posoudit, jak velkými teplotními výkyvy ekosystémy na hranici lesa procházely. Za tímto účelem jsme sestavili hlavní sudetskou letokruhovou chronologii pokrývající období 1603-2010. Chronologie se skládá jak z recentních vzorků (stojící stromy z Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku), tak z historických vzorků (materiál z historických staveb v Krkonoších). Období, ve kterém je chronologie dobře replikovaná a má vhodné statistické parametry (od roku 1700 do současnosti) bylo využito pro klimatickou rekonstrukci (Obrázek 7). Vytvořená chronologie je citlivá k teplotám června a července, které byly také rekonstruovány. Byly vytvořeny dvě základní varianty chronologií, a to na základě tzv. standardizace individuálních sérií a na základě RCS standardizace (pomocí tzv. „regionální růstové křivky“, Briffa et Melvin 2011). Z rekonstrukce vyplývá, že výrazně chladná léta byla na začátku 18. století, ve čtyřicátých letech 18. století a kolem roku 1820. Naopak velmi teplá léta byla v devadesátých letech 18. století a v posledních dvou dekadách. Amplituda mezi nejteplejšími a nejchladnějšími desetiletími mohla dosahovat až kolem 4,8°C (-3.5 °C anomálie 1700-1710, +1.3°C anomálie 1999-2009). Tato amplituda je založena na RCS standardizaci, která dobře zachovává nízkofrekvenční variabilitu chronologie. Rekonstrukce založená na individuální standardizaci ukázala amplitudu teplot nejchladnějšího a nejteplejšího desetiletí zhruba o 1°C nižší. Srovnání s ostatními teplotními rekonstrukcemi dostupnými pro střední Evropu ukázalo, že letokruhové rekonstrukce vykazují navzájem vyšší shodu, ačkoliv jsou od sebe více geograficky vzdálené než je vzdálenost letokruhových a místních historických (dokumentárních) rekonstrukcí (Dobrovolný et al. 2010, Možný et al. 2012). Letokruhové rekonstrukce zároveň obsahují výrazně více nízkofrekvenční variability než historické dokumentární rekonstrukce.



Obrázek 7: (A) Rekonstrukce teplot období červen-červenec pomocí individuální standardizace (IND) a standardizace regionální růstovou křivkou (RCS). (B) Prostorová platnost rekonstrukcí ve dvou časových oknech získaná na základě korelace s teplotním gridem CRU TS (Mitchell et Jones 2005).

3.2 Změny polohy horní hranice lesa – vliv přírodních faktorů a lidských impaktů

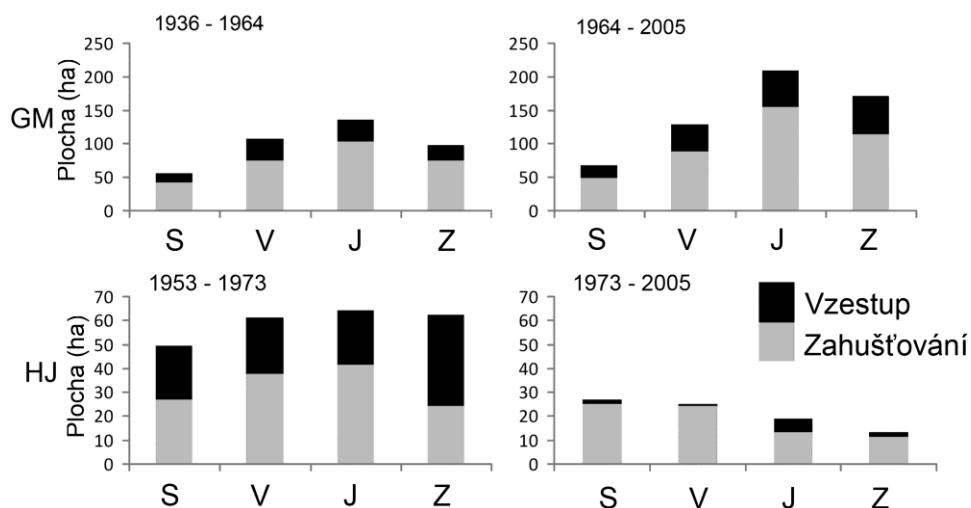
Aktuální poloha horní hranice lesa a její dynamika není jen odrazem současných procesů, ale i její historie. Z tohoto důvodu jsme zkoumali změny polohy hranice lesa v minulosti, a to jednak v hrubém rozlišení stovek až tisíců let na úrovni celého holocénu a jednak v rozlišení řádu let až desetiletí za období posledních zhruba 200 let.

Nejstarší přibližné údaje o poloze horní hranice lesa poskytla paleoekologická data z profilu Labský důl v Krkonoších (**Publikace 6**). Na základě těchto dat lze doložit, že první dřevinné porosty se na úroveň dna Labského dolu (1039 m n.m.) dostaly na samém počátku holocénu. Až do přelomu zón Boreál/Atlantik zde však stále ve velké míře existovala nelesní vegetace indikovaná značným množstvím pylu jalovce a břízy (typ *Betula nana*). V obdobích 7850–7350 BC a 5750–5550 BC jsou evidovány značné nárůsty plochy nelesní vegetace, tj. pravděpodobné poklesy horní hranice lesa. Po 5550 BC se hranice zapojeného lesa dostala vysoko nad úroveň Labského dolu a tento profil o ní dále již relevantní informace neposkytuje. Dále je nutné se odkázat na jiné pylové profily z vyšších nadmořských výšek (Tremel et al. 2006, Tremel et al. 2008).

Z oblasti Hrubého Jeseníku a Králického Sněžníku jsme získali relativně prostorově i časově podrobnější data převážně pro období svrchního holocénu (**Publikace 7**). Kromě pylových dat ze dvou profilů jsme na výškových transektech analyzovali složení uhlíků v půdách, což umožnilo

detailněji definovat a datovat lokální složení dřevin ze zaznamenaných požárových událostí. Tato data umožnila také identifikovat a rekonstruovat prostorový rozsah lidského impaktu na horní hranici lesa. Výsledky ukázaly, že před počátkem subatlantiku (před 100 BC) existovalo v nejvyšších polohách Hrubého Jeseníku bezlesí. První prokazatelné požárové události jsou datovány do raného středověku v rozmezí 670-1000 AD a dle složení uhlíků v té době hořely na vysoko položených plošinách (~1400 m) rozvolněné porosty dřevin. Rozvolněnost je indikována nízkými hodnotami antrakomasy a častým výskytem světlomilných dřevin, zejména jalovce a břízy. V raném středověku však byly člověkem iniciované požárové události pravděpodobně jen lokální s relativně malým dopadem na celkovou polohu horní hranice lesa, o čemž svědčí jen malé ovlivnění pylového spektra v analyzovaných pylových profilech. Nejsilnější zásahy doprovázené výrazným snížením horní hranice lesa následovaly až v období vrcholného středověku (13.-14. stol.), kdy byly vypalovány i relativně zapojené porosty smrku v nižších nadmořských výškách (1300-1400 m n.m.), což je indikováno vysokými hodnotami antrakomasy. Význam této studie spočívá zejména v tom, že poukazuje na výrazně starší dopady lidské činnosti na hranici lesa ve Východních Sudetech, než se doposud předpokládalo.

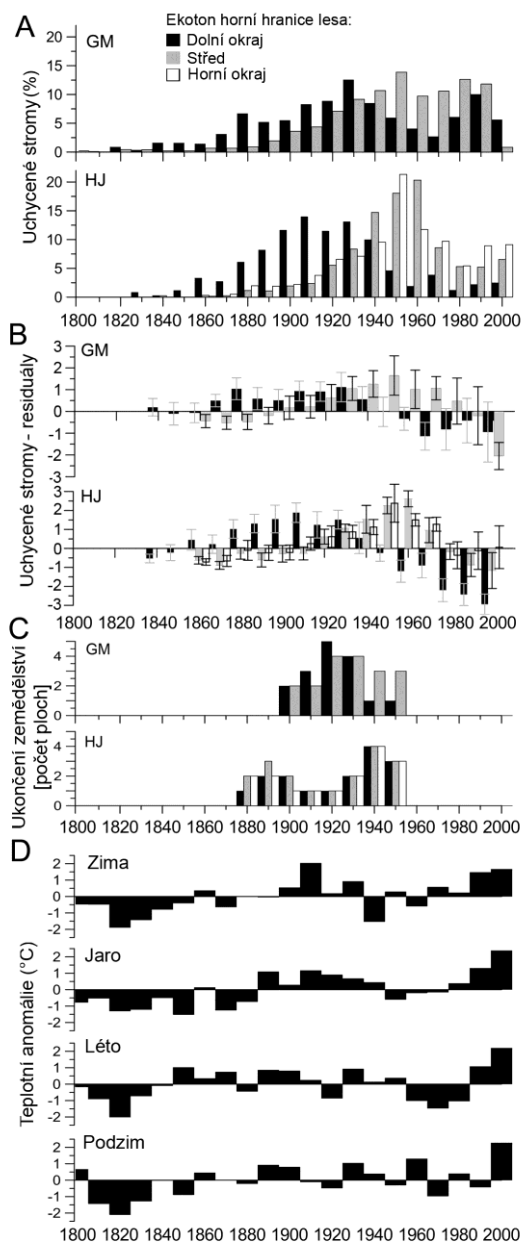
Reakce horní hranice lesa na růst teplot vzduchu je zpravidla pozitivní (vzestup do vyšších nadmořských výšek, zvýšení růstu), avšak prostorově velmi variabilní (Dalen et Hofgaard 2005, Van Bogaert et al. 2011, Stueve et al. 2011). Není přitom dostatečně známé, jaké faktory podporují a jaké naopak brzdí vzestup horní hranice lesa. K zachycení prostorové variability posunů hranice lesa mohou dobře posloužit letecké snímky (**Publikace 8**). Studovali jsme tedy vliv faktorů druhého řádu, jako jsou vlastnosti reliéfu, struktura vegetace na posuny horní hranice lesa. Tyto faktory modifikují odezvu hranice lesa na faktory prvního řádu jako je například vzestup teplot, popř. odeznění horského zemědělství. Změny hranice lesa byly analyzovány z leteckých snímků za období 1936-2005 (Krkonoše) a 1951/53-2005 (Hrubý Jeseník), vždy ve třech časových řezech (počáteční a koncový stav, a dále 1964 v Krkonoších a 1971/73 v Jeseníkách). Naše výsledky ukázaly, že celkový průměrný vzestup hranice lesa probíhal rychlostí 0.43 m.rok^{-1} v Krkonoších a 0.30 m.rok^{-1} v Hrubém Jeseníku. Tento vzestup byl prostorově i časově velmi proměnlivý. Jednoznačně dominovalo zahušťování dolní části ekotonu nad vlastním vzestupem nejvyšších lokálních pozic hranice lesa (Obrázek 8). Reliéfové charakteristiky (nadmořská výška, tepelný požitek) ovlivňovaly zahušťování ekotonu hranice lesa při nízkých iniciálních pokryvnostech stromů, tedy v porostech s relativně malým významem facilitace v porostu jako celku. Významný vliv při nízkých iniciálních pokryvnostech měla také konvexnost reliéfu, která brzdila vzestup hranice lesa. Vysvětlujeme to extrémními mikroklimatickými podmínkami takových stanovišť. Při vyšších iniciálních pokryvnostech smrku již vliv reliéfových proměnných nebyl významný a nejpodstatnější faktorem pro další zahušťování ekotonu se jevila disperze stromů (pozitivní vliv) a pokryvnost borovice kleče. Vysoké pokryvnosti kleče silně zpomalovaly další zahušťování ekotonu horní hranice lesa. Předpokládáme, že efekty konvexnosti reliéfu a přítomnosti rozsáhlých porostů borovice kleče přispěly k relativně menšímu vzestupu hranice lesa v Krkonoších a Jeseníkách než by se dalo čekat na základě teplotních trendů. Vztáhneme-li velikost vzestupů hranice lesa ke sklonům přímků teplotního trendu v různých regionech, jsou Krkonoše i Jeseníky pod lineární spojnici modelující tento vztah. V této studii jsme ukázali, že právě efekt reliéfových faktorů a faktorů struktury vegetace může vysvětlit rozdílné reakce hranic lesa na klimatické změny.



Obrázek 8: Nárůsty plochy stromových porostů pod (šedě) a nad (černě) historickou pozicí hranice stromu v Krkonoších a Hrubém Jeseníku.

V předchozí studii (Tremel et Chuman 2015 – Publikace 8) jsme doložili celkový vzestup horní hranice lesa v Krkonoších a Hrubém Jeseníku. Otázkou však je, na kolik byl tento vzestup indukován klimatickou změnou a na kolik změnou využití území (**Publikace 9**). Dále nás zajímalo, zda se efekt obou faktorů projevoval odlišně mezi dolním a horním okrajem ekotonu hranice lesa. K řešení těchto otázek jsme využili kombinace analýzy věkových struktur porostů s analýzou změn pokryvnosti smrku z leteckých snímků. Věkové struktury jsme analyzovali na celkem 38 plochách rozmístěných napříč ekotonem horní hranice lesa. Na větších polygonech obklopujících tyto plochy jsme analyzovali změny pokryvnosti smrku za posledních 60-70 let ve čtyřech časových řezech. Pro všechny plochy byla z historických map, katastrálních dat a leteckých snímků vyhodnocena historie jejich využití z hlediska pastvy a travaření. Následně jsme vysvětlovali změny v uchycování stromů pomocí proměnných popisujících teplotu vzduchu a intenzitu využití území. Výsledky ukázaly, že hlavní vlna uchycování stromů na hranici stromu proběhla se 30-40 letým zpožděním oproti hranici zapojeného lesa (Obrázek 9). Téměř na všech plochách bylo pozorováno potlačení regenerace během zemědělského využití (pastva, travaření) a dočasný nárůst regenerace bezprostředně po ukončení pastvy či travaření. Následné trajektorie vývoje uchycování smrku se mezi plochami výrazně lišily. V horní části ekotonu (hranice stromu a výše) se na všech plochách postupně zvyšovala pokryvnost smrku, v dolní části (hranice zapojeného lesa) pokryvnost nejdříve vesměs také rostla, pak ale na některých plochách docházelo k opětovnému rozvolňování porostů. Zvýšené uchycování stromů bylo zejména důsledkem snížení či ukončení zemědělského využití ploch a jeho efekt byl silnější v dolní části ekotonu horní hranice lesa. Zhruba od šedesátých let 20. století je generativní uchycování stromů nižší oproti očekáváním. Hlavním důvodem je pravděpodobně nedostatek vhodných mikrostanovišť pro generativní zmlazení. Dále, zejména ve vyšších částech ekotonu a na jižních svazích, je významný vliv sníženého přežívání semenáčků díky přísuškům. Ve studii jsme ukázali, že k celkovému vzestupu hranice lesa stačí jen 1-2 regenerační eventy za ~ 100 let, takže pro vzestup hranice lesa není potřebné kontinuální úspěšné dorůstání jedinců do stromové velikostní třídy. Předpokládáme, že další postup hranice lesa vzhůru bude v Krkonoších a Hrubém Jeseníku

pomalejší než ve 20. století, protože již nepřipadá v úvahu faktor ukončení hospodářského využívání holí.

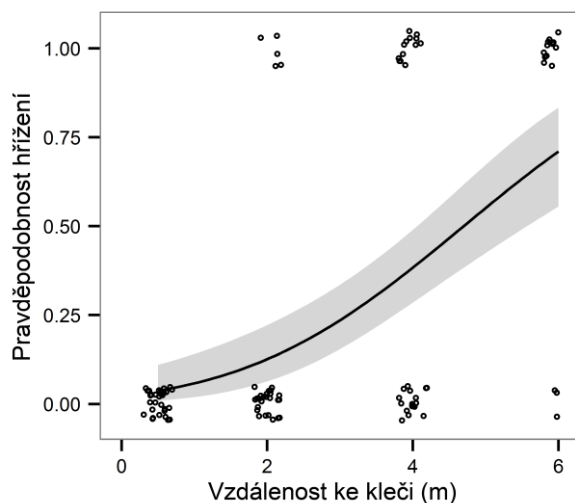


Obrázek 9: (a) Frekvence uchycování stromů v jednotlivých dekádách v Krkonoších (GM) a Hrubém Jeseníku (HJ); (b) frekvence uchycování stromů v jednotlivých dekádách očištěná o efekt mortality; (c) počet ploch spadajících do období 20 let po ukončení hospodaření; (d) dekádní teplotní anomálie vůči normálu 1961-1990.

3.3 Další faktory ovlivňující polohu horní hranice lesa – kompetice a disturbance

Z předchozích statí mj. vyplývá, že významným faktorem ovlivňujícím dynamiku horní hranice lesa je kompetice mezi stromy (smrk ztepilý) a keři (borovice kleč). Zároveň je lokálně hranice lesa silně ovlivněna disturbancemi, z nichž dlouhodobě největší roli v Krkonoších a Hrubém Jeseníku hrají laviny (Jeník et Lokvenc 1962, Spusta et Kociánová 2000).

Z hlediska kompetice mezi smrkem a klečí byly důležité zejména otázky rychlosti a prostorové variability šíření porostů kleče a způsobu, jakým ovlivňují porosty kleče smrkové skupinky (**Publikace 10**). Klonální smrkové skupinky jsou hlavní formou výskytu smrku v horní části ekotonu horní hranice lesa. Předpokládali jsme, že hlavní vliv klečových porostů se bude týkat schopnosti šíření klonálních smrkových skupin a dále, že ochranný efekt klečových porostů (před větrem, herbivory) může mít vliv na výškový přírůst smrku. Jako modelové území nám sloužil ekoton horní hranice lesa v Hrubém Jeseníku, tedy v území se známými daty výsadby klečových porostů, a tudíž i známou dobou interakce kleče a smrku. Naše výsledky ukázaly, že zvyšující se zápoj klečových porostů jednoznačně vede k poklesu vegetativního šíření smrku – zmenšení počtu kořenících větví a snížení počtu ramet (Obrázek 10). Je to důsledek kompetičního tlaku kleče – fyzického bránění zakořenění smrkových větví a jejich stínění. Naproti tomu, v zapojených klečových porostech dosahuje smrk vyššího vzrůstu díky rychlejšímu výškovému přírůstu v juvenilním stádiu. Tyto protichůdné efekty kompetice a facilitace mají různý význam na různých stanovištích. Předpokládáme, že kompetiční efekt je podstatný na běžných stanovištích v rámci ekotonu hranice lesa s vysokým zápojem kleče. Na horním limitu výskytu stromové formy, případně na extrémních stanovištích (konvexní tvary reliéfu) naopak hraje důležitou roli facilitace výškového přírůstu smrku v porostech kleče. Výsledky této studie podporují hypotézu měnícího se významu facilitace a kompetice podél environmentálních gradientů (Callaway et al. 2002). Zároveň naše výsledky mohou sloužit jako model interakce keřů a stromů v ekotonu horní hranice lesa.

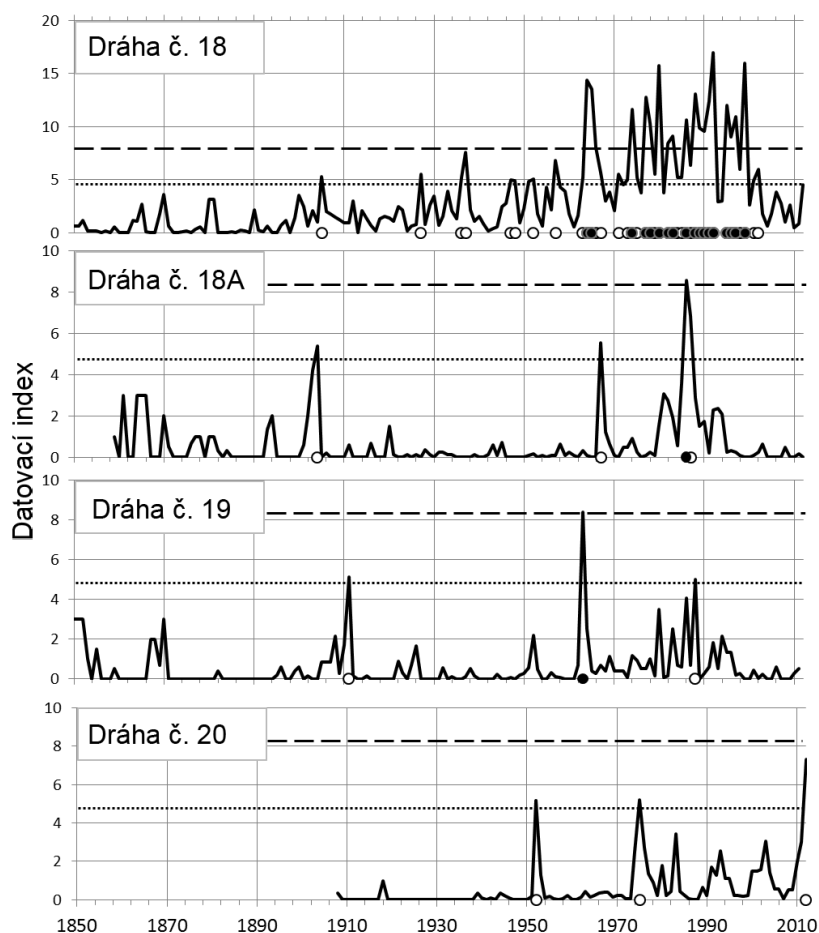


Obrázek 10: Vliv vzdálenosti klečových porostů od okraje smrkové skupiny na počet hřížících větví smrku.

Hrubý Jeseník poskytuje rovněž příležitost analyzovat expanzi porostů kleče v ekotonu hranice lesa, protože zde byly porosty kleče introdukovány a u všech výsadeb známe dobře jejich stáří (**Publikace 11**). Borovice kleč byla vysazována na široké škále stanovišť, což umožnilo sledovat vliv environmentálních faktorů na expanzi kleče. Expanzi jsme hodnotili mezi roky 1971/73 a 2003 na základě dat získaných z leteckých měřičských snímků. Za toto období se plošná pokryvnost klečových porostů zvýšila o 63 %. Největší vliv na rychlost expanze měla struktura porostů - nejvíce expandovaly jemnozrné rozvolněné porosty s nejdelším okrajem.

Více rovněž přirůstaly porosty v nižší nadmořské výšce (příznivé mikroklima) a spíše na severních a východních svazích (vyšší vrstva sněhu – interpretována jako ochrana před zimním vysycháním). Pokud byl odfiltrován vliv délky okraje porostu kleče, tak zvětšování polykormonů kleče probíhalo rychleji než by předpokládal lineární model, zejména v nižších nadmořských výškách a v otevřených porostech s malou délkou okraje. Vysvětlujeme to pravděpodobně významnějším vlivem generativního rozmnožování v místech s dostatkem volné plochy a zároveň s příznivým, méně extrémním mikroklimatem. Výsledky této studie byly Správou CHKO Jeseníky využity pro návrh lokalit s nejvyšší prioritou odstranění borovice kleče.

Kromě interakcí stromů a keřů jsou pro ekoton horní hranice lesa významné i disturbance (**Publikace 12**). Na lavinových drahách je hranice lesa lokálně situována ve svých nejnižších polohách (Walsh et al. 1994, Holtmeier et Broll 2005). To platí i o pohořích Vysokých Sudet, kde jsou laviny jedním z nejdůležitějších činitelů strukturujícím horní hranici lesa (Jeník 1961, Jeník et Lokvenc 1962, Tremel et Banaš 2000). Na lavinových drahách vykazuje hranice lesa výraznou dynamiku spojenou s otevíráním a opětovným zapojováním lavinových drah nebo jejich částí (Tremel 2004). Ve Vysokých Sudetech laviny zpravidla padají na stále stejných lokalitách (Spusta et Kociánová 2000). Kromě přímých pozorování je možné frekvenci těchto disturbančních činitelů určit dendrochronologicky.



Obrázek 11: Zastoupení stromů vykazujících alespoň jeden marker lavinové události na lavinových drahách v Dolu Bílého Labe. Linie udávají prahové hodnoty pro velmi pravděpodobné (čárkovaně) a pravděpodobné (tečkovaně) lavinové události.

Na příkladu lavinových drah Dolu Bílého Labe jsme se pokusili dendrochronologicky odhadnout frekvenci lavinových událostí a posoudit nejistoty spojené s dendrochronologickým datováním lavin. Na základě vzorkování 99 stromů na okrajích a uvnitř lavinových drah jsme identifikovali celkem 1378 lavinových indikátorů v letokruzích (náhlá růstová změna, reakční dřevo, traumatické pryskyřičné kanálky). Na základě těchto markerů bylo určeno 20 velmi pravděpodobných a 29 pravděpodobných lavinových událostí v období 1904–2012 (Obrázek 11). Tyto výsledky významně prodlužují záznam lavinového katastru (Spusta et Kociánová 1998) do minulosti. Porovnání výsledků dendrochronologického datování a lavinového katastru (založeného na přímých pozorováních plošně rozsáhlejších lavin od roku 1961) ukazuje, že dendrochronologická metoda je relativně úspěšná při datování velkých lavin (55 % úspěšnost) ve srovnání s datováním všech eventů (48 % úspěšnost). Nepodchycené zůstaly zejména malé události a laviny, které byly omezeny na střední části lavinových drah bez kontaktu s okrajovými stromovými porosty. Dendrochronologické datování bylo úspěšné v prostorovém odhadu frekvence lavin, tj. chybovost byla obdobná na drahách málo i vysoce frekventovaných. Na málo frekventovaných drahách se podařilo datovat pády lavin v období před rokem 1961, tedy před obdobím zachyceném v lavinovém katastru. To ukazuje, že na málo frekventovaných lavinových drahách byly i občasné pády lavin dostatečné pro udržení bezlesí v celém dvacátém století.

4. Závěr

Závěry vyplývající z jednotlivých studií

V předkládané habilitační práci jsem se věnoval faktorům, které specificky ovlivňují polohu a posuny horní hranice lesa v pohořích, kde hranice lesa leží blízko vrcholových oblastí, a je tedy pod vlivem „vrcholových“ klimatických podmínek, někdy označovaných jako tzv. vrcholový efekt (např. Cogbill et White 1991). V obecné rovině tato práce ukázala, že limitující faktory existence stromů v pohořích s hranicí lesa situovanou blízko vrcholových oblastí se částečně liší od faktorů působících ve velehorách s hranicí lesa probíhající ve středních částech svahů, kterým se věnuje většina světové literatury (viz přehledové studie, Holtmeier 2009, Körner 2012a). Na námi studovaných horních hranicích lesa jsou hlavním limitujícím faktorem růstu stromů teploty vzduchu vrcholné fáze vegetačního období, tedy června a července, což je ve shodě s temperátními velehorskými hranicemi lesa severní polokoule. V námi studovaných pohořích však na rozdíl od velehor s hranicí lesa situovanou ve středních částech svahů nebyl tento převažující způsob klimatického limitování růstu stromů ovlivněn expozicí svahu vůči slunečnímu záření. Významně se na klimatickém limitování růstu projevoval efekt nadmořské výšky – s rostoucí nadmořskou výškou síla klimatického signálu klesala, což je opačný trend oproti běžným temperátním velehorským hranicím lesa. Tento trend musí být dán jinými faktory než teplotním gradientem. Jedním z takových faktorů je pravděpodobně narůstající ztráta biomasy (obrus) směrem k vrcholovým oblastem. U porostů na horním okraji ekotonu hranice lesa je nepřímo doložená citlivost jejich růstu k teplotám vzduchu v závěru předchozí vegetační sezóny. V té době již růst neprobíhá a vytvořené asimiláty tak významně přispívají k tvorbě zásob využitelných k zahájení růstu a regeneraci poškozených asimilačních orgánů na začátku dalšího vegetačního období (Oberhuber 2004).

Kromě rozdílů ve ztrátě biomasy mezi dolní a horní částí ekotonu hranice lesa je dalším specifickým pohoří s horní hranicí lesa blízko vrcholových oblastí také výraznější jarní gradient

půdních teplot. Ten se projevuje v deflačních oblastech horního okraje ekotonu, kde půda v některých letech hlouběji a déle promrzá v porovnání s dolním okrajem ekotonu hranice lesa. Pro zahájení radiálního růstu musí být překročeny prahové půdní teploty a pravděpodobně i prahové teploty ostatních částí stromu. A protože teplotní prahy pro zahájení růstu jsou v celém ekotonu hranice lesa zhruba stejné, dochází v horní části ekotonu k opožděnému zahájení růstu vlivem déle promrzlé půdy. V pohořích s hranicí lesa situovanou blízko vrcholových oblastí umožňují tyto poznatky vysvětlit často nižší polohy horních hranic lesa než by odpovídalo její potenciální poloze (Paulsen et Körner 2014). Nově navržený koncept potřeby ohřevu nadzemních i podzemních částí stromu pro zahájení růstu na začátku vegetační sezóny sjednocuje rozdílné názory na tuto problematiku (Rossi et al. 2007, Rossi et al. 2008, Lupi et al. 2011).

Sestupujeme-li od horní hranice zapojeného lesa směrem do nižších nadmořských výšek montánního stupně, odpovídá gradient klimatického signálu ve středoevropských pohořích obvyklé situaci v temperátních oblastech. Síla teplotního signálu v letokruzích klesá s klesající nadmořskou výškou a výhradně teplotní signál se mění na smíšený. Klimatický signál je vyjádřen i ve střednědobých růstových trendech smrku. Zatímco teplotně limitovaný smrk na hranici lesa vykazuje značnou variabilitu růstu v čase, včetně proměnlivých střednědobých trendů růstu, tak u smrku v nižších nadmořských výškách se smíšeným klimatickým signálem je variabilita růstu nižší. Totéž platí o střednědobých trendech, jejichž proměnlivost je zde malá. Recentní růst teplot je z hlediska produktivity velmi výhodný pro smrk v zóně blízké k hranici lesa, zatímco v nižších polohách (400 m pod hranicí lesa) již z rostoucích teplot smrk neprofituje vlivem narůstajícího efektu sucha. Gradient klimatického signálu podél nadmořské výšky je v naší studované oblasti obdobný jako v severních Alpách (Hartl-Meier et al. 2014). Změny v růstových trendech podél gradientu nadmořské výšky se však od severních Alp liší, a to v důsledku regionálně odlišných trendů ve srážkových úhrnech. Nutno však podotknout, že naše studie klimatického signálu a růstových trendů je první takovou studií nezátženou nejistotou vyplývající z rozdílných věkových struktur vzorků zařazených do dílčích chronologií (Babst et al. 2014, Dühorn et al. 2015).

Současná poloha horní hranice lesa je výsledkem aktuálních teplotních poměrů, ale odráží pochopitelně i teplotní oscilace v minulosti. Na základě současných teplotních charakteristik lze středoevropská pohoří na sever od Alp rozdělit zhruba do dvou skupin. Do první skupiny jsou zařazena pohoří, ve kterých se současná nejvyšší pozice ekotonu hranice lesa blíží rovnovážnému stavu s teplotními podmínkami (Krkonoše, Babí hora, Malá Fatra, Nízké, Vysoké, Západní a Belianské Tatry). V druhé skupině pohoří leží nejvyšší části ekotonu níže než by odpovídalo potenciální poloze horní hranice lesa (Harz, Velká Fatra, pravděpodobně i Hrubý Jeseník a Králický Sněžník). Snížení pozice hranice lesa oproti potenciální poloze může být dáno již zmíněnými specifickými podmínkami vrcholových oblastí (ztráta biomasy, promrzání půdy) nebo zpožděním vzestupu hranice lesa po jejím poklesu způsobeném negativními teplotními oscilacemi v 17.-19. stol. Dalším důležitým faktorem jsou historické antropogenní aktivity, které pravděpodobně determinují současnou polohu nejvyšších částí hranice lesa v Harzu a Velké Fatře. V Hrubém Jeseníku a na Králickém Sněžníku jsme našli indicie existence alpinského bezlesí před začátkem antropogenního impaktu. Historické antropogenní aktivity tam proto nemohly být určující pro zásadní snížení či dokonce vytvoření hranice lesa. Efekt negativních teplotních

výkyvů 17.-19. stol. na polohu horní hranice lesa byl potenciálně velmi silný, protože vrcholné části vegetační sezóny vykazovaly až o 3.1°C nižší teplotní průměry než teplotní normál 1961-1990, a to zejména v první polovině 18. století. Při teplotní rekonstrukci byl kladen velký důraz na zachování středně až nízko-frekvenční variability klimatu, kterou ve středoevropském regionu nemohou poskytnout relativně četné rekonstrukce založené na dokumentárních zdrojích (Dobrovolný et al. 2010).

Výše uvedené srovnání poloh horní hranice lesa ve střední Evropě je založené na nadmořských výškách horní hranice stromu. Ta výrazně méně odráží minulé disturbance, a můžeme ji proto považovat za aktuálně možné maximum hranice lesa dané buď klimaticky či rychlostí šíření stromů. Definice teplotních charakteristik jednotlivých hranic lesa vneslo více světla do dlouho trvajících diskusí o původu alpských bezlesí ve střední Evropě na sever od Alp (Jeník 1961, Plesník 2002, Tremli et al. 2006, Hertel et Schölling 2011). Zejména jsme poukázali na pohoří, kde mají silný vliv na formování současné polohy hranice stromu jiné faktory než teploty vzduchu (Harz, Velká Fatra) a pohoří, kde se hranice stromu nachází blízko své potenciální polohy (Krkonoše, Babí hora, Malá Fatra, Nízké, Vysoké, Západní a Belianské Tatry).

Z našich prací týkajících se dynamiky posunů ekotonu hranice lesa je možné vyvodit, které faktory ovlivňují vzestup hranice lesa. Na příkladu Krkonoš a Hrubého Jeseníku se ukázalo, že v případě souběhu ukončení hospodářského využití (pastva, travení) a nárůstu teplot má silnější efekt změna využití půdy. Nárůst teplot může působit negativně, a to zejména na jižně orientovaných svazích, kde může docházet ke sníženému přežívání semenáčků díky letním přísuškům. Celkový vzestup hranice lesa však vyvolávají i jen ojedinělé regenerační eventy doprovázené obdobím zvýšeného růstu. Největší prostorová variabilita v zahušťování a vzestupu ekotonu hranice lesa byla pozorována v období po ukončení hospodaření (s výjimkou regeneračního pulsu bezprostředně následujícího po ukončení pastvy či travení). Tuto variabilitu lze pravděpodobně přičíst různému prostorovému uspořádání stromů (u porostů s relativně větší disperzí probíhá jejich zapojování rychleji než u porostů ve shlucích), kompetici smrku s borovicí klečí, charakteristikám reliéfu – expozici svahu vůči slunečnímu záření a zejména konvexností reliéfu, jež zpomaluje zapojování porostů. Obecně platí, že efekt reliéfových proměnných je podstatný při nízkém zápoji stromů, při větším zápoji je naopak důležitější efekt struktury vegetace, zejména uspořádání stromů a pokryvnosti keřů. Tyto závěry pomáhají vysvětlit velkou variabilitu reakcí horních hranic lesa na klimatickou změnu (Holtmeier et Broll 2005, Harsch et al. 2009). Zároveň ukazují, že aktuální absence či nízká abundance semenáčků stromových druhů nemusí nutně znamenat stabilní polohu horní hranice lesa (Harsch et al. 2009), protože vzestup hranice lesa může být vyvolán jen velmi málo frekventovanými regeneračními eventy (Körner 2012a).

Interakce stromů (smrk ztepilý) s keři (borovice kleč) výrazně ovlivňuje existenci klonálních smrkových skupinek v ekotonu horní hranice lesa. Tato interakce má jak složku kompetiční (převážně negativní efekt kleče na velikost a aktuální vegetativní šíření klonálních smrkových skupinek), tak facilitační (podpora výškového růstu smrku). Facilitační složka má význam zejména na extrémních stanovištích v nejvyšších nadmořských výškách. Relativní vlivy kompetice a facilitace keřů a stromů se mění na gradientech extremity mikroklimatických podmínek (Maestre et al. 2009). Rozrůstající se klečové porosty mají schopnost brzdit vzestup horní hranice lesa, ale i podporovat výškový přírůst stromů na již obsazených pozicích. Doložili jsme tedy, že interakce

mezi stromy a keři jsou dalším faktorem, který je nutné brát v potaz při vysvětlování rozdílných reakcí horní hranice lesa na klimatické změny či změny využití půdy.

Kromě kompetice hrají velmi důležitou roli při strukturování ekotonu hranice lesa i disturbance ve formě lavin. Dendrochronologickým datováním jsme ukázali, že i na málo frekventovaných lavinových drahách byl tento fenomén přítomen před záznamy dostupnými v rámci tzv. lavinového katastru (Spusta et Kociánová 1998). Stoletá časová řada lavinových událostí pak také jednoznačně potvrdila, že prostorové rozdíly ve frekvenci lavin zaznamenané v rámci lavinového katastru jsou srovnatelné s obdobím před rokem 1961.

Souhrn hlavních poznatků

Mezi nové regionální poznatky, které přinesla tato práce, patří zejména přehled prostorových a klimatických parametrů horních hranic lesa ve středoevropských pohořích na sever od Alp, detailní informace o genezi současných hranic lesa v sudetských pohořích a o růstové dynamice smrku ve vztahu ke klimatickým podmínkám ve střední Evropě. Z obecných poznatků lze uvést zejména objasnění efektu sekundárních faktorů na nestejnou rychlost vzestupu hranice lesa, popsání působení prahových teplot na tvorbu dřeva a odhalení relativního významu nárůstu teplot a změny využití půdy na dynamiku celého ekotonu hranice lesa.

Z koncepčního pohledu jsme se v dílčích pracích snažili zohlednit přírodovědné přístupy k poznání prostředí (testování hypotéz, vytyčení zodpověditelných otázek; Richards 2009). Většina prací získávala data na environmentálních gradientech pomocí takového designu sběru dat, který umožnil zodpovězení vlivů efektů konkrétních environmentálních proměnných na variabilitu růstu či změny pokrývnosti. Navíc jsme díky dendrochronologickým datům získali také proxy, které podchycuje časovou variabilitu environmentálních proměnných. Sběr dendrochronologických dat na environmentálních gradientech tak umožnil popsat časovou i prostorovou variabilitu přírodního prostředí.

Mezi hlavní získané poznatky patří zejména následující.

- 1) Ve střední Evropě na sever od Alp je hranice lesa různě vzdálená od své potenciální polohy limitované výlučně nízkou teplotou vzduchu. Potenciální poloha je horní hranice lesa nejvíce vzdálená v Harzu a Velké Fatře, naopak nejbližší této poloze prochází hranice lesa v Tatrách a Krkonoších.
- 2) Přes různou vzdálenost stanovišť situovaných v dolní a horní části ekotonu hranice lesa jsou teplotní prahy pro zahájení růstu stromů napříč ekotonem stejné. Modifikace mikroklimatických podmínek související s tzv. vrcholovým efektem vede ke zvětšení rozdílů v délce trvání promrzlé půdy mezi horní a dolní částí ekotonu. To způsobuje zvýšení rozdílů v růstu na gradientu nadmořské výšky (resp. na gradientu vzdálenosti k vrcholovým oblastem) a zprostředkovaně také ovlivňuje polohu horní hranice lesa. Expoziční efekt má v pohořích s hranicí lesa blízko vrcholových oblastí relativně malý význam, což dokládá shodný klimatický signál smrku na severně a jižně orientovaných svazích.
- 3) Na rozdíl od níže položených částí montánního stupně, porosty smrku při horní hranici lesa jednoznačně profitují z klimatické změny. To je evidováno jednak zvyšujícím se radiálním růstem a jednak rostoucím zápojem stromových porostů.

- 4) Rychlost a míra odezvy hranice lesa na pozitivní změnu podmínek z hlediska přežívání, uchycování semenáčků a růstu stromů je ovlivňována reliéfovými charakteristikami, vztahy kompetice a facilitace stromů s keři a prostorovým uspořádáním porostů stromů. Tyto faktory podmiňují velkou prostorovou variabilitu rychlosti posunu hranice lesa.
- 5) Zatímco nárůst teplot vzduchu od 80. let 20. století má jednoznačnou odezvu ve zvýšení růstu stromů, tak jejich uchycování bylo v sudetských pohořích determinováno zejména ústupem hospodářského využívání horských holí. Tyto dva faktory dohromady vyvolaly celkový vzestup hranice lesa.

Další směry výzkumu

V navazujícím výzkumu se dále budeme věnovat problematice horní hranice lesa zejména s ohledem na vliv ztráty biomasy jako limitujícího faktoru existence stromů na hranici lesa. To je dosud téměř neřešená problematika, a to i přesto, že ztráta biomasy je rozhodujícím limitujícím faktorem významné části horních hranic lesa na Zemi (Harsch et Bader 2011). Dále chceme zahájit výzkum týkající se rozdílů v růstových parametrech stromů a keřů na horní hranici lesa, což je jeden z klíčových problémů vedoucích k zodpovězení otázky proč vysoko nad stromovou hranicí mohou prosperovat jiné dřeviny – keře, tedy otázka přímo související s genezí horní hranice lesa (Körner 2012b). Dalším směrem výzkumu bude propojení databází fenologie dřeva (viz např. Cuny et al. 2015, Rossi et al. 2016) s prostorovými databázemi lokalizace horní hranice lesa a klimatických parametrů horních hranic lesa. Jako perspektivní směr výzkumu se rovněž jeví analýza základních parametrů růstu stromů na horní hranici lesa pomocí procesních modelů růstu (např. Tolwinski-Ward et al. 2011), a to na široké škále stanovišť s relativně dlouhými řadami mikroklimatických dat, které máme k dispozici.

5. Seznam citované literatury

- Améztegui, A., Brotons, L., Coll, L. 2010. Land-use changes as major drivers of mountain pine (*Pinus uncinata* Ram.) expansion in the Pyrenees. *Global Ecology and Biogeography* 19: 632–641.
- Anfodillo, T., Deslauriers, A., Menardi, R., Tedoldi, L., Petit, G., Rossi, S. 2012. Widening of xylem conduits in a conifer tree depends on the longer time of cell expansion downwards along the stem. *Journal of Experimental Botany* 63:837-845.
- Aulitzky, H. 1967. Lage und Ausmass der „warmen Hangzone“ in einem Quertal der Innenalpen. *Annales Meteorologicae* 3: 159-165.
- 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.
- Babst, F., Bouriaud, O., Alexander, R., Trouet, V., Frank, D. 2014. Towards consistent measurements of carbon accumulation: a multi-site assessment of biomass and basal area increment across Europe. *Dendrochronologia* 32:153-161.
- Bokwa, A., Wypych, A., Ustrnul, Z. 2013. Climate changes in the vertical zones of the Polish Carpathians in the last 50 years. In: Kozak J., Ostapowicz K., Bytnerowics A., Wyzga B. *The Carpathians: Integrating nature and society towards sustainability*. Berlin, Springer, s. 89-109.

- Betts, R.A. 2000. Offset of the potential carbon sink from boreal forestation by decreases in surface albedo. *Nature* 408:187-190.
- Bílá, K., Kuras, T., Šipoš, J., Kindlmann, P. 2013. Lepidopteran species richness of alpine sites in the High Sudetes Mts.: effect of area and isolation. *Journal of Insect Conservation* 17:257-267.
- Biondi, F., Waikul, K. 2004. DENDROCLIM2002: A C++ program for statistical calibration of climate signals in tree-ring chronologies. *Computer Geosciences* 30: 303–311.
- Briffa, K.R., Melvin, T.M. 2011. A closer look at Regional Chronology Standardisation of tree-ring records: justification of the need, a warning of some pitfalls, and suggested improvements in its application. In: Hughes MK, Diaz HF, Swetnam TW (eds) *Dendroclimatology: Progress and Prospects*. Berlin, Springer Verlag, s. 113-147
- Büntgen, U., Frank, D.C., Grudd, H., Esper, J. 2008. Long-term summer temperature variations in the Pyrenees. *Climate Dynamics* 31: 615-631.
- Cairns, D.M. 2005. Simulating carbon balance at treeline for krummholz and dwarf tree growth forms. *Ecological Modelling* 187: 314-328.
- Callaway, R. M., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Michalet, R., Paolini, L., Pugnaire, F. I., Newingham, B., Aschehoug, E. T., Armas, C., Kikodze, D., and Cook, B. J., 2002: Positive interactions among alpine plants increase with stress. *Nature* 417: 844–848.
- Carnelli, A.L., Theurillat, J-P., Thinon, M., Vadi, G., Talon, B. 2004. Past uppermost tree limit in the Central European Alps (Switzerland) based on soil and soil charcoal. *The Holocene* 14: 393–405.
- Coburn, C. A., Roberts, A. C. B. 2004. A multiscale texture analysis procedure for improved forest stand classification. *International Journal of Remote Sensing* 25: 4287-4308.
- Cogbill, C.V., White, P.S. 1991. The latitude-elevation relationship for spruce-fir forest and treeline along Appalachian mountain chain. *Vegetatio* 94: 153-175.
- Congalton, R. G., Green, K., 1999. *Assessing the Accuracy of Remotely Sensed Data. Principles and Practices*. Boca Raton, Lewis Publishers, 75 s.
- Cuny, H., Rathgeber, C.B.K., Frank, D., Fonti, P., Mäkinen, M., Prislan, P., Rossi, S., Martinez del Castillo, E., Campelo, F., Vavřík, V., Camarero, J.J., Bryukhanova, M.V., Jyske, T., Gričar, J., Gryc, V., De Luis, M., Vieira, J., Čufar, K., Kirilyanov, A.V., Oberhuber, W., Treml, V., Huang, J-G., Li, X., Swidrak, I., Deslauriers, A., Liang, E., Nöjd, P., Gruber, A., Nabais, C., Morin, H., Krause, C., King, G., Fournier, M. 2015. Woody biomass production lags stem-girth increase by over one month in coniferous forests. *Nature Plants* 15160, doi: 10.1038/NPLANTS.2015.160.
- Dalen, L., Hofgaard, A. 2005. Differential regional treeline dynamics in the Scandes Mountains. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 37: 284–296.
- Delcourt, P.A., Delcourt, H.R. 1992. Ecotone dynamics in space and time. In: Hansen A.J., di Castri F. *Landscape boundaries – consequences for biotic diversity and ecological flows*. Dordrecht, Springer, s. 19-54.
- Dobrovolný, P., Moberg, A., Brázdil, R., Pfister, C., Glaser, R., Wilson, R., van Engelen, A., Limanówka, D., Kiss, A., Halíčková, M., Macková, J., Riemann, D., Luterbacher, J., Böhm, R. 2010. Monthly, seasonal and annual temperature reconstructions for Central Europe

- derived from documentary evidence and instrumental records since AD 1500. *Climatic Change* 101: 69–107.
- Düthorn, E., Schneider, L., Konter, O., Schön, P., Timonen, M., Esper, J. 2015. On the hidden significance of differing micro-sites on tree-ring based climate reconstructions. *Silva Fennica* 49: id 1220.
- Esper, J., Frank, D.C., Wilson, R.J.S., Briffa, K.R. 2005. Effect of scaling and regression on reconstructed temperature amplitude for the past millennium. *Geophysical Research Letters* 32: 1–5.
- Esper, J., Düthorn, E., Krusic, P.J., Timonen, M., Büntgen, U. 2014. Northern European summer temperature variations over the Common Era from integrated tree-ring density records. *Journal of Quaternary Science* 29: 487-494.
- Fagre, D. 2009. Understanding the importance of alpine treeline ecotones in mountain ecosystems. In: Butler, D., Malanson, G., Walsh, S., Fagre D. *The changing alpine treeline*. Elsevier, Amsterdam, s. 1-10.
- Frank, D., Esper, J. 2005. Characterization and climate response patterns of a high-elevation, multi-species treering network for the European Alps. *Dendrochronologia* 22: 107–121.
- Fritts, H.C. 2001. *Tree rings and climate*. Blackburn press, Caldwell.
- Gehrig-Fasel, J., Guisan, A., Zimmermann, N.E. 2007. Tree line shifts in the Swiss Alps: Climate change or land abandonment? *Journal of Vegetation Science* 18: 571–582.
- González de Andrés, E., Camarero, J.J. & Büntgen, U. 2015. Complex climate constraints of upper treeline formation in the Pyrenees. *Trees* 29: 941-952.
- Gosz, J.R. 1991. Fundamental ecological characteristics of landscape boundaries. In: Holland M. *The role of landscape boundaries in the management and restoration of changing environments*. Routledge, Champan & Hall, London, s. 8-30.
- Grace, J., Berninger, F., Nagy, L. 2002. Impacts of climate change on the tree line. *Annals of Botany* 90: 537-544.
- Greenwood, S., Jump, A. S. 2014. Consequences of treeline shifts for the diversity and function of high altitude ecosystems. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 46: 829–840.
- Harsch, M.A., Hulme, P.E., McGlone, M.S., Duncan, R. 2009. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology Letters* 12: 1040–1049.
- Harsch, M.A., Bader, M. 2011. Treeline form – a potential key to understanding treeline dynamics. *Global Ecology and Biogeography* 20: 582–596.
- Hartl-Meier, C., Dittmar, C., Zang, C., Rothe, A. 2014. Mountain forest growth response to climate change in the Northern Limestone Alps. *Trees* 28: 819-829.
- Heiri, C., Bugmann, H., Tinner, W., Heiri, O., Lischke, H., 2006. A model-based reconstruction of Holocene treeline dynamics in the Central Swiss Alps. *Journal of Ecology* 94: 206-216.
- Hertel, D., Schöling, D. 2011. Below-ground response of Norway spruce to climate conditions at Mt. Brocken (Germany) - A re-assessment of Central Europe's northernmost treeline. *Flora* 206: 127-135.
- Hoch, G., Körner, Ch. 2012. Global patterns of mobile carbon stores in trees at the high-elevation tree line. *Global Ecology and Biogeography* 21: 861–871.
- Holtmeier, F.K. 2009. *Mountain timberlines. Ecology, patchiness and dynamics*. Springer, New York, US.

- Holtmeier, F.K., Broll, G., 2005: Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global Ecology and Biogeography* 14: 395–410.
- Hufkens, K., Scheunders, P., Ceulemans, R. 2009. Ecotones: methodology and definitions revisited. *Ecological Research* 24: 977-986.
- Hyvönen, R., Ågren, G.I., Linder, S., Persson, T., Contrufo, F., Ekblad, A., Freeman, M., Grelle, A., Janssens, I.A., Jarvis, P.G., Kellomäki, S., Lindroth, A., Loustau, D., Lundmark, T., Norby, R.J., Oren, R., Pilegaard, K., Ryan, M.G., Sigursoon, B.D., Strömngren, M., van Oijen, M., Wallin G. 2007. The likely impact of elevated CO₂, nitrogen deposition, increased temperature and management on carbon sequestration in temperate and boreal forest ecosystems: a literature review. *New Phytologist* 173:463-480.
- Irl, S.D.H. , Anthelme, F. , Harter, D.E.V., Jentsch, A. , Lotter, E., Steinbauer, M.J., Beierkuhnlein, C. 2015. Patterns of island treeline elevation – a global perspective. *Ecography* 38: 1–10.
- James, J., Grace, J., Hoad, S. 1994. Growth and photosynthesis of *Pinus sylvestris* at its altitudinal limit in Scotland. *Journal of Ecology* 82: 297-306.
- Jeník, J., 1961: *Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. Teorie anemo-orografických systémů*. Praha, NČSAV.
- Jeník, J., Lokvenc, T. 1962. Die alpine Waldgrenze im Krkonoše Gebirge. *Rozpravy Čs. Akademie věd, Praha, ser. Math. – Natur* 72: 1-65.
- Kent, M. 2007. Biogeography and macroecology: now a significant component of physical geography. *Progress in Physical Geography* 31: 643–657.
- Kent, M. 2009. Biogeography and landscape ecology: the way forward – gradients and graph theory. *Progress in Physical Geography* 33: 424–436.
- Körner, Ch. 1998. A re-assessment of high elevation treeline positions and their explanation. *Oecologia* 115: 445–459.
- Körner, Ch. 2007. Climatic treelines: conventions, global patterns, causes. *Erdkunde* 61: 316–324.
- Körner, Ch. 2012a. *Alpine treelines: Functional ecology of the global high elevation tree limits*. Springer, Basel.
- Körner, Ch. 2012b. Treelines will be understood once the functional difference between a tree and a shrub is. *Ambio* 41:197-206.
- Körner, Ch., Paulsen, J., Spehn, E.M. 2011. A definition of mountains and their bioclimatic belts for global comparisons of biodiversity data. *Alpine Botany* 121:73-78 .
- Körner, C., Paulsen, J. 2004. A world-wide study of high altitude treeline temperatures. *Journal of Biogeography* 31:713-732.
- Kozak, J. 2003. Forest cover change in the Western Carpathians in the past 180 years: A case study in the Orawa region in Poland. *Mountain Research and Development* 23: 369-375.
- Kullman, L. 2005. Wind-conditioned 20th century decline of birch treeline vegetation in the Swedish Scandes. *Arctic* 58: 286–294.
- Leonelli, G., Pelfini, M., Morra di Cella, U. 2009. Detecting climatic treelines in the Italian Alps: The influence of geomorphological factors and human impacts. *Physical Geography* 30: 338-352.
- Lokvenc, T. 1995. Analysis of anthropogenic changes of woody plant stands above the alpine timber line in the Krkonoše Mts. *Opera Corcontica* 32: 99–114.

- Lomolino, M.V., Riddle, B.R., Brown, J.H. 2004. *Biogeography*. Sinauer Associates, Sunderland.
- Lupi, C., Morin, H., Deslauriers, A., Rossi, S. 2011. Xylogenesis in black spruce: does soil temperature matter? *Tree Physiology* 32: 74–82.
- MacDonald, G. 2003. *Biogeography: Introduction to space, time, and life*. New York, Wiley.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., and Lortie, C. J., 2009: Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology* 97: 199–205.
- Mayr, S., Wieser, G., Bauer, H. 2006. Xylem temperatures during winter in conifers at the alpine timberline. *Agricultural and Forest Meteorology* 137:81-88.
- Miehe, G., Miehe, S. 2000. Comparative high mountain research on the treeline ecotone under human impact. *Erdkunde* 54: 34-50.
- Migała, K., Urban, G., Tomczyński, K. 2016. Long-term air temperature variation in the Karkonosze mountains according to atmospheric circulation. *Theoretical and Applied Climatology* 125: 337-351.
- Mitchell, T.D., Jones, R.G. 2005. An improved method of constructing a database of monthly climate observations and associated high-resolution grids. *International Journal of Climatology* 25: 693–712.
- Možný, M., Brázdil, R., Dobrovolný, P., Trnka, M. 2012. Cereal harvest dates in the Czech Republic between 1501 and 2008 as a proxy for March–June temperature reconstruction. *Climatic Change* 110: 801–821.
- Myster, R.W. 2012. Introduction. In: Myster R.W. *Ecotones between forest and grassland*. Springer, Dordrecht, s. 1-13.
- Oberhuber, W. 2004. Influence of climate on radial growth of *Pinus cembra* within the alpine timberline ecotone. *Tree Physiology* 24: 294-301.
- Paulsen, J., Weber, U.M., Korner, C. 2000. Tree growth near treeline: abrupt or gradual reduction with altitude? *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 32: 14-20.
- Paulsen, J., Körner, C. 2014. A climate-based model to predict potential treeline position around the globe. *Alpine Botany* 124:1-12
- Piper, F.I., Viñeola, B., Linares, J.C., Camarero, J.J., Cavieres, L.A. & Fajardo, A. 2016. Mediterranean and temperate treelines are controlled by different environmental drivers. *Journal of Ecology*. Doi: 10.1111/1365-2745.12555
- Plesník, P. 1971. *Horná hranica lesa vo Vysokých and Belianských Tatrách*. Vydavateľstvo Slovenskej Akadémie Vied, Bratislava.
- Plesník, P. 2002. Niektoré nové aspekty diverzity biosféry. *Geografický časopis* 54:115-130.
- Resler, L.M., Butler, D.R., Malanson, G.P. 2005. Topographic shelter and conifer establishment and mortality in an alpine environment, Glacier National Park, Montana. *Physical Geography* 26:112–125.
- Richards, K. 2009. Geography and physical sciences tradition. In: Clifford J.N., Holloway S.L., Rice S.P, Gill V. (eds.) *Key concepts in Geography*. Sage, London, s. 21-45.
- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T. 2006. Assessment of cambial activity and xylogenesis by microsampling tree species: an example at the alpine timberline. *IAWA Journal* 27:383-394

- Rossi, S., Deslauriers, A., Anfodillo, T., Carraro, V. 2007. Evidence of threshold temperatures for xylogenesis in conifers at high altitudes. *Oecologia* 152:1-12
- Rossi, S., Deslauriers, A., Gričar, J., Seo, J-W., Rathgeber, C.B.K., Anfodillo, T., Morin, H., Levanic, T., Oven, P., Jalkanen, R. 2008. Critical temperatures for xylogenesis in conifers of cold climates. *Global Ecology and Biogeography* 17: 696-707.
- Rossi, S., Anfodillo, T., Čufar, K., Cuny, H.E., Deslauriers, A., Fonti, P., Frank, D., Gričar, J., Gruber, A., Huang, J-G., Jyske, T., Kašpar, J., King, G., Krause, C., Liang, E., Mäkinen, H., Morin, H., Nöjd, P., Oberhuber, W., Prislán, P., Rathgeber, C.B.K., Saracino, A., Swidrak, I. & Tremli, V. 2016. Pattern of xylem phenology in conifers of cold ecosystems at the northern hemisphere. *Global Change Biology* doi:10.1111/gcb.13317.
- Salzer, M.W., Larson, E.R., Bunn, A.G., Hughes, M.K. 2014. Changing climate response in near-treeline bristlecone pine with elevation and aspect. *Environmental Research Letters* 9: 114007.
- Schmitt, U., Jalkanen, R., Eckstein, D. 2004. Cambium dynamics of *Pinus sylvestris* and *Betula* spp. in the northern boreal forest in Finland. *Silva Fennica* 38:168-178.
- Simard, S., Giovanelli, A., Treydte, K., Traversi, M.L., King, G.M., Frank, D. & Fonti, P. 2013. Intra-annual dynamics of non-structural carbohydrates in the cambium of mature conifer trees reflects radial growth demands. *Tree Physiology* 33:913–23.
- Smith, W.K., Germino, M.J., Hancock, T.E., Johnson, D.M. 2003. Another perspective on altitudinal limits of alpine timberlines. *Tree Physiology* 23: 1101-1112.
- Speed, J.D.M., Austrheim, G., Hester, A.J., Myrnerud, A. 2010. Experimental evidence for herbivore limitation of the treeline. *Ecology* 91: 3414–3420.
- Speer, J.H. 2010. *Fundamentals of tree-ring research*. The University of Arizona Press, Tucson.
- Spusta, V., Kociánová, M., 1998. Lavinový katastr české části Krkonoš v období 1961/62-1997/98. *Opera Corcontica* 35: 3-205.
- Spusta, V., Kociánová M. 2000. Vliv lavinové aktivity na kolísání hranice lesa v Krkonoších. *Opera Corcontica* 37: 473-480.
- Stoffel, M., Bollschweiler, M., 2008. Tree-ring analysis in natural hazards research –an overview. *Natural Hazards and Earth System Sciences* 8: 187–202.
- Stueve, K.M., Isaacs, R.E., Tyrrell, L.E., Densmore, R.V. 2011. Spatial variability of biotic and abiotic tree establishment constraints across a treeline ecotone in the Alaska Range. *Ecology* 92: 496–506.
- Sullivan, P., Ellison, S., McNown, R., Brownlee, A., Sveinbjornsson, B. 2015. Evidence of soil nutrient availability as the proximate constraint on growth of treeline trees in northwest Alaska. *Ecology* 96: 716-727.
- Takahashi, K. 2014. Effects of wind and thermal conditions on timberline formation in central Japan: A lattice model. *Ecological Research* 29: 121–131.
- Theurillat, J.P., Guisan, A., 2001, Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps: A review. *Climatic Change* 50: 77–109.
- Tingstad, L., Olsen, S.L., Klanderud, K., Vandvik, V., Ohlson, M. 2015. Temperature, precipitation and biotic interactions as determinants of tree seedling recruitment across the tree line ecotone. *Oecologia* 179: 599-608.

- Tolwinski-Ward, S.E., Evans, M.N., Hughes, M.H.K., Anchukaitis, K.J. 2011. An efficient forward model of the climate controls on interannual variation in tree-ring width. *Climate Dynamics* 36:2419–2439.
- Treml, V. 2004. Recent dynamic of the alpine timberline in the Giant Mountains, the High Sudetes. In: Drbohlav, D., Kalvoda, J., Voženílek, V.,: *Czech Geography at the Dawn of 21 century*. Czech Geographic Society and Palacky University in Olomouc, s. 151 – 161.
- Treml, V. 2007. The effect of terrain morphology and geomorphic processes on the position and dynamics of the alpine timberline. A case study from the High Sudetes. In: Goudie, A.S. & Kalvoda J. (eds.) *Geomorphological Variations*, P3K, Prague, s. 298–312.
- Treml, V., Ponocná, T., Büntgen, U. 2012. Growth trends and temperature responses of treeline Norway spruce in the Czech-Polish Sudetes Mountains. *Climate Research* 55: 91–103.
- Treml, V., Petr, L., Jankovská, V. 2006. Holocene timberline fluctuations in the mid-mountains of Central Europe. *Fennia* 184: 107-119.
- Treml, V., Jankovská, V., Petr, L., 2008. Holocene dynamics of the alpine timberline in the High Sudetes. *Biologia* 63: 73-80.
- Treml, V., Kašpar, J., Kuželová, H., Gryc, V. 2015. Differences in intra-annual wood formation in *Picea abies* across the treeline ecotone, Giant Mountains, Czech Republic. *Trees* 29:515-526.
- Treml, V., Banaš, M. 2000. Alpine Timberline in the High Sudetes. *Acta Universitatis Carolinae, Geographica*, Supplement 35 (2): 83-99.
- Treml, V., Banaš, M. 2008. The effect of exposure on alpine treeline position: A case study from the High Sudetes, Czech Republic. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40:751-760.
- Treml, V., Chuman T. 2015. Ecotonal dynamics of the altitudinal forest limit are affected by terrain and vegetation structure variables: an example from the Sudetes Mountains in Central Europe. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 47: 133–146.
- Treml, V., Křížek, M. 2006. Vliv borovice kleče (*Pinus mugo*) na strukturní půdy české části Vysokých Sudet. *Opera Corcontica* 43: 45-56.
- Tumajer, J., Treml, V. 2013. Meta-analysis of dendrochronological dating of mass movements. *Geochronometria* 40(1): 59-76.
- Van Bogaert, R., Haneca, K., Hoogesteger, J., Jonasson, Ch., de Dapper, M., Callaghan, T.V. 2011. A century of tree line changes in sub-Arctic Sweden shows local and regional variability and only a minor influence of 20th century climate warming. *Journal of Biogeography* 38: 907-921.
- Walsh, S.J., Butler, D.R., Allen, T.R., Malanson, G.P. 1994. Influence of snow patterns and snow avalanches on the alpine treeline ecotone. *Journal of Vegetation Science* 5: 657-672.
- Walther, G.R., Post, E., Convey, P., Menzel, A., Parmesan, C., Beebee, T.J.C., Fromentin, J.M., Hoegh-Guldberg, O., Bairlein, F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature* 416: 389–395.
- Weber, R.O., Talkner, P., Auer, I., Bohm, R., Gajic-Capka, M., Zaninovic, K., Brazdil, R., Fasko, P. 1997. 20th century changes of temperatures in the mountain regions of Central Europe. *Climatic Change* 36: 327–344.

- Whitesides, C.J., Butler, D.R. 2011. Adequacies and deficiencies of alpine and subalpine treeline studies in the national parks of the western USA. *Progress in Physical Geography* 35: 19-42.
- Wiley, E., Helliker, B. 2012. A re-evaluation of carbon storage in trees lends greater support for carbon limitation to growth. *New Phytologist* 195: 285-289.
- Zeidler, M., Duchoslav, M., Banaš, M., Lešková, M. 2012. Impacts of introduced dwarf pine (*Pinus mugo*) on the diversity and composition of alpine vegetation. *Community Ecology* 13(2): 213-220.
- Zhao, F., Zhang, B.P., Pang, Y., Yao, Y. 2014. A study of the contribution of mass elevation effect to the altitudinal distribution of timberline in the Northern Hemisphere. *Journal of Geographical Sciences* 24: 226-236.