



evropský
sociální
fond v ČR



EVROPSKÁ UNIE



MINISTERSTVO ŠKOLSTVÍ,
MLÁDEŽE A TĚLOVÝCHOVY



OP Vzdělávání
pro konkurenceschopnost



INVESTICE DO ROZVOJE VZDĚLÁVÁNÍ

Zlepšení kvality výuky ekologických oborů na PřF UP v Olomouci

reg. č.: CZ.1.07/2.2.00/15.0265

UNIVERZITA PALACKÉHO V OLOMOUCI
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA

Vybrané kapitoly z ekologie horských ekosystémů

Miroslav Zeidler a Marek Banaš

Olomouc 2013

Oponenti: RNDr. Jan Štursa
prof. RNDr. Milena Rychnovská, DrSc.

1. vydání

© Miroslav Zeidler, Marek Banaš, 2013
© Univerzita Palackého v Olomouci, 2013

Neoprávněné užití tohoto díla je porušením autorských práv a může zakládat občanskoprávní, správněprávní, popř. trestněprávní odpovědnost.

ISBN 978-80-244-3457-5

Poděkování:

Děkujeme prof. RNDr. Mileně Rychnovské, DrSc.; RNDr. Janu Štursovi a Mgr. Davidu Zahradníkovi za pročtení tohoto textu a jejich cenné úpravy a připomínky.

Obsah

SEZNAM BOXŮ	VI
ÚVOD.....	VII
1. VÝVOJ A FORMOVÁNÍ HORSTEV VE STŘEDNÍ EVROPĚ.....	1
VZNIK POHOŘÍ	1
UDÁLOSTI VE ČTVRTOHORÁCH	3
VEGETACE V OBDOBÍ POSLEDNÍHO ZALEDNĚNÍ	5
VÝVOJ VEGETACE V HOLOCÉNU	9
2. PODMÍNKY HORSKÉHO PROSTŘEDÍ.....	14
VEGETAČNÍ STUPŇOVITOST	14
ABIOTICKÉ FAKTORY PROSTŘEDÍ.....	17
<i>Vegetační perioda a teplota</i>	17
<i>Půdy a jejich vývoj v alpínském stupni</i>	19
<i>Atmosférický tlak</i>	20
<i>Voda a srážky</i>	21
<i>Vítr</i>	23
<i>Sníh</i>	23
<i>Záření</i>	28
<i>Rozdíl mezi „alpínskou“ a „polární tundrou“</i>	29
ANEMO-OROGRAFICKÝ SYSTÉM	30
VNITROHORSKÁ KONTINENTALITA, EFEKT „HMOTNATOSTI POHOŘÍ“	32
<i>Vnitrohorská kontinentalita na příkladu evropských pohoří</i>	33
3. ALPÍNSKÁ HRANICE LESA.....	34
TERMINOLOGIE.....	34
VYMEZENÍ POLOHY ALPÍNSKÉ HRANICE LESA.....	35
EKOLOGICKÉ LIMITY HRANICE LESA	36
POLOHA A CHARAKTER ALPÍNSKÉ HRANICE LESA VE SVĚTĚ	37
CHARAKTER ALPÍNSKÉ HRANICE LESA V POHOŘÍCH ČESKÉ REPUBLIKY	39
ZMĚNY ALPÍNSKÉ HRANICE LESA V ČASE A VLIV ČLOVĚKA	41
4. ŽIVOT ALPÍNSKÝCH ROSTLIN	42
ALPÍNSKÉ ROSTLINY VE VZTAHU K PROSTŘEDÍ.....	42
INTERAKCE VYPLÝVAJÍCÍ Z USPOŘÁDÁNÍ TERÉNU	43
RŮSTOVÉ FORMY	45
ODOLNOST PROTI NÍZKÝM TEPLOTÁM	48
ADAPTACE NA DOBU TRVÁNÍ SNĚHOVÉ POKRÝVKY	49
ADAPTACE K UV ZÁŘENÍ.....	51
FOTOSYNTÉZA A TVORBA BIOMASY	53

ROZMNOŽOVÁNÍ.....	56
KLÍČENÍ A ŠÍŘENÍ SEMEN	59
5. VYBRANNÁ ROSTLINNÁ SPOLEČENSTVA.....	63
NĚKTERÉ PŘÍSTUPY KE TŘÍDĚNÍ ALPÍNSKÉ VEGETACE	63
VYSOKOBYLINNÁ SPOLEČENSTVA	64
KEŘÍČKOVÁ SPOLEČENSTVA.....	67
SMILKOVÉ TRÁVNÍKY	70
SPOLEČENSTVA NÁVĚTRNÝCH POLOH	71
SPOLEČENSTVA SNĚHOVÝCH VÝLEŽISEK.....	74
SUBALPÍNSKÁ A ALPÍNSKÁ SPOLEČENSTVA SLATINIŠŤ A MOKŘADŮ	75
SPOLEČENSTVA PRAMENIŠŤ	75
SPOLEČENSTVA SUŤOVÝCH SVAHŮ	76
SUKCESE NA MLADÝCH MORÉNÁCH V ALPÍNSKÉM A SUBALPÍNSKÉM STUPNI.....	78
SPOLEČENSTVA SKAL A ŠTĚRBIN	78
VEGETACE NIVÁLNÍHO STUPNĚ	79
6. VLIV ČLOVĚKA NA HORSKÉ EKOSYSTÉMY.....	81
HLAVNÍ ANTROPOGENNÍ VLIVY	81
VLIVY ZVÝŠENÉ TEPLoty	82
VLIVY ZMĚN SRÁŽKOVÉ ČINNOSTI	82
VLIVY ATMOSFERICKÉ DEPOZICE	83
VLIVY DLOUHODOBÝCH ZMĚN VE VYUŽÍVÁNÍ ÚZEMÍ.....	84
VLIVY TURISMU	85
LITERATURA	86

SEZNAM BOXŮ

- I. Základní typy pohoří podle vzniku
- II. Zalednění na území České republiky
- III. Vznik současné alpské a arktické flóry
- IV. Proces speciace jako důsledek migrací
- V. Změny v dřevinné skladbě Karpatské oblasti
- VI. Teplotní valence horských rostlin
- VII. Vliv vody z tání sněhu na půdu
- VIII. Změny v parciálním tlaku CO₂
- IX. Abrazivní vliv sněhu na růstovou formu dřevin
- X. Mechanický vliv sněhu na růstovou formu dřevin
- XI. Vnímání horského klimatu
- XII. „Mapa republiky“ v Krkonoších
- XIII. Podmíněnost společenstev sněhových polí
- XIV. Fotosyntéza rostlin v nejvyšších polohách
- XV. Velikost květních orgánů
- XVI. Způsoby šíření ostřice tuhé
- XVII. Rozdíly mezi druhy kyselých a zásaditých podkladů
- XVIII. Lavinové dráhy jako refugium
- XIX. Subalpínská vysokobylinná společenstva v Evropě
- XX. Prostorové rozložení keříčkových společenstev nad alpskou hranicí lesa
- XXI. Jalovec nad horní hranicí lesa v Hrubém Jeseníku
- XXII. Vliv hospodaření na alpské travní porosty v Krkonoších
- XXIII. Společenstva návětrných poloh v Evropě
- XXIV. Regelace
- XXV. Hranice sněhu
- XXVI. Výškoví rekordmani

Úvod

Tento učební text je určen vysokoškolským posluchačům biologických oborů nebo vážnějším zájemcům o problematiku ekologie horských ekosystémů, kteří již mají znalosti ze systematické botaniky, (eko)fyzologie a ekologie rostlin. Terminologie, popis a vysvětlování procesů předpokládají jistou **úroveň znalostí** z těchto vědních oborů a vzhledem k rozsahu textu není v možnostech autorů zabývat se hlubším rozbořem základních a obecně známých faktů.

Přestože se následující text věnuje problematice hor, jeho zaměření je mnohem užší. Je tomu tak proto, že téměř každá horská oblast z určitého pohledu je něčím významná a specifická. O každé z nich by bylo možné napsat rozsáhlé pojednání, pokud tak již nebylo učiněno. Na pouhých desítkách stran nelze vyčerpávajícím způsobem postihnout problematiku ekologie hor z globálního pohledu. Proto následující text přináší spíše zobecňující faktické poznatky, a to především z pohledu zaměřeného na oblast rostlinné ekologie. Ostatní aspekty (např. zoologické) jsou v textu rozvedeny pouze okrajově.

Přibližně 25 % suchozemského povrchu Země je pokryto horami, které hostí přinejmenším 1/3 terestrické rostlinné diverzity. Pouze fakt, že se jedná o prostředí se sklonitým terénem a dosahující vyšší nadmořské výšky než okolní terén, má výrazný vliv nejen na rostlinnou a živočišnou složku, ale i člověka. Horské systémy mají vliv na režim počasí ve svém širokém okolí a z hlediska člověka významným způsobem ovlivňují množství srážek a rychlost odtoku vody. Horské oblasti jsou zásobárnou vody pro více než polovinu světové lidské populace. Tento význam je patrný především v aridních a semiaridních oblastech, kde pohoří vytvářejí „vlhké ostrovy“. Míra jejich vlivu pak vzrůstá s velikostí, objemem a délkou trvání ledovců či sněhové pokrývky, jež se stávají rezervoárem vody pro suchá období.

Prudké gradienty většiny podmínek prostředí vytváří z pohoří zajímavou **přírodní laboratoř**, jež vybízí k vědeckému zkoumání a hledání odpovědí na řadu ekologických či ekofyziologických hypotéz. Současně se změnami v prostoru (např. nadmořská výška, sklon, orientace ap.) se mění i lokální podmínky prostředí, na které reagují organismy svým přizpůsobením. To představuje ideální příležitost pro pozorování evolučních adaptací na relativně malých vzdálenostech.

Rozsahem malá i velká pohoří jsou objektem pro **řadu vědních disciplín**. Většina z nás intuitivně vnímá, že v horách je jiné počasí, které má zpravidla odlišný vývoj než je tomu v nížinách a řada meteorologických jevů zde má svůj specifický průběh. Každé pohoří je jedinečné svou modelací terénu, tedy i z pohledu geomorfologa, který zde pro sebe nalézá řadu procesů a útvarů. Podobně si na své přijde geolog, jenž zde bude objevovat a popisovat nerostné složky prostředí. Horské masívy rovněž významně pozměňují hydrologický režim daného prostoru, a to nejenom ve vlastním pohoří - svým vlivem zasahují do výrazně širšího okolí. Na abiotické složky prostředí jsou vázány složky biotické. V horách bývá místy dosaženo specifických kombinací abiotických faktorů, které vyžadují ojedinělá přizpůsobení živočichů i rostlin. Z pohledu člověka lze často hovořit až o extrémním typu prostředí. Právě v takových místech vzniká prostor pro pozorování adaptací a chování biotických složek ekosystémů.

Obsah tohoto pojednání, přestože se týká hor jako celku, bude výškově vymezen **horní (alpínskou) hranicí lesa**. Porosty horských lesů, jejich klasifikace, ekologické nároky a diverzita v různých světových pohořích by vydaly na samostatnou publikaci. Proto se v tomto směru budeme zabývat pouze problematikou horní hranice lesa, jenž je

sama o sobě prostředím vyžadujícím zvláštní pozornost. Ostatní kapitoly se již zaměřují na oblast (alpínského) bezlesí nad horní hranicí lesa. Pojem „**alpínský**“ dále budeme chápat ve smyslu fytogeografickém, tj. jako oblast nad klimatickou horní hranicí lesa. Jedná se tedy o oblast s vegetací poměrně nízkého vzrůstu s absencí stromového patra. Tento pojem navíc není omezen na oblast jeho vzniku, Evropu, ale bude chápán v celosvětové šíři. Oblast alpínského bezlesí (někdy také „alpínského stupně“) je velmi specifickým prostředím s mimořádným ekologickým významem. Řada charakteristik a zákonitostí tohoto prostředí je v současnosti stále ještě málo známá a je tak předmětem vědeckých výzkumů. I s ohledem na tento fakt lze předkládané pojednání chápat spíše jako stručné uvedení do problematiky jeho ekologie než jako hluboký rozbor různorodých pohledů na danou oblast.

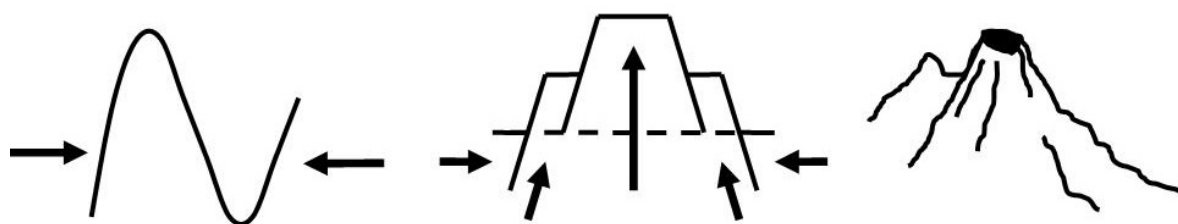
Evropa a její horské celky jsou českému čtenáři nejbližší. Proto je i většina příkladů a popisovaných fenoménů vybírána s ohledem na evropské podmínky. Jedním z cílů tohoto textu je přiblížit i specifickou problematiku **českých pohoří**, která zasahují nad horní hranici lesa. Přestože se zdaleka nemohou srovnávat s evropskými velikány, jsou v mnoha ekologických a ochrannářských ohledech hodné naší pozornosti.

1. VÝVOJ A FORMOVÁNÍ HORSTEV VE STŘEDNÍ EVROPĚ

VZNIK POHOŘÍ

Litosféra Země není neměnná. Přestože se procesy v ní probíhající jeví z pohledu jednoho lidského života jako zanedbatelné dochází zde k celé řadě změn, jejichž doklady je v zemské kůře možné zaznamenat hluboko do geologické minulosti. Zemská kůra je složená z velkých těsně k sobě přiléhajících desek a jejich vzájemné pohyby vyvolávají tření, ohyby, otřesy a pnutí. Takto vzniklá energie vede při svém uvolnění k řadě procesů, které následně mění tvar zemského povrchu. Mimo jiné tak dochází ke vzniku pohoří a takové procesy označujeme jako horotvorné (box I). Současná poloha a vzhled horských systémů je do značné míry dána procesy v litosféře, které probíhaly v průběhu geologických dob.

Box I. Základní typy pohoří podle vzniku



Mezi **vrásová pohoří** (folded mountains) patří největší světová pohoří, jako jsou Himaláje, Alpy.

Ke **zlomovým pohořím** (block mountains) patří Sierra Nevada či Teton Range (USA). Často dochází i ke kombinaci procesů, v některých vrásových pohořích (Andy, Kavkaz) se projevuje sopečná činnost.

Velké **vulkány** jako Svatá Helena, Krakatau, Vesuv či Etna snad není nutné ani připomínat. V ČR se uplatňoval vulkanismus například na vzniku Českého středohoří, částečně v Doupovských horách či v Nízkém Jeseníku.

Z geologických záznamů je doloženo několik období, kdy docházelo ke zvýšené horotvorné činnosti, tzv. orogenezi. Během horotvorných procesů tak vnikaly základy jednotlivých dnes známých horských systémů. Již v období prekambria bylo zaznamenáno několik orogenezí s rozsáhlými pozůstatky. Prekambrické horniny tvoří jádra všech

kontinentů a trosky prekambriických hornin jsou včleněny i do stavby mladších pohoří včetně pohoří střední.

Evropy. V období před prvohorami tvořila jádra kontinentálních desek dnešní Afriky, Jižní Ameriky, Indie, Antarktidy a Austrálie rozsáhlý superkontinent na jižní polokouli, tzv. Gondwanu. Dalším velkým útvarem byla Pangea, superkontinent období paleozoika a mezozoika. Významnějším horotvorným procesem, který Pangeu postihnul v období paleozoika (prvohory) bylo **Kaledonské vrásnění**¹. Jeho různé fáze probíhaly od ordoviku do časněho devonu (tj. před zhruba 490 – 390 mil. let). V rámci současné Evropy je možné jeho vliv zaznamenat v severních oblastech Britských ostrovů, západní Skandinávií, Svalbardu, na východě Grónska i v některých dalších oblastech severo-střední Evropy. V pozdním paleozoiku byl zaznamenán další horotvorný proces, ke kterému došlo v důsledku kolize mezi Laurasií a Gondwanou, tzv. **Variské** (též Hercynské) **vrásnění**. Jeho počátek spadá do konce devonu, tj. do období mladších prvohor (cca před 350 mil. let) a pokračuje až do rozhraní prvohor a druhohor (asi 230 mil. let). V průběhu tohoto procesu došlo v prostoru Evropy mimo jiné k formování pohoří Pyrenejského poloostrova, Francie (Bretaň, Massif Central) a Českého masívu. Do daného období spadá formování i dalších světových pohoří jako Ural, Altaj, některá mongolská a čínská pohoří v Asii či Apalačské pohoří v Severní Americe. V oblasti České republiky vzniká žulový masív, základ pro dnešní pohoří Sudet, Šumavu, Českomoravskou vrchovinu a Krušné hory. **Alpsko-himalájské vrásnění** byla rozsáhlá horotvorná fáze pozdního mezozoika (druhohor) a třetihor, která formovala pohoří tzv. Alpidského pásu. Jedná se o souvislý pás pohoří, který z Evropy pokračuje do Afriky a dále do Asie. Mezi tato pohoří patří např. Sierra Nevada (Španělsko), Atlas, Pyreneje, Alpy, Karpaty, Dinaridy, Helenidy, Rodopy, Krymské pohoří. V Asii na Evropská pohoří navazují Turecká pohoří, Kavkaz, Zagros, Pamir, Hindukúš, Karákoram, Himaláj a celý systém končí v oblasti Barmy a Malajského poloostrova. V Americe se zformovalo pásmo Kordiller (od Aljašky po Patagonii). S intenzivními pohyby bloků zesilovala v tomto období i vulkanická činnost a to na celé zemské kouli. Její největší intenzita spadá do období eocénu a miocénu.

Současný tvar pohoří je navíc utvářen i dalšími vlivy, které na ně působily již při jejich vzniku a v různé míře působí stále. Vzhled pohoří je tak nejen výsledkem **endogenních sil** ve smyslu působení výše uvedených horotvorných procesů, ale také sil **exogenních**. V případě posledně uvedeného se jedná o působení různých fyzikálních a chemických vlivů na tvar pohoří, mezi něž zahrnujeme také vliv působení živých organismů včetně člověka. Charakteristickým příkladem fyzikálních exogenních činitelů může být gravitace, projevující se pohybem povrchových struktur a médií, např. vody, vzduchu, živých organismů. Pod jejím vlivem dochází k ukládání sedimentárních souvrství a zarovnávaní zemského reliéfu. K dalším exogenním činitelům patří zvětrávání hornin², které může být chemické (výsledek chemického procesu), fyzikální (např. teplotními změnami), mechanické (např. vliv tlakových a tahových sil) nebo biologické (vlivem působení živých organismů). Nelze pominout ani působení různých typů eroze, abraze (mechanické obrušování) nebo deflace (odnos volných a suchých částic větrem). Uvedené procesy zpravidla způsobují, že se prudké skalní stěny a štíty postupně rozpadají. Významnou úlohu zde sehrává působení teploty, kapalné vody, větru a ledu. Během času tak dochází ke snižování pohoří a zaoblování jejich povrchu.

¹ Jméno pochází z Caledonia, což je latinský název pro Skotsko

² Zvětrávání hornin je souborem přírodních pochodů, při kterém se mění stav, složení a vlastnosti hornin zemského povrchu.

UDÁLOSTI VE ČTVRTOHORÁCH

Nejmladší geologické období, čtvrtohory (kvartér), se spíše než endogenními vyznačovalo pochody exogenními. Čtvrtohory jsou charakteristické střídáním období chladných **glaciálů** a teplejších interglaciálů, případně období vlhkých a suchých (pluviálů a interpluviálů). V glaciálech byla průměrná roční teplota o 4–5 °C nižší než na konci 20. století, naopak v interglaciálech byla o 2–3 °C vyšší. K těmto událostem docházelo v období starších čtvrtohor – pleistocénu (před 1,8 mil. –11,5 tis. let). K počátečnímu ochlazování však docházelo již na konci třetihor, v pliocénu. Jednotlivé doby ledové (glaciály) se od sebe lišily svou délkou (tab. 1.1), teplotními průměry i rozsahem zalednění. Pevninské ledovce, které místy dosahovaly mocnosti 1500–3000 m, v některých místech zasahovaly až ke 40. rovnoběžce (box II) a ledem bylo pokryto až 30 % zemského povrchu. S tím souvisí i tehdejší oblast výskytu **permafrostu**³, která se táhla několik stovek kilometrů od okraje ledovce do nezaledněného území. Protože byla v každém období zalednění značná část vody poutána v pevném skupenství, zasahovala hladina moří výrazně níže (až o 100 m) než je tomu v dnešní době. Naopak v období interglaciálů hladina moří zaplavovala oblasti, které jsou v současnosti nad jejich hladinou.

Ani doby ledové nebyly souvislým obdobím s konstantní nízkou průměrnou teplotou. Během každého glaciálu se vyskytovaly časové úseky, kdy teplota rostla nebo klesala a zároveň se plocha zalednění zmenšovala nebo zvětšovala (obr. 1.1). Průběh klimatických změn se navíc často lišil i mezi jednotlivými oblastmi a jednotlivé regionální glaciální události zpravidla nesou i odlišná označení (tab. 1.1).

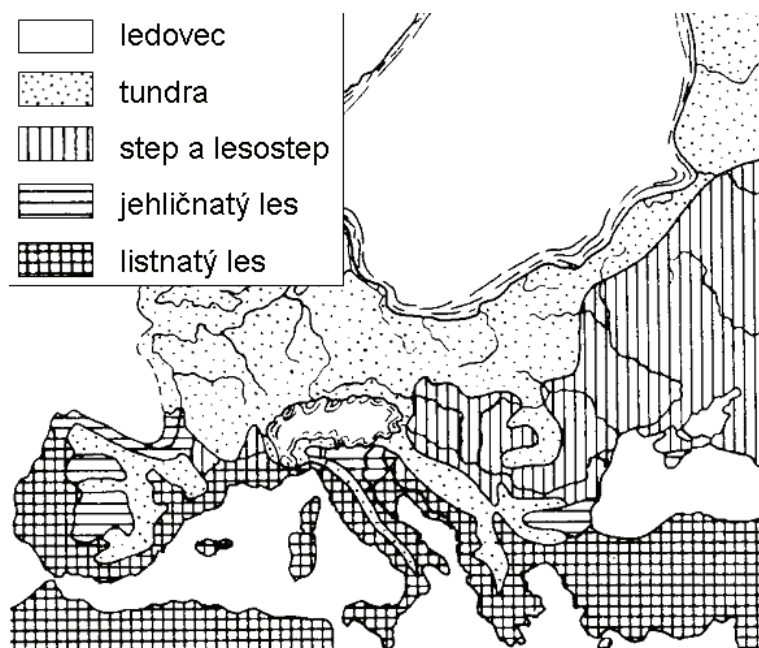
Tab 1.1 Přehled významných glaciálů během období pleistocénu podle různých stratigrafických systémů; období glaciálů šedě stínovaná.

Alpský systém	Severoevropský systém	přibližná doba trvání [mil. let]
HOLOCÉN		0,01 – současnost
Würm	Visla	0,11 – 0,01
Riss – Würm	Eem	0,13 – 0,11
Riss	Saale	0,37 – 0,13
Mindel – Riss	Holstein s. l.	0,45 – 0,37
Mindel	Elster	0,7 – 0,45
Günz – Mindel	Cromer	0,85 – 0,7
Günz	Menap + Bavel	1,2 – 0,85
Donau – Günz	Waal	1,4 – 1,2
Donau	Eburon	1,7 – 1,4
Biber – Donau	Tegelen	2,2 – 1,7
Biber	Pretegelen	2,5 – 2,2

³ Permafrost je označení pro věčně zmrzlou půdu, a to i přesto, že její svrchní horizonty mohou během letního období roztávat. Mocnost se řádově pohybuje od několika centimetrů do stovek metrů. S přítomností permafrostu jsou navíc spojeny specifické geomorfologické formy.

Box II. Zalednění na území České republiky

Obecně lze území ČR v období čtvrtohor charakterizovat jako nezaledněné, a to i v období vrcholných glaciálů během celého pleistocénu. Přesto bylo i toto území významně ovlivňováno přítomností ledovců, které se několikrát během pleistocénu vyskytovaly v jeho blízkosti. Jednalo se především o kontinentální ledovec, jenž k nám zasahoval ze severní Evropy, a horský ledovec, který se tvořil v oblasti Alp. Během nejchladnějších glaciálů (**Elster** a **Saale**) se severský pevninský ledovec dotýkal okrajových pohoří při severní hranici České republiky a místy se rozšířil i hlouběji na naše území. Doklady zalednění jsou dokumentovány ze Šluknovského, Frýdlantského i Osoblažského výběžku. Podobně je doloženo zalednění z oblastí Opavska a Ostravska, přičemž byl zaznamenán průnik ledovce až do Moravské brány.



Obr. 1.1 Evropa ve vrcholné fázi svého zalednění (podle Eliáš 1989).

Období glaciálů mělo celoplanetární význam. Ve většině existujících pohoří vznikaly horské ledovce, a to včetně Nového Zélandu, Tasmánie, Afriky (Mount Kenya, Kilimandžáro, Ruwenzori, Atlas), Severní Ameriky či Evropy. Naopak v oblasti Sibiře, kde se projevuje kontinentální typ klimatu nižším množstvím srážek, nesahal pevninský ledovec pod šedesátou rovnoběžku.

Změna v rozsahu pevninských i horských ledovců s sebou přinesla i podstatnou změnu klimatu. Chladné období ledových dob bylo poměrně suché, protože velké množství vody bylo vázáno v ledovcích. Vlivem glaciálních cyklů docházelo k významným rozdílům v klimatických podmínkách. Ve vrcholných obdobích glaciálů se i v oblasti střední Evropy vyskytovaly podmínky podobné jako v současném subpolárním pásmu. V krajině přetrvávala tundra, případně studená step na trvale zmrzlé půdě (permafrost), jež mohla sahát i do stametrových hloubek. Silné větry, které vanuly v předpolí ledovců, přenášely prach z morén a ostatních nezpevněných povrchů, který se ukládal a kumuloval v závětrných místech. Docházelo tak ke vzniku mohutných vrstev spraše, které se dochovaly dodnes (např. v ČR lze mohutné vrstvy nalézt v oblasti Dolnomoravského a Dyjskosvrateckého úvalu).

Nástup holocénu se vyznačoval relativně rychlým oteplením a zvlhčením podnebí ve srovnání s posledním studeným výkyvem mladšího dryasu. Právě tyto skutečnosti spolu s rozvojem flóry a fauny a s rostoucím vlivem člověka jsou důvodem pro vymezení hranice posledního období čtvrtohor. Hranice mezi holocénem a pleistocénem je stanovena do období přibližně před 10 tis. lety.

VEGETACE V OBDOBÍ POSLEDNÍHO ZALEDNĚNÍ

Světové alpské flóry zřejmě historicky existují tak dlouho, po jakou dobu existují společně hory a vegetace. Život rostlin ve vyšších nadmořských výškách, v „drsném“ horském prostředí, předpokládá určitou specializaci pro osidlování tohoto typu prostředí. S životem v horském prostředí souvisí celá řada strukturálních a funkčních přizpůsobení. Jak naznačují některé paleontologické nálezy, podobně jako souš bylo i horské prostředí osidlováno rostlinami postupně. Život začínal na chráněných místech s dostatkem tepla a vláhy. Teprve později docházelo k expanzi do náročnějších podmínek, kde je voda vzácná, tepelné energie málo a mechanická disturbance vysoká. Nedostatek fosilních dokladů bohužel neumožňuje přesněji datovat, kdy došlo k úspěšnému **osídlení vysokých pohoří** a vytvoření adaptací pro osidlování tohoto typu prostředí. Je velmi pravděpodobné, že moderní cévnatá flóra horských oblastí vznikla během období třetihor z tzv. arkto-terciární geoflóry, případně antarkto-terciární geoflóry (box III). V současnosti je patrné, že řada druhů arktické oblasti přesahuje do alpských regionů. Téměř 50 % současných arktických druhů se do určité míry vyskytuje mnohem jižněji právě díky existenci pohoří zasahujících do alpského stupně. U představitelů této arkto-alpské flóry, kteří se vyskytují v alpském prostředí, lze ve většině případů zaznamenat ekologické rozdíly, jimiž se liší od svých příbuzných arktických druhů. Příčinou je izolace společně s evolučními procesy během glaciálů v průběhu pleistocénu. Vzniklé ekotypy obvykle odrážejí rozdíly mezi arktickým a alpským prostředím. Jedinečná kombinace historických událostí, izolace a evolučních procesů tak způsobila, že je alpská flóra mnohonásobně bohatší než flóra arktická.

V průběhu třetihor (přibližně před 65–2,5 mil. let), kdy doznívala horotvorná činnost, existovaly v nižších polohách střední Evropy podmínky pro výskyt subtropické vegetace. **Květena** mírného klimatu měla své těžiště v oblastech hor a ve vyšších zeměpisných šířkách. Ve střední Evropě byly rozdíly nadmořských výšek větší než v dnešní době, proto i rozdíly klimatu a vegetace byly nápadnější. Ještě na konci třetihor (neogén) pokrývaly oblast střední Evropy druhově bohaté lesy. Kromě dnes běžných rodů dřevin (např. *Alnus*, *Betula*, *Carpinus*, *Fagus*, *Fraxinus*, *Quercus*, *Ulmus*) se zde vyskytovaly rody, které do dnešní doby z Evropy vymizely a nejsou přirozenou součástí její flóry. Patří mezi ně například ořešnice (*Carya*), ambrož (*Liquidambar*), liliovník (*Liriodendron*), šácholan (*Magnolia*), tupela (*Nyssa*), korkovník (*Phellodendron*), lapina (*Pterocarya*), pajehličník (*Sciadopitys*), tisovec (*Taxodium*) nebo tsuga (*Tsuga*).

Počátek kvartéru je obdobím, kdy dochází k pozvolnému ochlazení klimatu. **Hranice areálů** druhů se jeho důsledkem posouvají směrem k nižším zeměpisným šířkám a do nižších nadmořských výšek. Dochází k pomalému ústupu evropské vegetace k jihu. Do oblasti střední Evropy postoupila chladnomilnější, převážně lesní preglaciální boreální květena s převahou jehličnanů (*Pinus*, *Picea*). S přibývajícím ochlazováním se objevují plochy bez porostů dřevin.

Box III. Vznik současné alpinské a arktické flóry

Alpínská a arktická flóra se vytvářela během ochlazování v důsledku migračních a evolučních procesů jak druhů z lesních, tak druhů z travinných ekosystémů. Klima se však často v průběhu glaciálu nejen ochlazovalo, ale také stávalo aridnějším. Preadaptovaná vegetace suchých a studených pouští se rovněž podílela na vzniku alpinské flóry a skrze ni i na vytvoření flóry arktických pouští. Jen velmi málo takových heliofilních druhů prošlo zpětnou migrací či evolucí s návratem do lesního prostředí. Jakmile jednou u těchto druhů vznikla adaptace na nízké teploty, je zpravidla zároveň vyžadována vysoká světelná intenzita prostředí. Alpínské rostliny obvykle nejsou schopny konkurence v zástínu a v prostředí s vyšší teplotou.

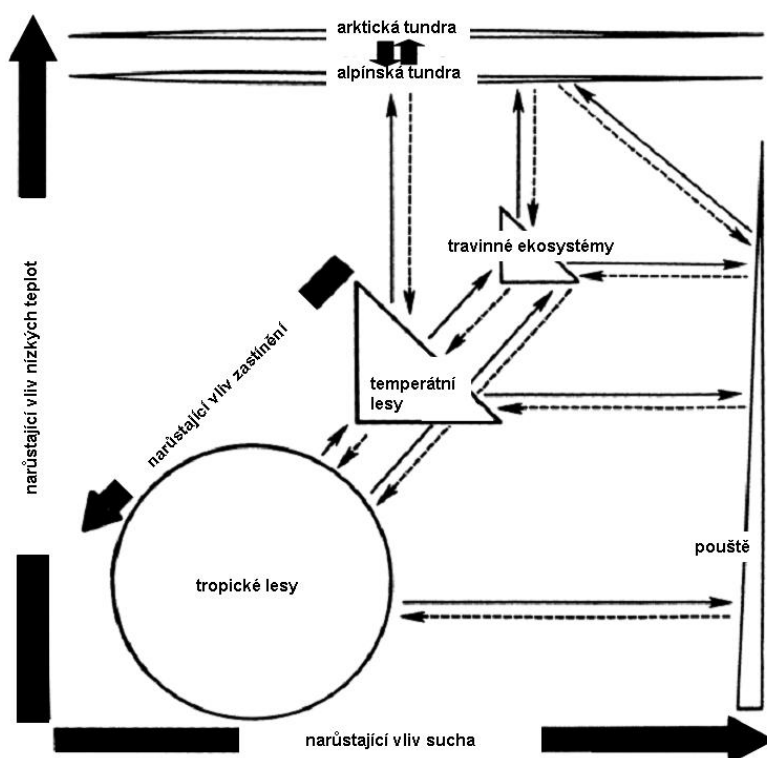
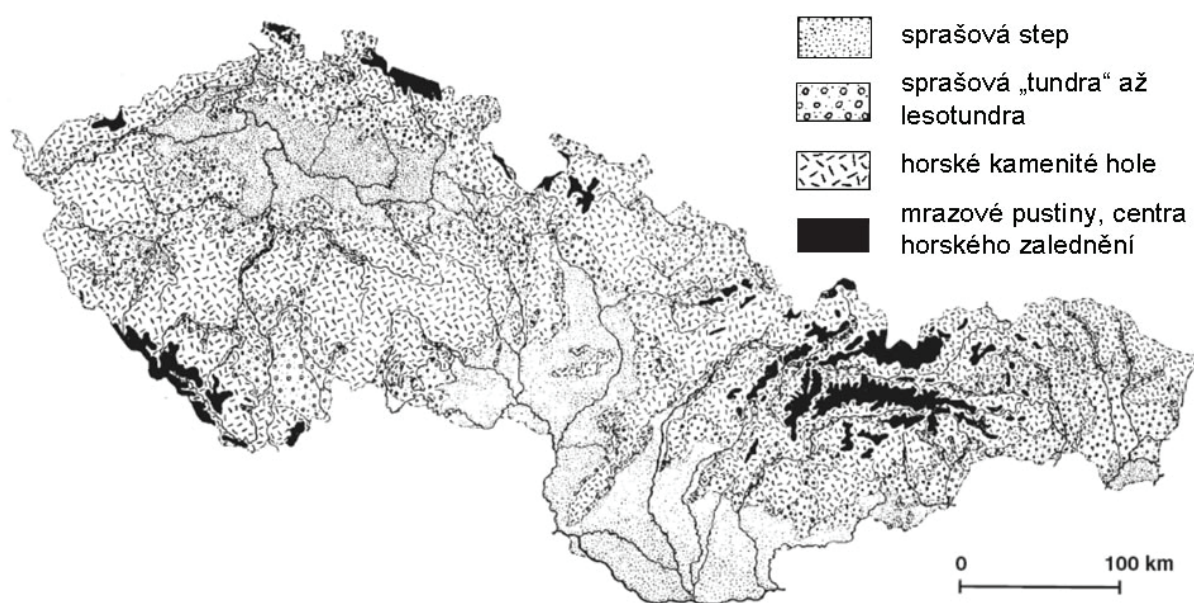


Diagram naznačuje migrační a evoluční cesty vedoucí k formování alpinské, případně arktické vegetace. Plné čáry vymezují nejdůležitější směry genového toku; přerušované čáry ukazují možný zpětný tok. Široké šipky naznačují směry narůstajícího stresu (podle Billings 1974).

Periody glaciálů byly ve střední Evropě obdobím, kdy teplomilná květena ustupovala jak na jihozápad (do údolí Rhôny), tak k východu a jihovýchodu do Uherské nížiny, na Balkán a do Černomoří. Na místo této teplomilné květeny pronikala do našich krajín z hor alpská a ze severu arktická květena. Během glaciálů zmizela izolační bariéra lesa mezi alpskou a arktickou vegetací a mohlo dojít k průnikům areálů druhů, které se v předchozích dobách vzájemně nemohly setkat. S rozsáhlým zaledněním severní Evropy, které zasahovalo až k úpatí Karpat a česko-německých středohor, se v nezaledněných oblastech vytvářely otevřené formace rázu studené kontinentální stepi, případně tundry, zpočátku i vřesovišť se šichou. V příznivějších místech se pravděpodobně v zakrslých formách udržovaly některé odolnější dřeviny jako je bříza či borovice. Tento charakter vegetace byl typický pro vrcholná období glaciálů (pleniglaciály), avšak její ráz se měnil s ohledem na lokální podmínky prostředí a teplejší klimatické výkyvy (interstadiály) – obr. 1.2. Flóra v období glaciálů tak mohla být v určitých etapách zastoupena společenstvy s vysokým podílem merlíkovitých

druhů a druhů surových půd schopných snášet sucho nebo společenstvy podobnými dnešním fytocenózám alpského bezlesí. V klimaticky příznivějších obdobích se navíc hojněji objevují nenáročné dřeviny jako borovice, modřín, bříza, vrba, rakytník a místy i náročnější druhy (dub, líska). V teplejších obdobích interglaciálů se mohly znovu objevit další náročnější rostlinné druhy, které však nedosahovaly výraznějšího zastoupení. Kombinace sezónních teplot, srážek, koncentrace CO₂, míry kontinentality a atmosférických cirkulací společně s topografií terénu vytvářely jedinečné podmínky prostředí, jejichž paralelu nelze v dnešní době v oblasti Evropy nalézt. Jejich důsledkem je i jedinečná kompozice flóry a fauny během období zalednění. Právě proto je glaciální flóra z dnešního pohledu jen obtížně pochopitelnou směsí druhů s různými nároky, které vytvářely tzv. neanalogickou vegetaci.



Obr. 1.2 Rozložení vegetačních pásem na území Čech, Moravy a Slovenska ve sprašové fázi pleniglaciálu, v období před 20 tis. let (podle Ložek 2001).

Díličí **rekonstrukce procesů**, které výrazně ovlivnily pleistocenní flóru a zároveň formovaly flóru současnou včetně flóry alpské, je možná především na základě molekulárních studií společně s analýzami rostlinných makrozbytků a pylu. Mohutné klimatické fluktuace zasáhly různou měrou podstatnou část všech světových ekosystémů a u většiny druhů severní polokoule došlo k posunu hranic areálu směrem k jihu. Současně platí, že se jednotlivé rostlinné (i živočišné) taxony značně lišily rychlostí a směrem svého postupu jak do svých refugií v době stadiálů, tak zpětnou kolonizací do původních areálů (tab. 1.2) při zlepšení podmínek klimatu. Na mezidruhově úrovni zároveň docházelo k fragmentacím areálů, izolacím refugií, a tím vznikaly podmínky pro **genetické divergence**, případně speciační procesy (box IV). Mezi druhy se v mnoha případech během zpětné **kolonizace** uplatňovala **konkurence** o nově obsazované biotopy. V průběhu migrací se setkávaly příbuzné druhy, které byly dříve prostorově oddělené, a tím docházelo i k vzájemným mezidruhovým hybridizacím. Během změn řady faktorů prostředí, ke kterým v průběhu času docházelo, procházelo mnoho druhů opakovaným procesem drastické redukce početnosti (bottle-neck efekt), při kterém docházelo k **ochuzení** jejich genetické diverzity. Mnoho dílčích populací a lokálních ekotypů během těchto fluktuací zanikla. Čtvrtohorní klimatické výkyvy je tak nutné považovat za významný činitel, který ovlivnil formování kompozice druhů, vytvoření hlavních intraspecifických fylogenetických

linií a vytvoření současné distribuce areálů druhů. Podobné procesy měly vliv i na druhy, které dnes tvoří alpínskou flóru. Bohužel, fosilní doklady a tím pádem možnosti podrobnějších rekonstrukcí změn v alpínské flóře jsou v horském prostředí jen velmi omezené.

Odlišnosti ve druhové diverzitě kontinentů severní polokoule jsou přisuzovány právě událostem během pleistocénu, na kterých se zřejmě podílela i konfigurace jednotlivých větších horských masívů. Jako zásadní se ukazuje být **orientace horských masívů** ve směru V–Z (longitudinální) a S–J (latitudinální), případně dalších významných geografických překážek v migraci (např. moře). Zatímco orientace migrační překážky S–J umožňuje posun areálů druhů podél poledníků během klimatických změn bez významného omezení, orientace rozsáhlejší překážky V–Z může být pro řadu druhů nepřekonatelnou bariérou. Právě na základě orientace Evropských Alp a Středoziemního moře (orientace V–Z) na rozdíl od Severoamerických Kordiller (S–J) a východo-asijských pohoří je vysvětlováno relativní druhové ochuzení Evropy v porovnání s ostatními kontinenty severní polokoule. Druhy, které se byly nuceny v procesu migrace vyrovnávat s překážkou, byly navíc vystaveny působení řady faktorů, jenž mohly vést k jejich extinkci. Toto vysvětlení rozdílu v druhové diverzitě mezi kontinenty však není jediné a především se významněji dotýkalo nížinných (teplomilných) druhů než druhů arкто-alpínských, které osídlovaly nejvyšší polohy. Některá pohoří se vzájemně skutečně odlišují svou druhovou bohatostí, avšak rozdíly jsou způsobeny jinými okolnostmi, např. svou izolovaností či odlišnou flórogezi.

Tab. 1.2 Předpokládaná glaciální refugia některých druhů rostlin stanovená na základě molekulárních, palynologických a makrofosilních studií (podle Comes et Kadereit 1998).

druh	pravděpodobná refugia	postglaciální šíření
<i>Abies alba</i>	Balkán, střední a severní Itálie, Pyreneje, JV Francie	expanze z Balkánu, střední Itálie a JV Francie; hybridní zóna ve V Evropě a Slovinských Alpách
<i>Alnus glutinosa</i>	Karpaty, Korzika, S Itálie, JV Evropa, J Španělsko, Turecko	expanze z oblasti Karpat
<i>Asplenium</i> spp.	J Francie, V Rakousko	neurčeno
<i>Fagus sylvatica</i>	Karpaty, J Itálie, Krym	expanze z oblasti Karpat
<i>Picea abies</i>	Rusko, Karpaty, Dinarské Alpy	Expanze ze všech tří refugií, hybridní zóna v Polsku
<i>Plantago media</i>	střední Španělsko, přímořská oblast Alp	rychlá expanze z oblasti 48° sev. šířky
<i>Saxifraga oppositifolia</i>	Svalbard	rychlá expanze z periglaciálních oblastí

Refugia alpínských druhů v průběhu glaciálů výrazně nezasahovaly do jižních oblastí Evropy, ale zřejmě byly soustředěny po obvodu pohoří. Typickým příkladem je rekolonizace Alp z periferních refugií. Existují druhy, které pro přežití v průběhu zalednění daného pohoří využily nezaledněné skalní bloky vyčnívající nad ledovec – **nunataky**. Mezi takové patří například alpský endemit pomněnečka nízká (*Eritrichium nanum*). Refugia v horských oblastech navíc umožňovala migraci druhů na výškovém gradientu, což mělo dalekosáhlý význam pro přežití řady druhů. Každý druh tak mohl výškovou migrací, tj. směrem nahoru i dolů, dospět do biotopu s optimální kombinací abiotických faktorů. Při dostatečné výšce pohoří umožňuje výšková migrace i únik před kompeticí. Nejvyšší polohy pohoří jsou takovými útočišti řady druhů dodnes, jen klimatická situace je opačná. Po oteplení řada druhů

arkto-alpínské flóry migrovala k severu nebo tam byla vytlačena druhy konkurenčně zdatnějšími. Mnoho druhů muselo hledat útočiště právě na ostrovech (arkto-)alpínské tundry, kde dodnes nacházejí příhodné podmínky pro svou dlouhodobou existenci a/nebo nízkou míru konkurence. Příkladem může být v ČR kriticky ohrožený ostružiník moruška (*Rubus chamaemorus*), který má jinak cirkumpolární rozšíření v subarkticko-arktické zóně Severní Ameriky i Eurasie. Nejjižnější izolovaná arela světového rozšíření tohoto glaciálního reliktu leží v Jizerských horách a Krkonoších.

Box IV. Proces speciace jako důsledek migrací

Příkladem druhů, které zřejmě vznikly jako důsledek glaciačních migrací jsou některé zvonky (rod *Campanula*). Z pohoří Krkonoš a Hrubého Jeseníku jsou známy dva druhy endemických zvonků. V Krkonoších je to neoendemický zvonek český pravý (*Campanula bohemica* subsp. *bohemica*). V současnosti jej lze nalézt v nadmořských výškách 800–1500 m n.m. a patří mezi silně ohrožené druhy ČR. V Hrubém Jeseníku se jedná o zvonek český jesenický (*Campanula bohemica* subsp. *gelida*), jenž je stenoendemitem a řazen mezi kriticky ohrožené druhy v ČR i druhy chráněné v rámci Natura 2000.

Oba uvedené endemitní druhy mají nejbližšího příbuzného v Alpách. Je jím zvonek Scheuchzerův (*C. scheuchzeri*). Tento druh se zřejmě během zalednění vyskytoval i v oblasti Sudet a jeho izolované populace se pak v průběhu několika tisíc let vyvinuly v samostatné druhy. Další druhy, které byly ovlivněny procesy vyvolanými glaciací, nalezneme například mezi rody *Sorbus* nebo *Hieracium*.

VÝVOJ VEGETACE V HOLOCÉNU

Ke konci pleistocénu pokrývají oblast střední Evropy otevřené formace rázu kontinentálních stepí s výskytem četných subarktických a horských prvků. Přestože **nástup teplomilné květeny** naznačují březo-borové lesy již v období interstadiálů (böllingského a allerödského), rozvoj středoevropské květeny nastává až s počátkem holocénu (před 12–10,5 tis. let). Tento proces je pozvolný a je ovlivňován řadou okolností, které nesouvisí pouze se zvýšenou průměrnou teplotou. Zásadní pro vývoj flóry je poměr teploty a vlhkosti, se kterým úzce souvisí vztah lesa a stepi, dále stav vývoje půd (obr. 1.3) a od středního holocénu i narůstající vliv člověka.

V pozdním glaciálu, přibližně v rozmezí 11200–8300 let před n.l., došlo k několika klimatickým výkyvům, které jsou označovány jako starší dryas, interstadiál bölling, střední dryas, interstadiál alleröd a mladší dryas. V těchto obdobích kromě interstadiálů bylo podnebí ve střední Evropě v mnohém podobné subarktickému klimatu s průměrnými ročními teplotami v nížinách kolem $-1\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $0\text{ }^{\circ}\text{C}$, což vzhledem k předchozímu období, poslednímu würmskému stadiálu, představovalo určité oteplení (Obr. 1.4). Vegetace u nás měla ve vyšších polohách charakter kamenité tundry, níže pak byla tundrová vegetace s poléhavými keříky (hlavně vrby a vřesovcovité) a v nejnižších polohách byly otevřené stepní formace sprašové stepi s neuzavřenou vegetací některých halofilních rostlin (např. *Plantago maritima*) a druhů z čeledi merlíkovitých (Chenopodiaceae). V nižších polohách se ojediněle objevovaly prvky lesostepní vegetace a stepi (na spraších). Na nejpříznivějších místech se pak v refugiích vyskytovala zakrslá borovice (*Pinus sylvestris*), bříza (*Betula pubescens*, *B. nana*), olše (*Alnus alnobetula*), osika (*Populus tremula*) a některé vrby, případně poléhavé jalovce. Rozšířeny byly druhy čeledí vřesovcovité (Ericaceae) a brusnicovité (Vacciniaceae). V böllingském a allerödsském interstadiálu došlo k mírnému oteplení s průměrnými ročními teplotami asi $+1\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $+3\text{ }^{\circ}\text{C}$, což zároveň podnítilo větší rozvoj lesostepního pásma a stepi. Z refugií dřevin se začaly šířit hlavně borovice a bříza, takže vznikaly světlé

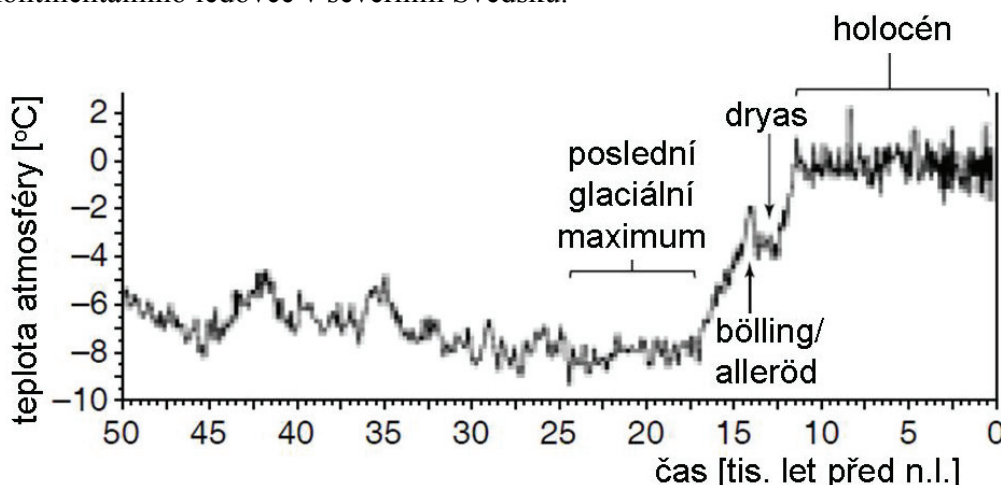
borobřezové porosty. Pozdně glaciálním obdobím, nazývaným mladší dryas, končí na našem území pozdní glaciál, přestože ještě celá Skandinávie byla pokryta ledovcem. Následuje období postglaciální (holocén), pro nějž je charakteristické celkové oteplení, ale s řadou teplotních i vlhkostních výkyvů.



Obr. 1.3 Cyklicky se opakující procesy v jednotlivých fázích pleistoceního zalednění (podle Ložek 2007).

První postglaciální období a první období holocénu se nazývá **preboreál**, který v absolutní časové chronologii zaujímá období 8300–6800 př. n. l. (obr. 1.5). Vzhledem k předchozímu mladšímu dryasu se vyznačoval oteplením a mírným zvlhčením klimatu s průměrnými teplotami přibližně o 5 °C nižšími než dnes. Táním kontinentálního i horských ledovců se uvolnilo značné množství vody a tály i zbytky podzemního ledu (permafrost). Pro vegetaci ve střední Evropě, především dřeviny, to však znamenalo podstatnou změnu podmínek ve smyslu jejich zlepšení (box V). Dochází k silnému rozvoji nelesních vegetačních pásem a z refugií se šíří z nížin do vyšších poloh vegetace s borovicí lesní, břízou a klečí charakteru nezapojené březo-borové severské tajgy. Porosty dřevin byly složeny pouze z omezeného sortimentu druhů (borovice lesní, bříza pýřitá, b. bílá, osika, jalovec, vrby, jeřáb). Ještě značně velký výskyt měla bříza trpasličí, druhy čeledí vřesovcovitých (Ericaceae) jako rojovník (*Ledum*), kyhanka (*Andromeda*), medvědice (*Arctostaphylos*) i brusnicovitých (*Vacciniaceae*). Značné plochy zaujímala vegetace mokřadů – mechoviště, slatiniště a iniciální stadia budoucích rašelišť. Vedle klimatických podmínek se jako diferenciativní činitelé vegetace uplatňovala různá geologická podloží ještě v podmínkách nevytvořených půd.

Boreál zaujímá období 6800–5500 let př. n.l. a je charakteristický dalším oteplením klimatu, suchými léty a celkově kontinentálním podnebím. Průměrné roční teploty byly až o 2 °C vyšší než dnes. Z hlediska příznivého klimatu by tehdy např. v českých zemích mohly růst dřeviny, které jsou dnes rozšířeny např. v severní Itálii. Nebylo tomu tak ovšem proto, že se dřeviny, které měly svá glaciální refugia jižně od našeho státu, nestačily do střední Evropy ještě rozšířit. V nížinách na spraších si upevnila svoje postavení step, dřeviny posunuly hranici svého vertikálního rozšíření do hor. Do borových lesů se šířila líska jako předvoj lesního vegetačního pásu a vznikaly tak rozsáhlé světlé borové porosty s podrostem lísky. Do lísko-borových porostů postupně z nížin pronikaly další, konkurenčně zdatnější dřeviny. K původním dřevinám, přežívajícím na našem území od doby ledové (borovice lesní, stromové břízy a osika), se poprvé připojily druhy klimaticky náročnější. Byl to dub (*Quercus*), jilm (*Ulmus*), lípa (*Tilia*), javor (*Acer*) a již zmíněná líska (*Corylus*). V tomto období začíná být více zastoupen smrk, který se k nám začal šířit ze svých refugií z oblasti Vysokých Tater a z východního předhůří Alp. Krajinu českých zemí v boreálu je již možné označit za lesnatou, avšak na rozdíl od karpatských stinných smrkových lesů ještě snadno prostupnou. Někdy koncem tohoto období docházelo k odtávání zbytků kontinentálního ledovce v severním Švédsku.



Obr. 1.4 Globální změny teploty v intervalu mezi 50 tis. let př. n.l. a současností stanovené z ledového jádra v Antarktidě (podle Stewart et Lister 2001).

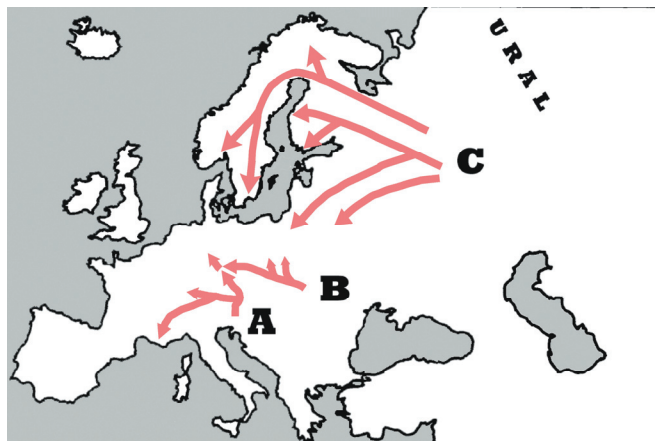
Atlantik spadá do období 5500–2500 let před n.l. Proti suchému boreálu došlo ke značnému zvlhčení klimatu (srážky byly bohatší až o 60–70 %) a nárůstu průměrné roční teploty, která byla až o 3 °C vyšší než dnes. Oproti kontinentálnímu charakteru podnebí během boreálu mělo klima atlantiku oceánický charakter. V tomto období bylo dosaženo klimatického postglaciálního optima. Horní hranice lesa dosáhla své nejvyšší nadmořské výšky a ležela o 300–400 m výše než dnes. Od nížin až do hor docházelo k hlavnímu rozvoji listnatého smíšeného opadavého lesa. Od poloviny atlantiku se začal v některých oblastech rychleji šířit i buk, k jehož největší expanzi došlo s koncem atlantiku. V horských polohách se značně rozšířil vegetační pás smrku, především na úkor borových a lískových porostů a vytvořil společnou hranici se smíšeným listnatým lesem v nižších polohách. Přesto, že středoevropská krajina období atlantiku byla v podstatě již krajinou hustě zalesněnou, vyskytovaly se místně bezlesé enklávy. Mimo extrémních stanovišť jako rašeliniště, skalní biotopy apod., to byly časově omezené výskyty menších bezlesí, podmíněných přírodními katastrofami (požáry, polomy) či činností člověka nebo zvěře. V nižších horských polohách se vyskytoval stupeň „smíšených doubrav“ ještě bez habru, který ve vyšších nadmořských výškách přecházel ve smrkový vegetační stupeň, nad jehož horní hranici se formoval klečový

vegetační stupeň. V karpatském území se vyskytoval u horní hranice lesa navíc modřín a limba. Nad klečovým vegetačním stupněm se rozvíjela vegetace vegetačních pásů s rody *Vaccinium*, *Carex*, *Elyna*. V rámci celkového vývoje středoevropské vegetace docházelo i k zajímavým výjimkám.

Box V. Změny v dřevinné skladbě Karpatské oblasti

V karpatské oblasti, konkrétně v podtatranských kotlinách, došlo během preboreálu k specifickému vývoji. Nadějný trend šíření porostů modřínu a limby, který započal pravděpodobně díky klimatickému zlepšení ze zdejších refugií, byl již na počátku preboreálu zastaven důsledkem prudké expanze smrku. Smrk, jehož předpokládaná glaciální refugia byla v Karpatské oblasti prokázána jak pylovou, tak i makroskopickou analýzou, měl v podtatranských kotlinách všechny podmínky ke své expanzi. Jednalo se především o poměry hydrologické, k jejichž zlepšení došlo v důsledku tání ledu a sněhu na horách i v půdě. Konkurenčně slabé dřeviny (modřín a limba) byly expanzivním smrkem vytlačovány do vyšších poloh a přežívaly nějaký čas pouze na extrémních stanovištích rašelinišť. Přesto se však obě tyto dřeviny na dně karpatských kotlin (nadm. výšky kolem 500 m!) vyskytovaly přinejmenším jako dřeviny vtroušené. Zatímco tedy v českých zemích byly vůdčími dřevinami preboreálních porostů borovice lesní a stromové břízy s osikou, v podtatranských kotlinách to byl již smrk.

Předpokládané směry postglaciální rekolonizace smrku v Evropě během posledního období zalednění vycházejí ze tří refugií, v Alpách – A, Karpatech – B a v okolí Moskvy – C (podle Lagercrantz et Ryman 1990).

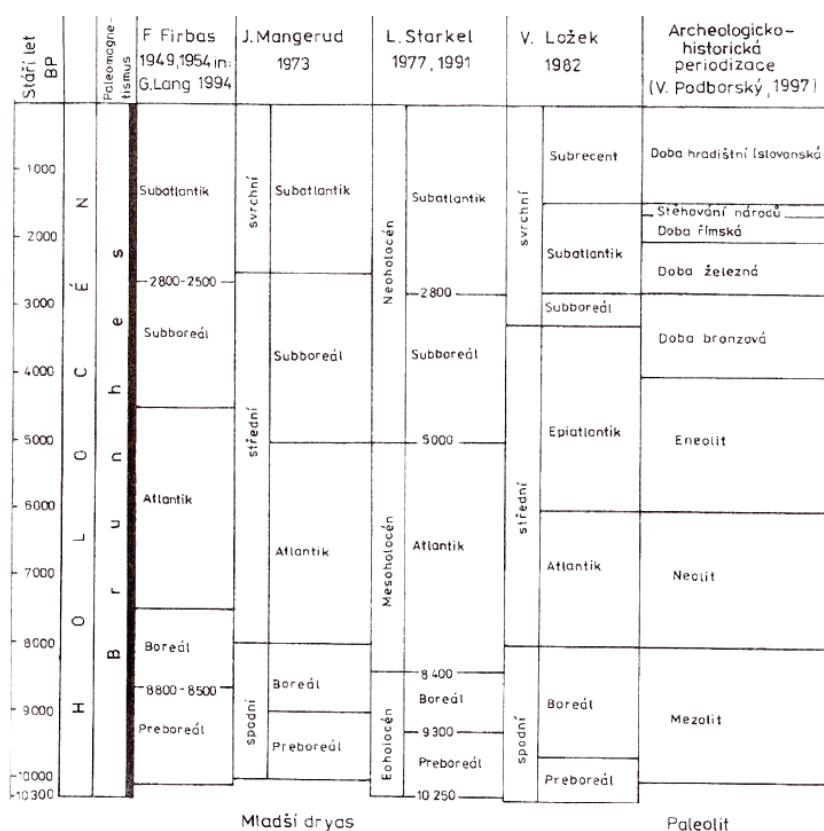


V období cca 5000–3500 př.n.l. se např. stala dominantní dřevinou v nadmořských výškách okolo 1000 m n.m. líska obecná (*Corylus avellana*). Jednalo se především o středoevropská pohoří, jako např. Krušné hory, Harz, Schwarzwald, Šumava. V Beskydech, Jeseníkách a pravděpodobně ve všech Sudetských pohořích, se vyšší zastoupení této dřeviny udrželo i v subboreálu.

Subboreál je období náležící do rozpětí let 2500–800/500 př.n.l. Z hlediska vývoje vegetace je charakteristický prudkou expanzí jedle jak v České republice, tak na Slovensku. Jedle pronikala nejen do porostů středních poloh, kde se již předtím šířil buk, ale také do níže položených porostů, kde do té doby převládaly smíšené doubravy. V tomto období se začaly formovat jedlo-bukové a buko-jedlové porosty s podstatným podílem smrku. V pylových diagramech je možné pozorovat pokles pylových křivek jilmu, dubu, lípy, javoru, jasanu a lísky. Ústup těchto dřevin byl způsoben nejen zhoršením klimatických poměrů během subboreálu - ochlazením, ale především konkurenčním tlakem rychle se šířících jehličnatých, stinných porostů. Do některých oblastí našich krajin se však tyto "nové" dřeviny, jedle a buk nedostaly, protože zde již působil vliv člověka – pastva a zemědělství. Antropické ovlivnění vegetačního krytu v subboreálu nelze podceňovat. Prudký pokles pylové křivky jilmu je pravděpodobně způsoben zkrmováním olistěných větví této dřeviny. Ve starých sídelních oblastech byl právě činností člověka změněn trend normálního vegetačního vývoje již před několika tisíci lety.

Subatlantik trvá od let 800/500 př.n.l. až do roku 600 nebo 13. století našeho letopočtu. Široké rozmezí horní časové hranice tohoto období je způsobeno tím, že subatlantik není definován klimaticky, ale dobou osídlení jednotlivých oblastí. Podnebí bylo v průměru vlhčí (oceaničtější) a poněkud chladnější než dnes. Zvlhčení klimatu podporovalo mohutný rozvoj vegetačního pásu s bukem a jedlí, který pronikl hluboko do nižších poloh. Mohutný rozvoj smíšených buko-jedlových a jedlo-bukových lesů souvisel též s ústupem tehdejšího osídlení člověka do nižších poloh. Počátek subatlantiku je podle výsledků pylových analýz obdobím maximálního rozšíření jedle, buku a smrku a nově se šířícího habru (*Carpinus* sp.). Habr byl upřednostňován nezáměrně i činností člověka, a to díky své vlastnosti tvořit výmladky. Tato dřevina se šířila hlavně v nižších polohách a z hlediska lesních společenstev je pozoruhodná tím, že je vlastně poslední lesní dřevinou, která do střední Evropy pronikla. Horní hranice lesa se snižovala a lze předpokládat, že asi ke konci tohoto období dosáhla dnešní klimatické hranice lesa. Subatlantikum spadá celkově do doby železné. Na jeho konci dochází ve střední Evropě ke stěhování národů a naše země jsou osídleny Slovy.

Subrecent trvá asi od roku 600/ 13. stol n.l. dosud. Spodní hranice tohoto posledního úseku holocénu je dána podstatnými antropickými zásahy do přirozeného charakteru vegetace. Výrazně to lze např. pozorovat v oblastech, kde začala kolonizace ve 13. stol., tj. v podhorských a horských územích. Nastalo zřetelné vysušení krajiny a zvýšila se poněkud kontinentalita. Zvětšil se rozdíl vlhkosti mezi zalesněnými hornatinami a odlesněnými nížinami. Těžiště osídlení vycházelo ze starého sídelního území v nižších polohách a na ně navazovalo nové osídlování pronikající až vysoko do hor a případně až nad horní hranici lesa. Člověk snižoval horní hranici lesa pastvou, vypalováním a vysekáváním dřevin. O vývoji lesů z nejmladšího úseku tohoto období jsme pak informováni už na základě písemných dokladů uložených v archivech.



Obr. 1.5 Stratigrafie a archeologicko-historické datování holocénu podle různých autorů (podle Czudek 1997).

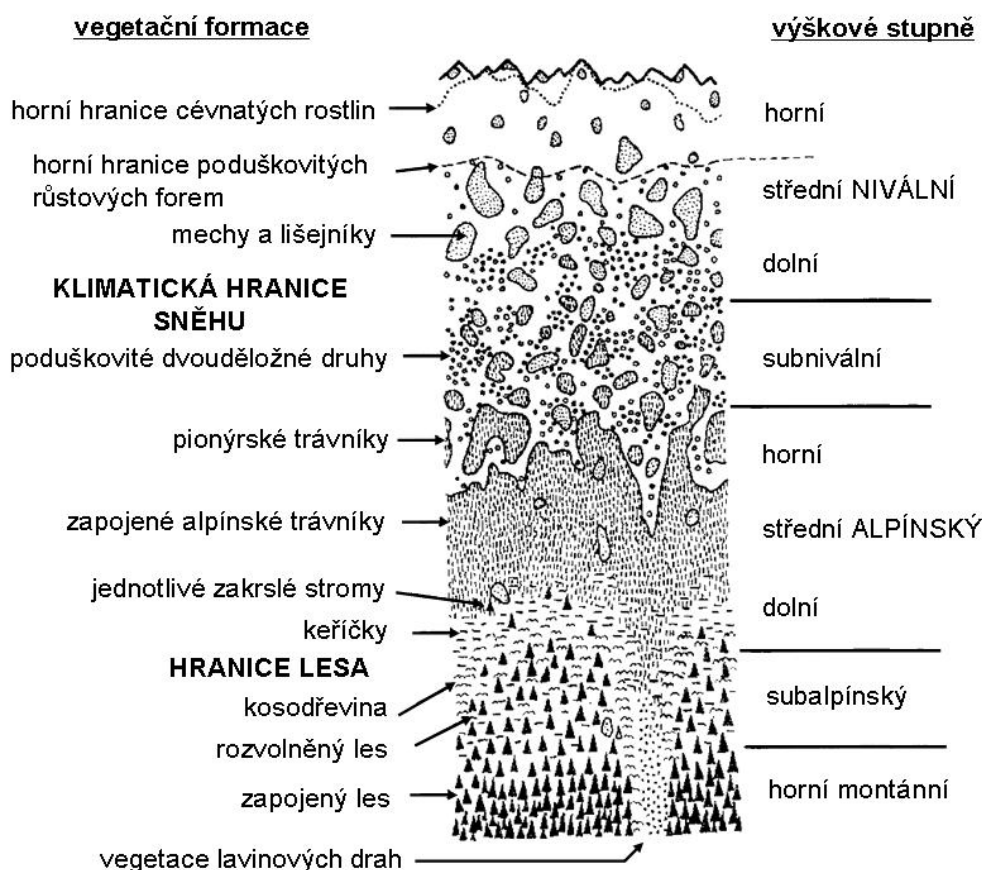
2. PODMÍNKY HORSKÉHO PROSTŘEDÍ

VEGETAČNÍ STUPŇOVITOST

S měnící se nadmořskou výškou terénu dochází ke změnám průměrné teploty vzduchu, množství dopadajících srážek i řady dalších abiotických faktorů prostředí. Tyto změny způsobují, že se v rámci jedné oblasti od nížin do hor mění životní podmínky pro vegetaci, což se odráží v její druhové skladbě, popř. ve změnách jejího celkového vnějšího vzhledu (fyziognomie). Sled jednotně (fyziognomicky) utvářených vegetačních typů se nazývá vegetační stupňovitost a vegetace vytváří tzv. výškové vegetační stupně. Ve většině pohoří je proto vegetační kompozice určená fytogeografickou oblastí obvykle setřena vlivem vertikální členitosti. Vegetační stupně jsou do určité míry analogické vegetační zonálnosti podle zeměpisné šířky, přesto jak vertikální vegetační stupňovitost tak horizontální zonálnost vegetace jsou odlišné jevy, a nemohou být proto spolu ztotožňovány.

Tab. 2.1 Výškové členění ČR podle různých autorů z hlediska fytogeografie (podle Kučera 2000).

Morfografie reliéfu (Demek 1987)		Holub et Jirásek (1967)	Orografie (Jeník 1973)	Fytogeografické členění (Skalický 1988)		
				stupeň	krajinný typ	
hornatina	členitá	1200 – 1600 m n.m.	alpínský (od 1700m subalpínský)	velehory	subalpínský	nižší vysokohory
	plochá		supramontánní	vysokohoří		
		montánní		středohoří		
			členitá		750 – 900 m n.m.	submontánní
vrchovina	plochá	600 – 750 m n.m.	submontánní	submontánní	vrchovina	
			pahorkatina	členitá	450 – 600 m n.m.	
plochá	200 – 450 m n.m.					
		rovina		planární		planární



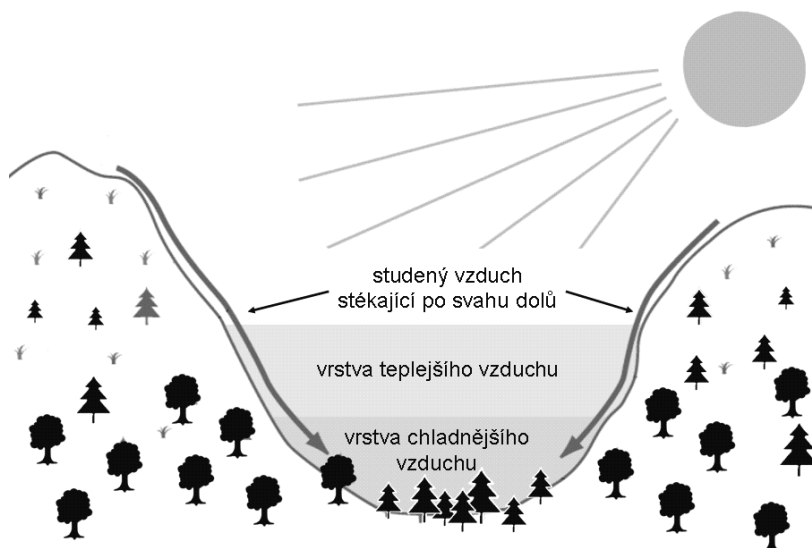
Obr. 2.1 Posloupnost jednotlivých výškových vegetačních stupňů od horního montánního do niválního stupně na příkladu centrálních Alp. V místech lavinových drah mohou sestupovat bylinná společenstva do nižších vegetačních stupňů a vznikají vlhké, živinami bohaté vysokohorské nivy (podle Ellenberg 1988).

Na základě potřeby jednotlivých vědních oborů je na území ČR používáno několik systémů hodnocení vegetační stupňovitosti, které jsou spolu srovnatelné jen v hrubých rysech. V tradičním významu jsou výškové vegetační stupně vyjádřením kombinace abiotických faktorů i biotických projevů. Jinak řečeno, systém vegetační stupňovitosti je založen na složení bioty (obvykle vegetace), která odráží abiotické podmínky svého prostředí. Použití je účelové, protože jiný význam (vymezení) mají vegetační stupně v lesnické praxi a jinak je používají ostatní přírodovědné obory (tab. 2.1). K systémům používaným v ČR patří fytogeografický, geobotanický nebo lesnicko-typologický.

Různorodost přístupů k výškovému členění vegetace s sebou přináší řadu nejasností. Jednou z nich je pojetí alpského vegetačního stupně. U jednotlivých autorů panuje nejednotnost v pojetí subalpínského a alpského vegetačního stupně a při užívání těchto termínů je nezbytné si nejprve objasnit v jakém smyslu autor uvedených termínů používá. V mnoha případech se za alpský vegetační stupeň považují všechny vegetační typy, které se nachází nad alpskou hranicí lesa až k niválnímu stupni, tedy i křovinaté, nivové a luční porosty. Subalpínský vegetační stupeň pak podle tohoto vnímání leží pod alpskou hranicí lesa. Jiné pojetí naopak tyto porosty z alpského stupně vyjímá. Ústav pro hospodářskou úpravu lesů rozlišuje v ČR devět vegetačních stupňů a otázku subalpínského a alpského stupně ponechává zcela stranou: (1.) dubový, (2.) bukodubový, (3.) dubobukový, (4.) bukový, (5.) jedlobukový, (6.) smrkobukový, (7.) bukosmrkový, (8.) smrkový, (9.) klečový. Naproti tomu, geobotanických a fytogeografických stupňů je pouze sedm (tab. 2.1). Z vyšších pohoří jsou uváděny ještě dva další výškové stupně, subnivální a nivální (obr. 2.1). Jedná

se o stupně vyznačující se mechovými a lišejníkovými společenstvy. Obou těchto stupňů je dosaženo například v Alpách nebo ve Vysokých Tatrách a v pohořích na území ČR se nevyskytují.

Uvedené charakteristiky výškové stupňovitosti jsou platné pouze pro území ČR a to ještě s celou řadou výjimek. Hranice jednotlivých stupňů nejsou ostré a jen výjimečně se jejich průběh shoduje s průběhem vrstevnice. Pokud k tomu přece jen dojde, jedná se o koincidenci, ke které může docházet, pokud je terén pravidelnější, méně členitý, např. rozsáhlé pravidelně ukloněné svahy stejných expozic. **Odlišnosti** jsou dány makroklimatickou charakteristikou (mírou kontinentality, zeměpisnou šířkou) dané oblasti, vlastnostmi půdy, sklonitostí či expozicí konkrétní polohy a řadou abiotických faktorů. Například svah s jižní expozicí umožňuje významné zvýšení hranice vegetačních stupňů v porovnání se svahem se severní expozicí. Stékání a hromadění chladného vzduchu v určitých místech, zpravidla v úzkých hlubokých údolích, může vést k výrazným abiotickým změnám prostředí. V jejich důsledku se vytváří tzv. **inverzní údolí** nebo vzniká **zvrát vegetační stupňovitosti** (obr. 2.2). Výše uvedené vlivy se projeví tím, že v nižší poloze roste vegetace, která by patřila podle normálního sledu vegetační stupňovitosti do vyšších poloh, a naopak ve vyšší poloze, zejména na slunných expozicích, na vrcholech, pod hřebeny, na okrajích plošin apod., se vyskytuje vegetace, která svým složením odpovídá při normálním sledu výškových vegetačních stupňů nižším nadmořským výškám.



Obr. 2.2 Zvrát vegetační stupňovitosti v inverzním údolí vlivem akumulace chladného vzduchu.

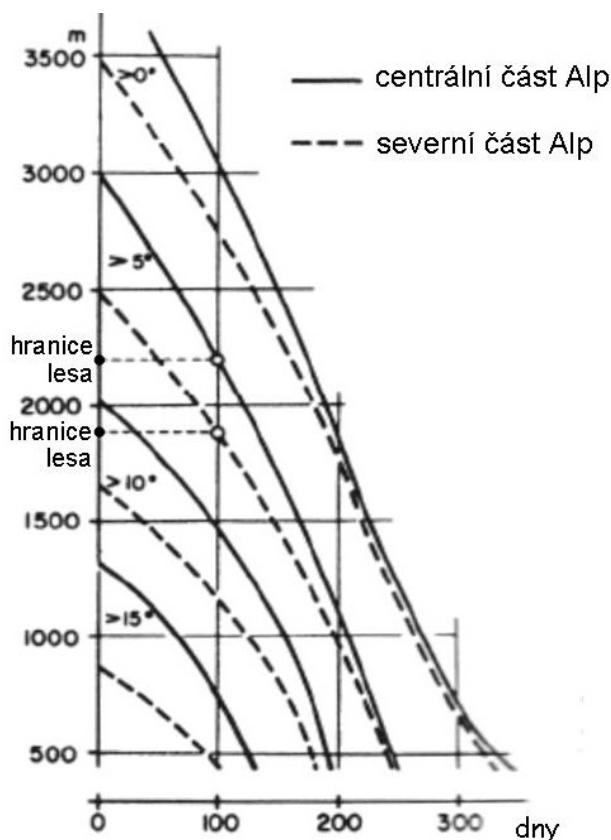
Pro ujasnění významu je třeba blíže specifikovat některé pojmy, které jsou dále používány v textu. To se týká i výrazu „**alpínský**“. Jeho původ je možné nalézt v latině. V tomto jazyce označuje bílý, sněhem pokrytý. Základ slova je zřejmě již před-románský, kdy se výrazů „alp“/ „alb“ používalo pro hory obecně. Podobně baskové používají výraz „alpo“. Dnes je pojem „alpínský“ používán pro celou oblast hor včetně údolí, tj. nahrazuje pojem „horský“. Je tedy nutné dobře odlišovat obecný pojem „alpínský“ a **alpínská zóna (alpínský stupeň)** – zóna vegetace nad klimatickou hranicí lesa, které nejsou totožné.

ABIOTICKÉ FAKTORY PROSTŘEDÍ

Díky své vertikální stavbě nabývá v horském prostředí na významu kinetická energie. V tomto prostředí, více než ve kterémkoli jiném, dochází k řadě různých mechanických pohybů hmoty díky ukloněnému terénu. Kombinace různě orientovaných terénů s různými úhly sklonu pozměňuje působení většiny abiotických faktorů. Navíc je nutné vždy počítat s vertikální strukturou pohoří, která dává většině faktorů a procesů další rozměr. Horské abiotické prostředí je proto významně formováno topografií, klimatickými podmínkami a vznikem gradientů. Globální stabilita některých vlastností prostředí a variabilita jiných představuje na jedné straně gigantický přírodní experiment s nepřehlednou škálou podmínek, avšak na straně druhé přináší potíže se zobecňováním některých teorií.

Vegetační perioda a teplota

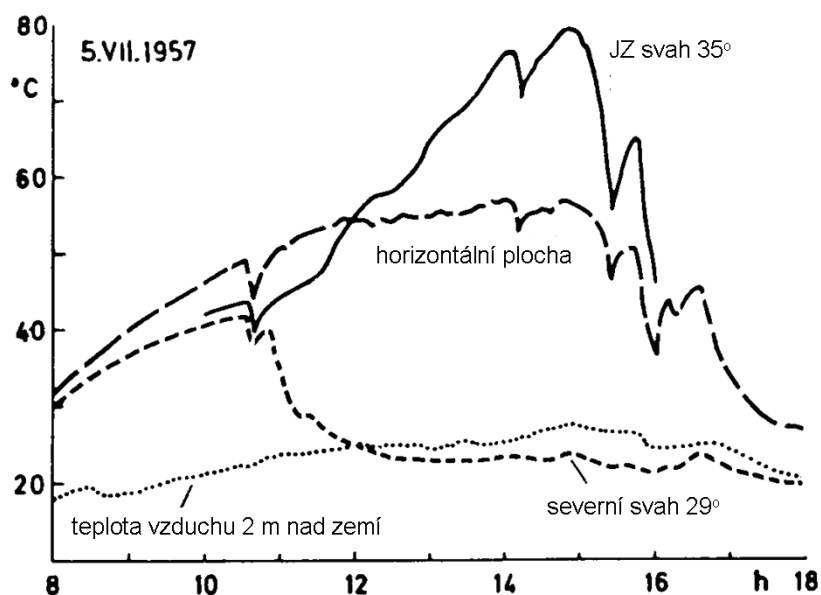
Obecně je přijímána představa, že **délka vegetační sezóny** v pohořích se s nadmořskou výškou stává kratší. Takový pohled má obvykle pozorovatel, který ve vyšších polohách sleduje teplotou řízenou sezonalitu v humidním typu klimatu. V aridních oblastech, kde s nadmořskou výškou zároveň narůstá vlhkost prostředí (množství srážek), se vegetační sezóna stává se vzrůstající nadmořskou výškou delší. Příkladem mohou být východní svahy horské oblasti Sierra Nevada v Kalifornii. Interakce regionálních teplotních a vlhkostních podmínek zde vytváří v kombinaci s nadmořskou výškou sezónní mnohotvárnost. Ekologické experimenty založené na vlivu délky vegetační sezóny na horskou biotu proto musí brát v potaz i vliv srážek.



Obr. 2.3 Počet dní, ve kterých průměrná teplota překračuje 15, 10, 5 a 0 °C v centrálních Švýcarských Alpách a severních vnějších Alpách. Hodnoty jsou interpolovány z měsíčních průměrů. Pro výskyt lesa je hranicí cca 100 dní s průměrnou teplotou 5 °C, což platí jak pro vnitřní (2200 m n.m.), tak také pro vnější Alpy (1800 m n.m.) (podle Ellenberg 1988).

V oblasti Alp platí, že na každých 100 výškových metrů dochází ke **zkrácení vegetační periody** o 6–7 dní. Většina dřevin vyžaduje k vytváření biomasy průměrnou teplotu překračující 5 °C (obr. 2.3), což je určující pro dlouhodobé přežívání dřevin a tím též hranici lesa. Této hodnoty je například ve Švýcarských Alpách dosaženo po dobu 195–210 dní ve výšce 1000 m, ale jen po dobu 85–120 dní ve výšce 2000 m. Zkrácení vegetační sezóny přibližně pod 3 měsíce přitom neumožňuje dřevinám vybudovat dostatečné vrstvy krycích pletiv asimilačních orgánů a znemožňuje za takových podmínek jejich dlouhodobou existenci. Roční průměry atmosferické teploty se s nadmořskou výškou mění asi o 0,8 K na 100 m výšky⁴ v pobřežních oblastech či ostrovních horách, nebo o 0,4 K na 100 m ve více kontinentálních oblastech.

Teplota vzduchu obecně klesá v průměru o 5,5 K na jeden kilometr výšky, avšak jednotlivé organismy nemusí být takovému poklesu vystaveny. Stromová **růstová forma** (fanerofyty) je zákonitě teplotou svých nadzemních orgánů úzce spjata s teplotou svého okolí v důsledku cirkulace vzduchu. Teplota povrchu stromů vykazuje úzkou závislost na teplotě okolního vzduchu. Tím je vysvětlována i celosvětově jednotná pozice přirozené klimatické hranice stromů, která je přibližně dána izotermou průměrné teploty během hlavní růstové sezóny 6–7 °C.



Obr. 2.4 Průběh teploty během dne v hloubce 1 cm pod povrchem půdy v místech s různou orientací v oblasti hranice lesa u Obergurglu (Ötztal, 2000 m n.m.) a porovnání s teplotou vzduchu ve výšce 2 m nad povrchem (podle Ellenberg 1988).

Naopak **vegetace nízkého vzrůstu** může svou růstovou formou výrazně snižovat teplotní výměnu se svým okolím. Mezi rostliny, které se těsně přimykají k povrchu patří např. vrba uťatá (*Salix retusa*) nebo dryádka osmiplátečná (*Dryas octopetala*). Povrch půdy a vrstva vzduchu těsně k němu přilehlá jsou více zahřívány slunečním svitem než by bylo možné očekávat z pohledu obecně nízkých teplot (obr. 2.4). Rostliny rostoucí těsně při zemi se tak ocitají v příznivějších mikroklimatických podmínkách. Příkladem mohou být tzv. poduškovité formy rostlin, které při plném ozáření běžně dosahují povrchové teploty 25–30 °C při teplotách vzduchu okolo 10 °C. Zdánlivá výhoda se v některých případech stává nevýhodou,

⁴ V případě srovnávání teplotního rozdílu, kdy nejde o konkrétní hodnotu dosažené teploty, je používána jednotka SI, kterou je K (kelvin). Velikost jednotky (stupeň) je přitom stejný pro Celsiovu i Kelvinovu stupnici.

protože nad tmavými podklady se může teplota během dne vyšplhat i nad 65 °C (box VI). Za těchto podmínek již může u vegetace nastat smrt z přehřátí a takové prostředí je krajně nepříznivé pro klíčení a přežití mladých rostlin.

V řídkém vzduchu ve vyšších nadmořských výškách může v důsledku nočního tepelného vyzařování často docházet k výraznému **kolísání teplot mezi dnem a nocí**. Výjimkou nejsou výrazné noční poklesy pod bod mrazu. To platí především pro období jara a podzimu, kdy počasí kolísá mezi mrazem v noci a táním přes den. Kolísání teplot nemusí mít na vegetaci pouze záporný vliv. Výrazný pokles nočních teplot **omezuje metabolické pochody** v pletivech, a tím i respirační pochody. Důsledkem je, že většina produktů fotosyntézy získaných přes den, zůstává z větší části zachována. Rovněž je tak omezen proces přeměny jednoduchých sacharidů na polysacharidy (obvykle škrob). Relativně větší obsah jednoduchých sacharidů v pletivech následně zvyšuje odolnost listů vůči chladu a napomáhá při vytváření antokyanů. Zelené části většiny alpských rostlin proto mají modravý nebo fialový nádech a nezelená barviva obzvláště vyniknou po rozkladu chlorofylu v podzimním období. V horském prostředí je navíc nutno počítat s velkými rozdíly mezi teplotou pletiv uložených v půdě a pletivy nad zemským povrchem. Právě proto je v tomto prostředí pozorována gutace častěji než kdekoli jinde.

Box VI. Teplotní valence horských rostlin

Teplotní optimum horských rostlinných druhů je velice široké, často snesou i přízemní teploty do +40 až 50 °C. U ostřice pevné (*Carex firma*) na vápenci bylo naměřeno teplotní maximum až +60 °C. V zimě je naopak schopna řada rostlinných společenstev přetrvávat při -20 až -25 °C, na vyfoukávaných místech (*Loiseleuria procumbens*) až při -70 °C. Většina horských lišejníků je absolutně odolná mrazu a jsou schopny regenerace i po projití teplotou -196 °C! U řady horských druhů rostlin probíhá látková výměna ještě při -5 °C! Noční mrazy proto ovlivní fotosyntézu příštího dne jen velmi málo.

S ohledem na existenci rostlin v konkrétním území je nutné uvažovat průběh teplot, které pro ně mají fyziologicky efektivní význam, tzn. se kterými se setkávají během růstové sezóny. Používání **průměrné teploty** jako vysvětlujícího faktoru se stává zavádějícím především s vyšším stupněm kontinentality prostředí, délkou dormantního stadia a výškovými gradienty mimotropických oblastí.

Půdy a jejich vývoj v alpském stupni

V horách typu Alp a Karpat kontinuálně probíhají **procesy**, jako jsou odnos půdy vodou a větrem, pohyb ledovců, soliflukce (box VII), klouzání sutí a padání skal, bahnotoky (při saturaci jemnozemě vodou) a jiné erozní procesy. S nadmořskou výškou přibývá v pohořích holých skal a kamení. Navíc se jedná o polohy, kde jsou nerosty vystaveny intenzivnímu narušování vlivem klimatu.

Box VII. Vliv vody z tání sněhu na půdu

Teplotní fluktuace urychlují nejen zvětrávání, ale vedou i k příležitostné soliflukci. Tento pohyb půdy je podporován velkým množstvím vody z tání sněhu a půdního ledu. Mrazem indukovaný pohyb půdy se vyskytuje ve všech klimatických pásmech střední Evropy, ale častěji k němu dochází ve vysokých horách. Pomalu rostoucí vegetace občas není schopna držet půdu na šikmých svazích. Povrch půdy, který je občas nasycen vodou, klouže dolů a může být přehrazován věncovým drnů. Společně s potenciální energií hornin způsobuje alpské a subalpské klima mechanickou nestabilitu mnoha stanovišť.

I ve vyšších polohách dochází k postupným změnám v půdním profilu a vývoji půd, který je možné sledovat ve vazbě na vegetaci. Na druhou stranu je obtížné nalézt konečné stádium těchto procesů. Finální **stadia vývoje půd** jsou většinou omezena na mírné svahy a plochá místa, která jsou v horách spíše výjimkou. Otázky přirozeného vegetačního klimaxu alpského stupně jsou stále předmětem diskuse a k jejich pochopení je potřeba znát zvláštnosti půdních formací nad klimatickou hranicí stromů.

Obecným znakem horského prostředí je spíše humidní klima. Většina půdních typů je vyluhována prosakující vodou a tím zbavována rozpustných solí včetně karbonátů. V důsledku krátké teplé periody se v průběhu roku navíc hromadí odumřelá organická hmota. Pokud je podloží kyselé, vytváří se na lignin bohatý opad (moder) a nakonec velmi kyselý surový humus (mor). Na vápencích se vytváří pouze slabě kyselý nebo neutrální surový humus, který vypadá podobně a je označován jako tangelový humus.

Na strmých skalách nebo na větších balvanech se humus shromažďuje v puklinách, na římsách či v malých depresích, tj. kdekoli jsou schopny se přichytit foliózní nebo frondózní lišejníky a mechy. Protože v těchto podmínkách rostou rostliny pomalu, vytváří se i vrstva humusu velmi pozvolna. Obecně lze konstatovat, že formování půd je ovlivňováno procesy fyzikálního a chemického rozkladu skal, a v alpských podmínkách vyžaduje dlouhé časové období. Na pevné skále je jen zřídka dosaženo stadia protorankeru (na silikátech) nebo protorendziny (na vápenci). Na suťových svazích dokonce proces vývoje postoupil jen o něco dále od stavu v době ledové – při povrchu vzniklo jen velmi málo pískové a jílové frakce. Většina malých půdních částic je na takových místech proplachována do hlubších vrstev sutě.

Na morénách nebo v místech akumulace jemné půdy např. na úpatí svahů nebo v krasových depresích se nachází dobře vytvořené půdní horizonty. V přesném slova smyslu nelze tyto hluboké půdy považovat za autochtonní a tedy ani za konečné stadium, které by se vyvinulo na okolním území. V oblasti centrálních Alp je na některé typy jemnozemi nahlíženo jako na pozůstatky třetihorních půdních formací. Na řadě míst tvoří více či méně mocný pokryv mateřské skály jemnozemi cizího (alochtonního) původu, který je na první pohled obtížné odlišit od produktu vzniklého vlivem počasí ze skal *in situ*. Skutečný původ lze určit pouze na základě rozboru složení minerálních částic.

Vývoj půd je zpětně ovlivňován vegetací, jiný je pod porostem trav nebo ostríc, jiný pod porostem keřů. Situaci poněkud znepráhledňuje to, že činností ledovců a větru jsou horniny přemísťovány, ať již jako velké bloky nebo prachové částice. Pak se stává, že i na povrchu vápencových hřbetů může být silikátová příměs, která snižuje pH vznikající půdy. Tvorbu půd je nutné považovat za komplikovaný proces, který je ovlivňován řadou faktorů, včetně reliéfu. Vývoj půd v rámci pohoří s podložím konkrétního chemického složení přitom nemusí směřovat ke vzniku jednoho půdního typu.

Atmosférický tlak

S nadmořskou výškou se téměř lineárně snižuje atmosférický tlak a dochází k poklesu parciálních tlaků všech plynů v atmosféře, včetně O_2 a CO_2 . Pro každý kilometr nadmořské výšky klesá atmosférický tlak přibližně o 11 %. Skutečná hodnota tlaku daného místa se může do určité míry odlišovat v závislosti na teplotě a vlhkosti i regionálních trendech (box VIII). V nadmořských výškách okolo 5500 m n.m. (v Himalájích a Andách se jedná o horní hranici výskytu rostlin) žijí místní rostliny a živočichové za polovičního tlaku vzduchu než při hladině moře. Důsledkem sníženého tlaku vzduchu ve vyšších nadmořských výškách je zhoršená výměna plynů mezi atmosférou a fotosyntetizujícími pletivy. Přesto nelze tyto vlivy ve vztahu k existenci rostlin považovat za výrazně limitující a zásadní.

Box VIII. Změny v parciálním tlaku CO₂

Na základě analýzy dat z ledovcových jader bylo zjištěno, že rostliny, které rostly na nunatacích v období posledního zalednění, se musely ve výšce 5000 m vyrovnat s parciálním tlakem 4-krát nižším než je v současnosti při hladině moře. V současnosti odpovídá ekvivalentní nadmořské výšce tlak pouze cca 2-krát nižší. Přibližně od počátku průmyslové revoluce (1. polovina 19. stol.) lze zaznamenat nárůst koncentrace CO₂ v Zemské atmosféře. Rostliny rostoucí v současnosti ve výšce 2600 m mají parciální tlak CO₂ podobný jako měly nížinné druhy před začátkem průmyslové revoluce (počátkem 19. stol.).

Nízký tlak společně s nízkou teplotou ovlivňuje difusi molekul a způsobuje, že se vzrůstem nadmořské výšky klesá schopnost vzduchu poutat vlhkost (tab. 2.2). Kombinace nízkého tlaku společně s nízkou teplotou vzduchu tak omezuje ztráty vody v důsledku výparu z povrchů asimilačních ploch při evapotranspiraci. Uvedená redukce ztrát vody platí za předpokladu, že uvažovaný (asimilační) povrch má stejnou teplotu jako vzduch, případně teplotu nižší. V opačném případě, kdy je povrch teplejší než okolní vzduch (např. ozářené listy či rozprostřené poduškovité růstové formy rostlin), jsou ztráty vody stejné nebo vyšší než v nížinách. Z toho je patrné, že poměry na konkrétním stanovišti jsou závislé na solární radiaci (oblačnosti), rychlosti větru či dostupnosti vody a nižší tlak nemusí být pro existenci rostlin ani v tomto případě zásadním parametrem.

Tab. 2.2 Přibližné průměrné hodnoty veličin charakterizující průměrné roční podmínky volné atmosféry v různých nadmořských výškách. Hodnoty jsou platné pro střední zeměpisné šířky (podle Körner 2003).

nadm. výška	tlak [kPa]	t _{prům.} [°C]	hustota vzduchu [kg.m ⁻³]	tlak nasycené páry [kPa]
0	101,3	15,0	1,2250	1,71
1000	89,9	8,5	1,1117	1,11
2000	79,5	2,0	1,0581	0,71
3000	70,1	-4,5	0,9093	0,41
4000	61,6	-11,0	0,8194	0,24
5000	54,1	-17,5	0,7864	0,13
6000	47,2	-24,0	0,6601	0,07

Voda a srážky

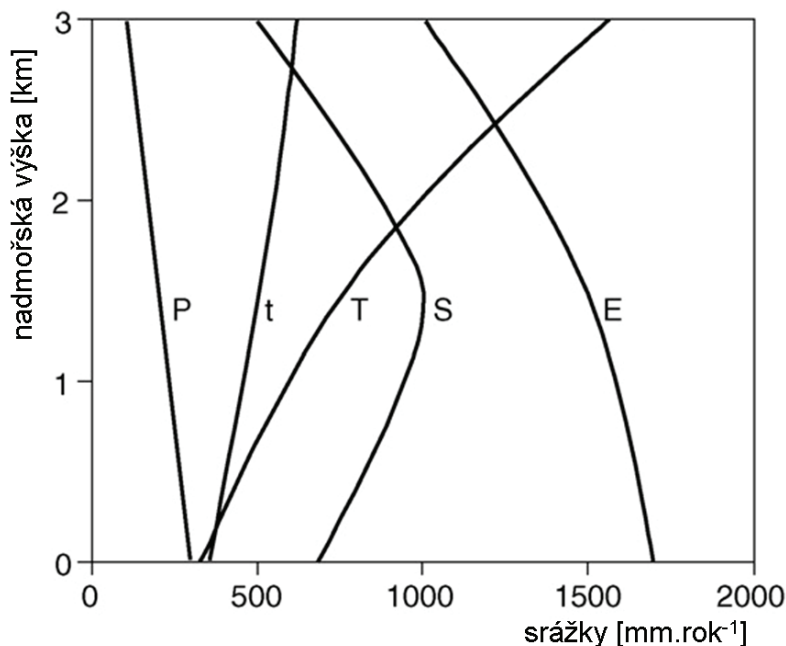
Souvislost mezi dostupností vody v prostředí a nadmořskou výškou je zpravidla zavádějící. Neexistuje jednoznačné pravidlo určující vztah mezi množstvím srážek a nadmořskou výškou.

Gradienty srážkové činnosti se mohou v pohořích vyskytovat v různých směrech, podobně jako v nížinách (obr. 2.5). Existují oblasti, které jsou v nížinách aridní a mírně humidní ve vyšších nadmořských výškách, zatímco jiné vykazují maximální srážky ve středních nadmořských výškách (např. Kilimandžáro), jinde vlhká oblast při úpatí pohoří rychle přechází do horské pouště (např. některé oblasti And). Odezvy organismů na výškové vlhkostní gradienty proto nelze označovat jako horský fenomén nebo výškový efekt.

V oblasti Evropy, s výjimkou určitých poloh, trpí alpské rostliny jen zřídka nedostatkem vody. Téměř všechny jemnozemní půdní substráty při hranici stromů obsahují takové **rezervy vody** z jarního období, že její zásoba zpravidla vystačí na celé vegetační

období. V případě, že jsou dešťové srážky nedostatečné (např. srážkový stín), je často pro mnoho rostlinných společenstev klíčovým zdrojem vody tající sněh.

Zimní období je nejen v horském prostředí považováno za fyziologicky suché, především pro rostliny vystavené teplotám pod bodem mrazu. Doplnování vodních ztrát během záporných teplot není možné, protože je voda zamrzlá v půdě nebo zablokována ve zmrzlých stoncích, případně dochází k přerušení vodního sloupce ve vodivých pletivech (kavitace). Výjimku v tomto ohledu představují druhy, které chrání větší vrstva sněhové pokrývky. Plochy bez sněhu nebo s rychle odtávajícím sněhem navozují silně kontinentální podmínky.



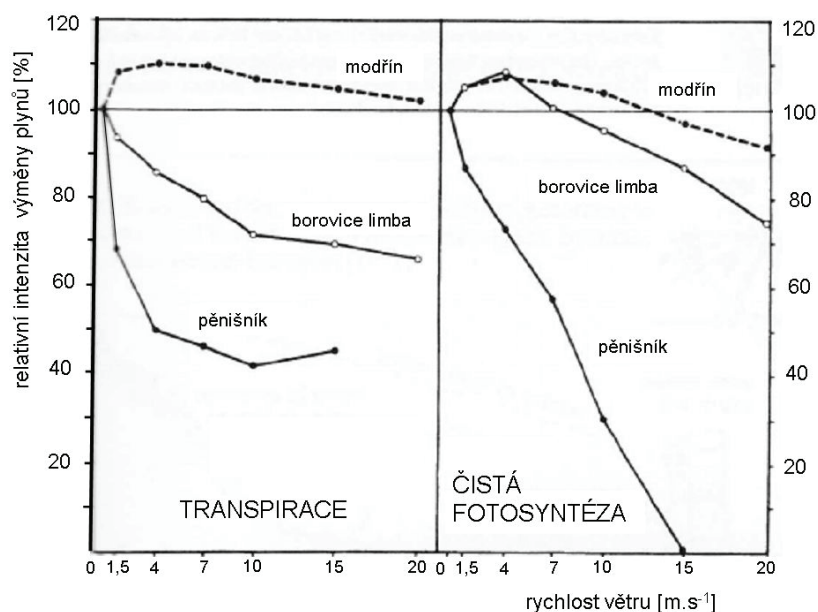
Obr. 2.5 Přehled globálních trendů závislostí mezi srážkami a nadmořskou výškou. E – oblast rovníku (0–10° zem. šířky), S – subtropická oblast (10–30° zem. šířky), t – přechodná oblast (30–40° zem. šířky), T – temperátní oblast (40–60° zem. šířky), P – polární oblast v Grónsku (podle Körner 2007).

Rychlost vodních ztrát z listů závisí v zimě i v létě na rozdílu koncentrací vodních par mezi vnitřním prostředím listů a jeho okolním prostředím. Tento gradient koncentrace par, který je určující pro rychlost transpiračních procesů, je silně ovlivněn teplotními rozdíly mezi listem a jeho okolím. Intercelulární prostory pletiv udržují relativní vlhkost blízkou 100 % a množství vodních par v těchto prostorách vzrůstá s teplotou. Proto čím vyšší je teplota listu oproti jeho okolí, tím většího rozdílu v koncentraci par je dosaženo. V extrémním případě může rozdíl teplot činit až 20 K. K takovým situacím dochází především během pozdního jara. Samozřejmě proti výparu vody z listových pletiv působí **difuzní rezistence** způsobená (uzavřenými) stomaty a voskovými vrstvami či ochlupením na povrchu listu. U jednotlivých druhů se hodnota difuzní rezistence v závislosti na jejich míře přizpůsobení může lišit až o několik řádů. K udržení tepelné rovnováhy mezi listem a jeho okolím přispívá proudění vzduchu (vítr), které list ochlazuje. Koncentrační gradient mezi listem a vzduchem je větrem snižován a tím klesá i intenzita transpirace (obr. 2.6). Vítr v tomto případě omezuje množství akumulované tepelné energie v rostlinných pletivech a zároveň snižuje teplotní rozdíly mezi rostlinnými pletivy a prostředím.

Vítr

Navzdory obecnému mínění, nepatří horské oblasti obecně mezi extrémně větrné oblasti. Pohoří svými hřebeny zpravidla proudění vzduchu omezují. Výjimkou jsou hřebenové a vrcholové polohy či izolované hory. Právě na takových klimaticky extrémních lokalitách se často nachází řada meteorologických stanic, jejichž data spíše zdůrazňují podmínky daného místa než celého pohoří. K celkově největrnějším místům naopak patří roviny a pobřežní oblasti moří či oceánů.

Během vegetační sezóny mohou být nad hranicí stromů velké rozdíly v rychlosti větru na krátkých vzdálenostech, což významným způsobem ovlivňuje **účinnost fotosyntézy**. Vliv větru lze demonstrovat na pěníšniku rezavém (*Rhododendron ferrugineum*), který reaguje na rychlost větru menší než 1 m.s^{-1} pohybem stomat (obr. 2.6). Jakmile je překročena rychlost větru $1,5 \text{ m.s}^{-1}$, dochází k uzavírání průduchů, a to i v případě dostatečného zásobení vodou.



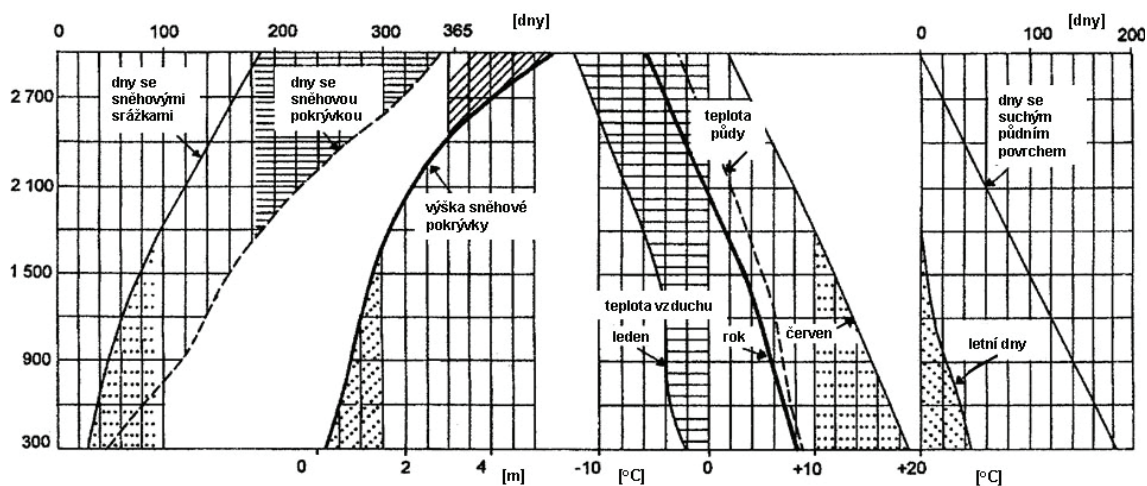
Obr. 2.6 Reakce na rychlost větru některých druhů rostlin v oblasti transpirace a čisté fotosyntézy. Relativní hodnoty výměny plynů jsou vztaženy k nulovému pohybu vzduchu (podle Ellenberg 1988).

Místa vystavená silným větrům (**návětrné polohy**) mají řadu dalších specifických vlastností. V extrémním případě zde dochází k odnosu půdních částic větrem (větrné deflaci) a výraznému omezení podmínek pro růst cévnatých rostlin. Vlivem silného vzdušného proudění dochází k mnohem intenzivnějšímu výparu v porovnání s podobnými místy chráněnými před větrem a půdy vystavené větru jsou proto výrazně sušší. Dřeviny jsou v takových polohách vlivem mechanického poškození značně omezeny v růstu a převládají spíše bylinné růstové formy (často traviny). Redukovány jsou i entomogamické druhy, protože jejich opylování létajícím hmyzem je téměř znemožněno. Typická jsou v tomto směru temena osamoceně čnicích horských vrcholů nebo hřebenů, kde dochází vlivem větru ke snížení horní hranice lesa (vrcholový fenomén). Pokud je umožněno rostlinám osídlit takto exponovaná stanoviště, pak se jedná o druhy nízkého vzrůstu nebo plazivé formy.

Sníh

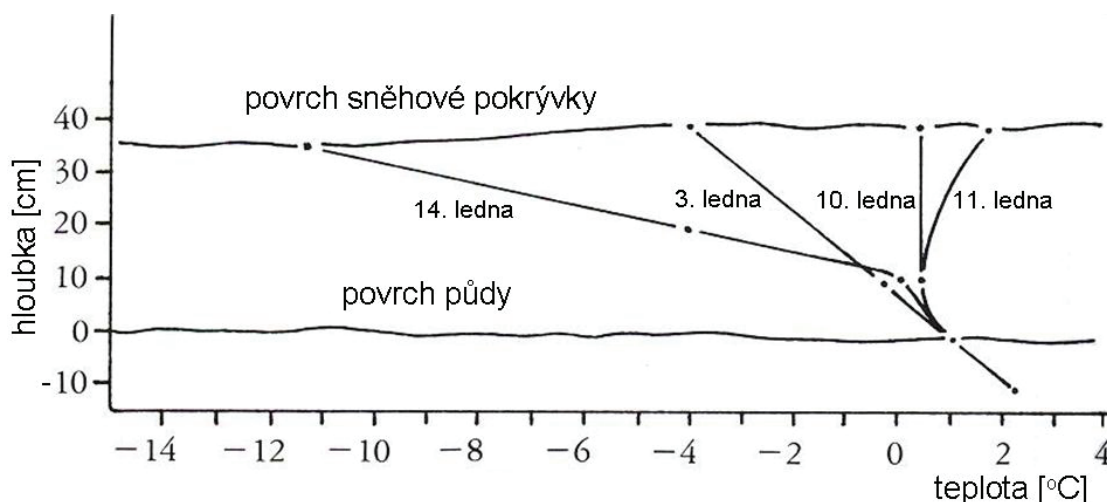
Výška sněhové pokrývky v horách se liší podle množství srážek, tvaru reliéfu a stejně tak se mění doba jejího trvání (obr. 2.7). Ukládání sněhu se děje opakovaně a pravidelně na určitých zahloubených místech v závětrí převládajících větrů (viz např. teorie anemo-orografických

systémů). Terénní deprese proto zůstávají pokryté sněhem mnohem déle, zatímco vyvýšeniny jsou na jaře dříve bez sněhu. V některých případech mohou být vyvýšená místa a skalní bloky bez sněhu celou zimu. Distribuce sněhové pokrývky a její fyzikální parametry proto úzce souvisí s utvářením reliéfu (v makro-, mezo- i mikroměřítku), s regionální strukturou vegetace a její mozaikovitostí.



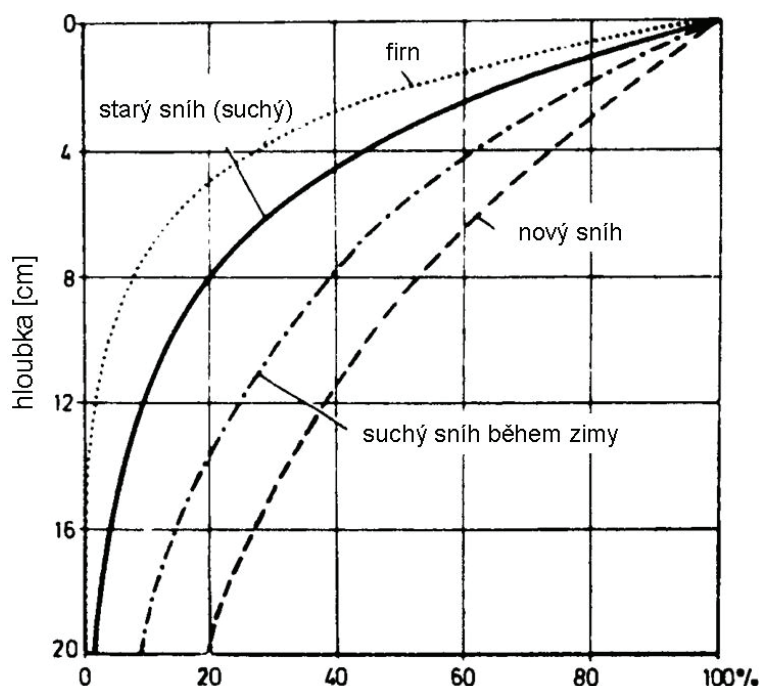
Obr. 2.7 Průměrné změny některých důležitých klimatických faktorů v závislosti na nadmořské výšce v oblasti východních Alp. Oblast podmínek příznivých pro růst vyšších rostlin je vyznačena tečkovaně, oblast nepříznivá je šrafovaná (podle Ellenberg 1988).

Sněhová pokrývka působí jako **tepelná izolace** a zároveň chrání vegetaci **proti transpiračním ztrátám**. Tepelná vodivost sněhu závisí na jeho fyzikálních vlastnostech, především hustotě. Během času dochází v důsledku metamorfických procesů ke stárnutí sněhové pokrývky, což se projevuje nárůstem hustoty sněhu a poklesem jeho izolačních schopností. Pokles izolačních vlastností se zpravidla neprojevuje na změnách teploty povrchu půdy pod sněhem pokud je výška sněhové pokrývky větší než 50 cm. Nižší izolační schopnost sněhu (větší hustota) je v takovém případě kompenzována větší hloubkou sněhové pokrývky (obr. 2.8). Pod ochranou sněhové pokrývky tak mohou přežít celou zimu i rostliny citlivější vůči mrazu. Stablní teplota okolo 0 °C při povrchu půdy vyhovuje i některým živočichům se zimní aktivitou.



Obr. 2.8 Teplota v profilu sněhové pokrývky během čtyř zimních dnů s různou teplotou vzduchu (podle Marchand 1996).

Pokud sněhovou vrstvou prochází i dostatečné **množství světla**, mohou rostliny zůstat zelené a dokonce přijímat CO_2 k asimilaci. Poréznost sněhu je přitom dostatečná, aby umožňovala výměnu plynů s atmosférou. V závislosti na charakteru sněhu může 20 cm vrstva propouštět 2–20 % celkové radiace (obr. 2.9). Pokud tloušťka vzroste na 30 cm, propustnost pro světlo rychle klesá k 1 %. Určitý podíl světelného spektra však může pronikat i do hloubky 2 m pod sněhem. Do takových hloubek se dostává především modrá část světelného spektra, která stimuluje tvorbu chlorofylu a u mnoha druhů klíčení semen.



Obr. 2.9 Velikost absorpce světla různých typů sněhu vyjádřená jako procento z celkové radiace (podle Ellenberg 1988).

Každý, kdo zažil slunečný den na sněhu potvrdí, že sníh navíc viditelné světlo a krátkovlnné záření velice dobře odráží. Čerstvý sníh má mezi přírodními materiály jednu z nejlepších odrazivostí, odráží zpět 75–95 % záření dopadajícího na jeho povrch. To znamená, že pouze malá část celkového záření je pohlcena sněhovou pokrývkou (a zvyšuje tak jeho teplotu). Zbytek záření se vrací do prostoru nebo je absorbován objekty nad sněhovou pokrývkou. Avšak během času se na povrchu sněhové pokrývky shromažďuje prach, kousky kůry, listový opad a odrazivost může klesat až na 45 %.

Jak již bylo uvedeno, sněhová pokrývka chrání asimilační orgány rostlin, které neční nad její povrch **proti vyschnutí a nepříznivým vlivům zimního počasí**. Zpravidla se jedná o byliny a některé nízké keříky (chamaefyty). Listy vystaveny větru a mrazu mohou rychle žloutnout a odumírat. Pod sněhovou pokrývkou však dokážou některé druhy rostlin přezimovat v zeleném stavu, byť poněkud světlejší než rostliny nižších poloh. Pozitivní čistá fotosyntéza byla doložena např. pro druh brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) pod 30 cm vrstvou sněhu v severním Finsku. Podobnou schopnost lze očekávat u dalších rostlin vázaných na biotopy s vyšší vrstvou sněhu. Stálezelená zůstává i většina horských trávníků a tím umožňuje přežití velkých býložravců (kozorožci, kamzíci) v zimním období.

V místech kumulace sněhu, na tzv. sněhových polích či sněhových výležiscích (snowpatch, snowbed), zpravidla dochází k celkovému roztátí sněhové pokrývky s časovým odstupem od okolních ploch. V závislosti na množství akumulovaného sněhu a klimatických

faktorech se délka období bez sněhu liší. Pokud je období bez sněhu dostatečně dlouhé pro existenci krytosemenných druhů rostlin, pak vegetační období sněhového pole začíná v porovnání s ostatními plochami pozdě, v době, kdy slunce stojí vysoko na letní obloze a riziko jarních mrazíků je nízké. Rostliny tak ihned po odtání sněhu dostávají **značné množství tepla k započetí růstové periody**. Již krátce po odtání posledního sněhu jsou schopny normální fotosyntézy, protože mohou mít stále zelené listy, které bez porušení mohly přežít zimní období pod sněhovou pokrývkou. Přesto většina druhů potřebuje nejméně 3–4 týdny než vykvete, neboť jejich růst je obvykle pomalý. Pouze květy rostlin s předem založenými květními pupeny, např. u rodů šafrán (*Crocus*) nebo dřípátka (*Soldanella*), se dokážou rozvinout téměř ihned po roztání sněhu.

Vegetace vysokých pohoří je často vystavena **mechanickému působení sněhu**. V oceanickém typu klimatu dochází k častějšímu výskytu srážek v podobě mokrého těžkého sněhu, jenž působí svou hmotností. V některých oblastech (např. jižní Laponsko) je možné hmotnost sněhu považovat za hlavní faktor určující hranici lesa.

V oblastech vystavených stálému vzdušnému proudění se spíše než hmotnost sněhu uplatňuje **abrazivní vliv** ledových částic (box IX). Tento vliv je nejzřetelnější nad sněhovou pokrývkou, kdy jsou mechanickým narušováním postižena krycí pletiva. Rovněž listy mohou být zcela nebo částečně strhány. Zahajování hojivých procesů je během zimy zřetelně pomalejší, což znamená větší vodní ztráty otevřenými cévními svazky. Společně s poškozováním krycích pletiv proto mimo jiné dochází k nárůstu vodních ztrát.

Příčinou častých ztrát rostlinných pletiv během zimního období je kombinace působení námrazy a větru. **Námraza**, přestože vypadá podobně, není považovaná za sníh, ale jedná se o jednu z forem horizontálních srážek. Tvoří se z podchlazených kapiček vody v mracích při styku se studeným povrchem. Tímto způsobem se námraza hromadí na návětrné straně všech exponovaných objektů a vytváří peří podobné útvary, které způsobují škody při změně směru větru a lámou ledem inkrustované listy. Vliv námrazy je nejzřetelnější v předjaří, kdy je na sněhu vidět kousky opadaných větvíček a jehličí. Během zimy tak může dřevina přijít až o 20 % svého listoví. Pro stromy rostoucí na okrajích porostů a za působení dalších stresových faktorů, mohou tyto ztráty představovat významný problém a jsou jedním z důvodů úhynu dřevin (box X).

Box IX. Abrazivní vliv sněhu na růstovou formu dřevin

Nejvíce patrným vnějším efektem abrazivního poškozování ledovými krystaly v kombinaci s vlivem mrazového poškozování (a fyziologického sucha) jsou specifické růstové formy dřevin nad horní hranice lesa. Klínovitě tvarované ostrůvky jakoby uměle zastřižovaných dřevin jsou z návětrné strany náchylné k poškozování silným slunečním zářením nebo unášenými ledovými krystaly. Takové podmínky umožňují růst především na závětrné straně směrem po větru.

Vlajkové formy korun jsou důsledkem převládajícího proudění vzduchu, který unášenými pevnými částicemi způsobuje destrukci a obrus pletiv z návětrné strany kmene.

Stolové formy dřevin vznikají v místech, kde listoví může přežívat pod vrstvou sněhu. Nad sněhovou vrstvou je však většina listoví téměř úplně odstraněna. Vertikální růst nad vrstvou sněhu může být zachován jen v případě, že je terminální pupen chráněn postraními pupeny. „Košťata“ vznikají ze dřevin ošlehávaných větrem různých směrů v místech, kde nedochází k zachování stolové formy a ze stromu zůstává jen chomáč nakupených větví s listovím.

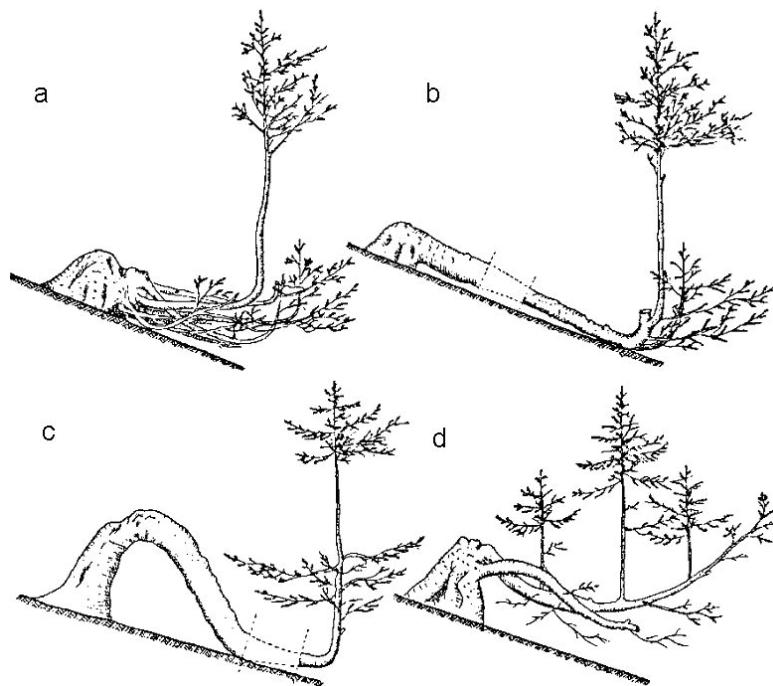
Kobercové formy vytvářejí druhy s dostatečnou fenotypovou plasticitou (*Picea mariana*), které v extrémních podmínkách vytvářejí plazivé formy bez vertikálního růstu. Jsou tak celkově chráněny i při relativně nízké vrstvě sněhu.

Box X. Mechanický vliv sněhu na růstovou formu dřevin

V oceanickém typu klimatu dochází k častějšímu výskytu vichřic a srážek v podobě mokrého těžkého sněhu. V některých oblastech (např. jižní Laponsko) je možné hmotnost sněhu považovat za hlavní faktor určující hranici lesa. V takových oblastech se vyskytují převážně úzké zašpičatělé formy jehličnanů. Tento tvar omezuje množství usazovaného sněhu. Přesto byla ve Finsku naměřena u smrku výšky 12 m vrstva sněhu asi 50 cm vysoká s celkovou hmotností okolo 3000 kg.

Podobný tvar mají i smrky v našich nejvyšších pohořích. Příkladem může být jesenický smrk (vysokohorský ekotyp smrku), který se vyznačuje úzkými válcovitými až sloupovitými korunami a esovitě prohnutými deskovitými větvemi skloněnými šikmo dolů a u kmene nápadně ztlustlými. Tento dědičně fixovaný morfologický tvar koruny umožňuje jesenickým smrkům lépe odolávat nepříznivým zimním podmínkám.

Na silně ukloněném zemském povrchu působí nezanedbatelným mechanickým vlivem **plazivý sníh a laviny**. Tento vliv je nejvíce patrný na dřevinách, u kterých dochází k vyvracení, olamování nebo šavlovitému růstu. Klouzání sněhové pokrývky v podobě malých sněhových desek či velkých lavin zamezuje růstu vyšších stromových forem více než kterýkoliv jiný vliv. Naopak v alpínském stupni usnadňuje růst rostlinám nižšího vzrůstu a především bylinným formám. Neustálá mechanická redukce růstu dřevin především v místech lavinových drah způsobuje průnik alpínských travníků a vysokobylinných niv hluboko do nižších vegetačních stupňů.



Obr. 2.10 Růstové formy smrku na lavinovém poli. Známkou mechanického působení sněhu, lavin, je vyšší pařez s boulovitými kalusy po odlomených větvích se shlukem poléhavých větví po spádnicí, jež mohou vytvářet náhradní kmen (a), dále vznikají plazivé (b), mostovité (c) nebo harfovité formy (podle Jeník 1958).

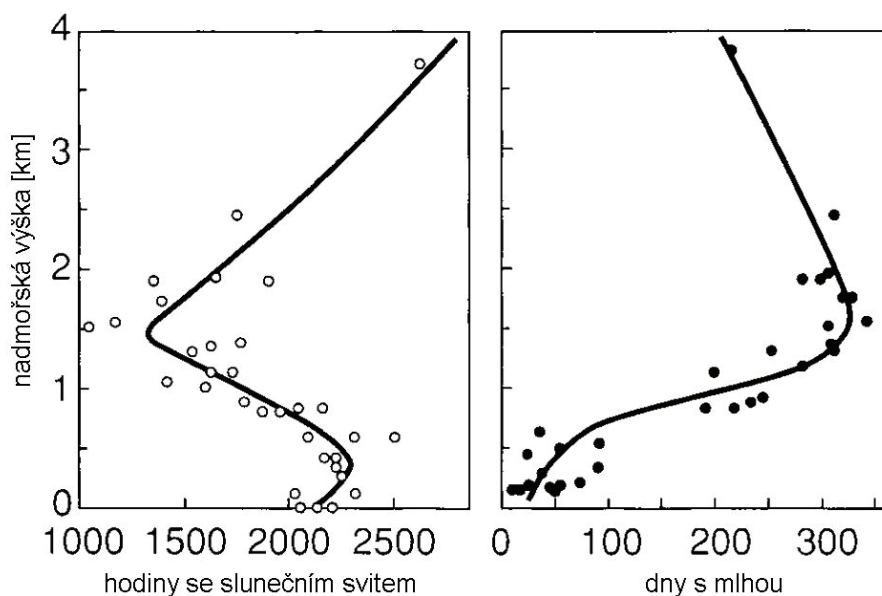
Mechanické působení lavin může nalomit nebo zcela přelomit kmeny dřevin ve výši skluzného horizontu laviny. Tímto způsobem jsou postiženy starší dřeviny, zpravidla při okraji lavinové dráhy, které již nemají dostatečnou pružnost. Vlivem pohybu lavin včetně

pozvolného plazení sněhu dochází k prohýbání kmene a větví směrem po spádnicí a výsledkem jsou šavlovitě prohnuté větve nebo kmeny. Tlak sněhu obvykle rozdrtí a oláme větve na straně přivrácené ke svahu nebo je ohýbá dolů směrem po spádnicí. Zejména trvalý tlak vznikající plazením sněhu vede k poškození kambiálních meristematických pletiv přiléhajících ke svahu, což způsobuje asymetrické tloušťnutí. Laviny a ledové kry zmrzlého sněhu často odírají periderm kmenů a větví. Kmeny a větve mohou být zbaveny všech krycích pletiv, lýka i kambia. Jak je patrné, mechanický vliv lavin a plazivého sněhu je příčinou bizarních růstových forem dřevin v prostoru lavinových drah (obr. 2.10).

Záření

Radiační klima pohoří vykazuje některé znaky společné všem horám. Obecně se s nadmořskou zvyšuje světelný tok jak při jasné tak při zatažené obloze v porovnání s níže položenými polohami. Se vzrůstající nadmořskou výškou zároveň dochází k **navýšení podílu ultrafialového záření (UV-B)**, který je dále ovlivňován konkrétní polohou regionu, sezónou a úhlem slunečních paprsků. Se vzrůstající nadmořskou výškou zároveň často vzrůstá množství oblačnosti. Častá oblačnost a mlhy mohou rozdíl mezi světelnými toky v horském prostředí a nížinách výrazně snižovat nebo zcela vymazat.

Množství oblačnosti významně ovlivňuje počet jasných dní v roce a zároveň míru difusního záření. Při jasných dnech bez oblačnosti klesá **podíl difusního záření** a navíc vznikají velké rozdíly mezi exponovanými a stíněnými povrchy. Při jasné, nezatažené obloze dochází během noci k intenzivnímu procesu vyzařování a ztrátám tepla. Důsledkem jsou výrazné teplotní rozdíly mezi dnem a nocí. Naopak tenká vrstva oblačnosti ve vyšších nadmořských výškách zvyšuje podíl difusního záření pod zataženou oblohou a tím snižuje kontrasty v ozáření jednotlivých povrchů. Ztráty tepla při zatažené obloze během noci jsou rovněž nízké. K dalšímu ovlivnění záření přispívá sněhová pokrývka a charakter regionálního klimatu.



Obr. 2.11 Dlouhodobé sumy slunečních dní nemusí korespondovat s globálním gradientem. V Japonských horách v prvních dvou výškových kilometrech dochází k poklesu úhrnů celkové radiace a teprve ve vyšších nadmořských výškách je patrný jejich nárůst v důsledku častého výskytu oblačnosti či mlhy (podle Körner 2003).

Řada klimatických parametrů prostředí je v horách ovlivněna spíše regionálními charakteristikami klimatu než globálními trendy. Podobně je tomu i s radiací, jejíž intenzita se díky oblačnosti nemusí s nadmořskou výškou vůbec měnit nebo může naopak klesat (obr. 2.11). Takové případy jsou typické např. pro Skotská pohoří, pohoří v Japonsku a extrémně humidní tropická pohoří na Nové Guineji či v Africe (Ruwenzori). Průkazné změny v průměrných hodnotách slunečního záření související s nadmořskou výškou nebyly zaznamenány ani v Alpách nebo na Novém Zélandu. Zvyšování radiace s rostoucí nadmořskou výškou bylo dokumentováno především v aridních oblastech (např. v pohoří Chile, Argentiny).

Radiační úhrny se navíc výrazně nemění se zeměpisnou šířkou. Na základě srovnávacích měření v oblasti spektra fotosynteticky aktivní radiace během růstové sezóny byly zaznamenány pouze malé rozdíly mezi Alpami a arkticko-alpínskými pohořími ve Skandinávii. Větší počet dní se slabým slunečním svitem ve vysokých zeměpisných šířkách dokážou ve středních zeměpisných šířkách vyvážit vyšší světelné intenzity během kratší periody.

Rozdíl mezi „alpínskou“ a „polární tundrou“

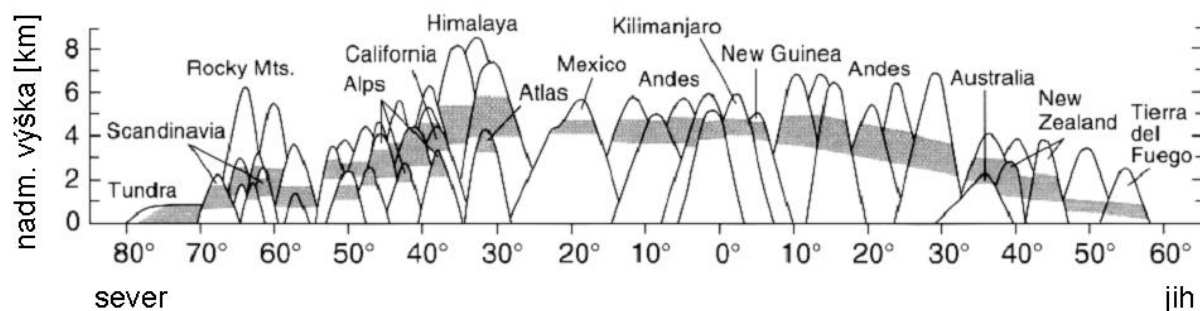
Alpínské prostředí nad horní hranicí lesa bývá svými parametry často srovnáváno s arktickou tundrou. Na první pohled existuje určitá fyziognomická podobnost, ale existuje i celá řada odlišností. Ve vyšších zeměpisných šířkách není tak tenká vrstva vzduchu, proto je zde obecně nižší intenzita **radiace** a světlo má menší podíl UV záření. Letní dny jsou v polární tundře výrazně delší a během letního období se jen zřídka vyskytují noční mrazy. Rozdíly v teplotě mezi zimou a létem jsou ve vyšších zeměpisných šířkách menší než například v Alpách, protože slunce je na obloze v polárních oblastech vždy níže. Z toho důvodu většina povrchů v polárních oblastech (kromě příkrých jižních svahů) dostává mnohem menší okamžitou dávku záření a hlubší vrstvy zůstávají často stále zamrzlé, vytváří se **permafrost**. Navzdory nižším srážkám trpí rostliny v polární tundře méně často nedostatkem vody. Povrch půdy je zde obvykle plochý a permafrost brání vodě ve vsakování. Společně s nízkým **výparem** proto vzniká více zamokřených a bažinatých půd než v horách.

V nižších zeměpisných šířkách je slunce výše nad horizontem a oblasti s vyšší nadmořskou výškou dostávají i v zimě více záření. V takových oblastech dochází k většímu vyzařování pevných těles i během noci a půda je o několik stupňů teplejší než vzduch. Navíc značná část povrchu hor je tepelně izolovaná sněhovou pokrývkou, která je 2 až 8-krát mocnější než v tundře. Pouze na dně stíněných jam, ve kterých se shromažďuje studený vzduch nebo pod velkými kameny, je i v pohoří povrch tvořen ledem, jenž může přetrvávat až do léta.

Stále vlhké a chladné klimatické podmínky omezují v polární tundře rozklad humusu a mineralizaci dusíku. Vznikají tak podmínky pro rašelinná společenstva, společenstva s nízkými a pomalu rostoucími keři a lišejníková společenstva, která jsou typická pro polární tundru spíše než pro tundru horskou. V polární tundře jsou obecně příznivější podmínky pro mechy, jsou totiž schopné využívat teplých slunných dnů i mimo vegetační sezónu. Koberce lišejníků (společenstva s rody *Cladonia*, *Cladina*, *Cetraria*) jsou nalézány především na větrem ošlehávaných místech ve vysokých horách. Na většině běžných stanovišť alpínského stupně (alpínské oblasti) dominují rostliny s většími nároky na dusík a lišejníky zastiňují.

S přibližující se hranicí alpínské oblasti k pólům vzrůstá nejednoznačnost při odlišování arktické a alpínské tundry. V určitém okamžiku se hranice stává nezřetelnou (obr. 2.12). Mnoho z charakteristik horského prostředí je možné uplatnit i v severské tundře a u severní hranice stromů ve Skandinávii. V takových polohách více než zeměpisná šířka rozhoduje reliéf terénu. Čím strmější jsou svahy a terén je více topograficky členitější, tím je pestřejší

vegetační mozaika a druhová bohatost bližší alpínskému prostředí. Naopak prostředí na zarovnaných náhorních plošinách s rašelinnými biotopy ve vysokých nadmořských výškách lépe odpovídá definici severské tundry. Směrem k rovníku, nižším zeměpisným šířkám, se stává prostředí alpínské tundry natolik odlišné od tundry arktické, že způsobuje řadu interpretačních a terminologických nejednotností. Mnoho autorů se při popisu alpínské vegetace pojmu tundra zcela vyhýbá, jiní si pomáhají pojmem „arkto-alpínská“ tundra.



Obr. 2.12 Schematické znázornění výškové pozice alpínské stupně na gradientu zeměpisné šířky (podle Körner 2003).

ANEMO-OROGRAFICKÝ SYSTÉM

Na utváření horské bioty, zejména v případě nižších a menších pohoří, tzv. středohor, mezi něž patří i naše nejvyšší pohoří – Krkonoše, Hrubý Jeseník a Králický Sněžník, se výrazně uplatňuje existence tzv. anemo – orografických systémů.

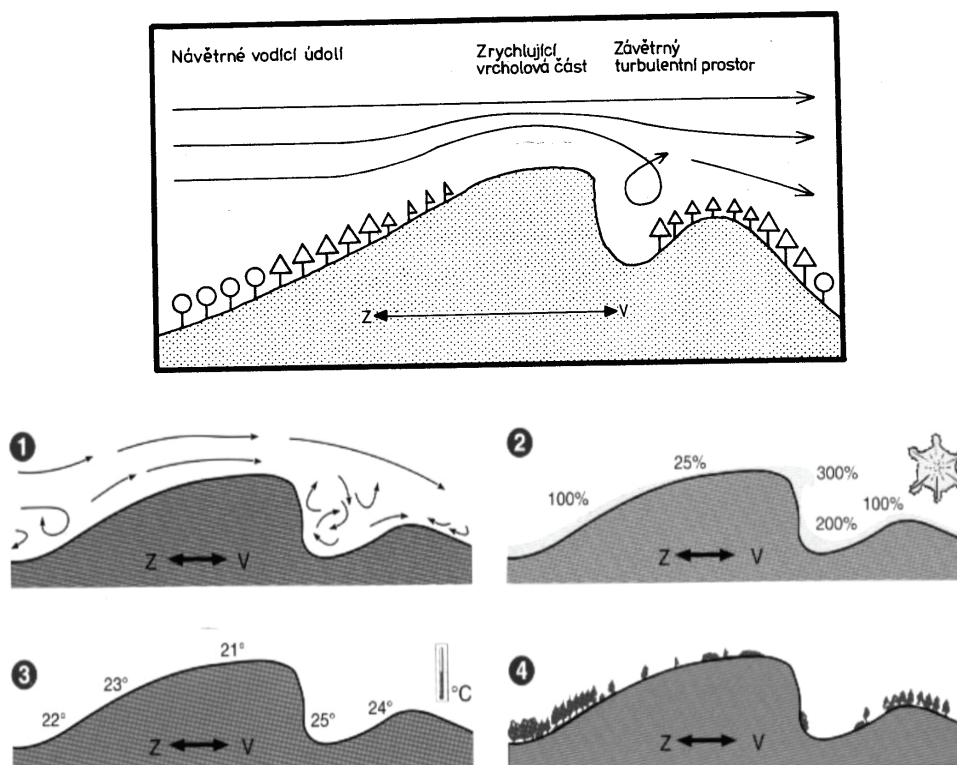
Teorii anemo – orografických systémů (dále jen A – O systémů) formuloval profesor Jan Jeník a pro světovou vědu ji podrobně popsal v polovině minulého století na příkladu pohoří Krkonoš. Termín lze česky definovat jako „větrohoropisná soustava“ – popisuje totiž vztah mezi charakterem větrného proudění a konfigurací horského terénu, který má v důsledku zásadní vliv na ekologické podmínky a druhovou rozmanitost horských stanovišť (geobiodiverzitu).

A – O systém se skládá ze tří základních částí, jejichž pořadí je dáno směrem převládajících větrů v pohoří. První část A – O systému je tvořena tzv. vodícím návětrným údolím. V podmínkách našich hor se jedná o hluboce zaříznutá údolí převážně západ – východního směru (např. údolí Mumlavy v Krkonoších, údolí Divoké Desné v Jeseníkách, aj.) jimiž je vítr veden směrem vzhůru k hřebenovým částem. S blížícím se závěrem údolí se zužuje jeho profil a vítr nabírá na rychlosti. Zde se nachází druhý sektor A – O systému, tzv. zrychlující vrcholová část. Přes náhorní plošiny (např. Labská či Pančavská louka v Krkonoších) následně silné větrné proudy přepadávají za vzniku mohutných turbulencí do závětrí ledovcových karů (např. Úpské jámy v Krkonoších), kde se nachází třetí a poslední část systému – tzv. závětrný turbulentní prostor (schéma A – O systému; obr. 2.13).

Fungováním A – O systémů byl výrazně ovlivněn vývoj flóry a fauny Vysokých Sudet i dalších hercynských pohoří. Jak bylo zmíněno v úvodu kapitoly, A – O systém má zásadní vliv na uspořádání většiny ekologických parametrů horského prostředí, jako je např. výška sněhové pokrývky a délka jejího setrvání, teplota a vlastnosti půdy či charakter vegetačního pokryvu. Důsledkem dlouhodobého působení lokálních větrů na tyto parametry

prostředí je vznik specifických stanovištních podmínek v jednotlivých částech A – O systému, které vykazují nápadnou odlišnost v druhovém složení vegetace.

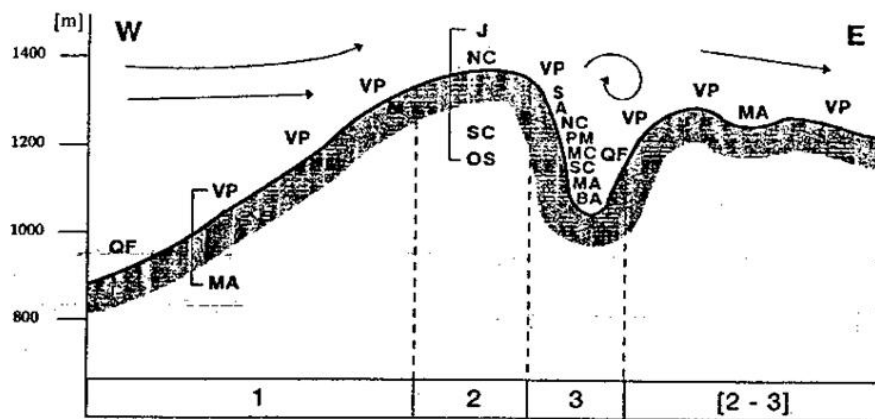
Rapidní rozdíl z hlediska druhového složení vegetace a druhové rozmanitosti je patrný zejména mezi hřebenovými polohami a vrcholovými plošinami na jedné straně a závětrnými svahy karů a karoidů na straně druhé (obr. 2.14). Vrcholové oblasti Vysokých Sudet (zrychlující vrcholová část A – O systému) se zejména v polohách nad alpskou hranicí lesa vyznačují výskytem relativně úzké skupiny rostlinných společenstev, tvořených druhy adaptovanými na extrémní stanovištní podmínky, jež jsou pro tyto ekosystémy charakteristické (extrémní teplotní režim půd – zimní promrzání a letní přehřívání, minimální množství živin a vláhy, silné mechanické působení větru – koraze a deflace, atd.).



Obr. 2.13 Základní schéma Anemo – orografického systému a uspořádání hlavních parametrů prostředí v jednotlivých částech A – O systému podle intenzity větrného proudění – 1, rozdělení výšky sněhové pokrývky – 2, teploty – 3 a složení vegetačního krytu – 4 (podle Jeník 1961).

Dna turbulentních prostor v závětrných částech A – O systému naopak patří po rostlinné i živočišné stránce k druhově nejbohatším horským stanovištím. To je dáno v první řadě faktem, že půdní částice a živiny, jež jsou vlivem deflační činnosti větru odnášeny z návětrných poloh A – O systému jsou spolu s drobnými živočichy a semeny rostlin ve velké míře ukládány právě zde. V druhé řadě mají na zdejší biodiverzitu vliv ekologické podmínky, které jsou ve srovnání s hřebenovými polohami příznivější. Nachází se zde například výrazně větší množství humusu, na což mají kromě transportu větrem vliv také sněhové laviny, vznikající v důsledku nahromadění nestabilních sněhových mas na návětrných hranách karů. Dle rozsahu laviny dochází při jejím pohybu k většímu či menšímu mechanickému narušování svahového půdního horizontu a jeho následnému transportu na dno karu. V karových dnech navíc nepanují extrémní teplotní situace, neboť přes zimu je zde vegetace před mrazem účinně izolována silnou vrstvou sněhu (sněhové masy nejsou

vyfoukávány, naopak jsou zvětšovány příležitostnými lavinovými situacemi) a díky konfiguraci terénu zde nedochází k intenzivnímu přehřívání půdního profilu v létě. Díky dlouho odtávajícímu sněhu je zde v průběhu sezóny rovněž výrazně lepší dostupnost vláhy než v hřebenových polohách. Z těchto hlavních důvodů lze spodní část závětrných turbulentních prostor označit za „biologická smetiště“ či „horské botanické zahrady“ s ideálními podmínkami pro rozvoj biodiverzity.



Model of an anemo-orographic system in the High Sudetes, showing three consecutive sections with air currents and distribution of ecosystem types identified after phytosociological classes: 1 — funnel-shaped windward section, 2 — accelerating summit section, 3 — turbulent leeward section, QF — beech forest (*Quercus-Fagetum*), VP — taiga and krummholz (*Vaccinio-Piceetum*), MA — tall-herb ecosystem (*Mulgedio-Aconitetum*), J — summit tundra (*Juncetum trifidi*), NC — nordic mat-grassland (*Nardo-Callunetum*), SC — fen mire (*Scheuchzerio-Caricetum*), OS — bog mire (*Oxycocco-Sphagnetum*), S — snowbank (*Salicetum herbaceum*), A — rock-face (*Asplenietum trichomanis*), MC — springs and flushes (*Montio-Cardaminetum*), PM — reedswamp and tall-sedge marsh (*Phragmiti-Magnocaricetum*)

Obr. 2.14 Schematické znázornění uspořádání rostlinných společenstev v jednotlivých částech A – O systému na příkladu Vysokých Sudet (podle Jeník 1997).

VNITROHORSKÁ KONTINENTALITA, EFEKT „HMOTNOSTI POHOŘÍ“

U rozsáhlých horských pásem vyznačujících se širokým půdorysem a značnou rozlohou se setkáváme se specifickým klimatickým jevem. V důsledku transformace vzdušných mas proudících od oceánu dochází na návětrné straně pohoří vlivem **velké plochy (hmoty) pohoří** a **vyšší průměrné výšky vnitřní části pohoří** k horizontální zonaci horského systému. Zatímco okrajové části horského systému mají oceánský charakter klimatu s bohatým úhrnem srážek, centrální část se vyznačuje tzv. vnitrohorskou (vysokohorskou) kontinentalitou. Tato kontinentalita se projevuje nižšími srážkami, zvýšením počtu hodin slunečního svitu a vyšší teplotou vzduchu v důsledku nižší expozice vůči frontálnímu počasí.

Tento jev (Massenerhebungseffekt, Mountain mass elevation effect) se pochopitelně odráží i na charakteru vegetace v jednotlivých částech pohoří. Vlivem zvyšující se teploty dochází k prodloužení růstové periody rostlin. Silné transformace vzduchových mas ve směru do nitra horských systémů navíc způsobují, že s rostoucí kontinentalitou směrem k centrální části pohoří jsou spíše oceánické dřeviny vystřídány typickými kontinentálními dřevinami. Dalším efektem je, že s přibývajícím kontinentalitou stoupá vegetační stupňovitost a poloha horní hranice lesa (např. v západní části Severní Ameriky se hranice lesa v západní části Kaskádového pohoří nachází ve výšce kolem 2 000 m n.m., zatímco směrem k východu roste až k 2 500 m n.m.).

Vnitrohorská kontinentalita na příkladu evropských pohoří

V podmínkách střední Evropy platí, že vzduchové masy proudící od Atlantského oceánu se v horských soustavách Alp či Tater silně transformují, čímž dochází ke vzniku výrazných rozdílů mezi návětrnými okraji pohoří a závětrnými polohami. Na návětrných polohách (okrajích pohoří) padají ve zvýšené míře srážky (např. na Oravě či severním úbočí Tater, podobně jako v severních Alpách naměříme cca 2000 mm srážek ročně). V závětrných polohách srážek ubývá, prodlužuje se doba slunečního svitu a insolace, a to zejména ve vysokých nadmořských výškách. Klima nabývá rysy kontinentality (např. v závětrných polohách vnitroalpských dolin klesá roční úhrn srážek pod 700 mm).

Tento proces je jasně pozorovatelný na vegetaci Alp ve směru od okraje dovnitř pohoří. Na severním okraji Alp je obdobná stupňovitost jako v nižších evropských pohořích. Směrem k centrální části alpské soustavy se vzdušné masy silně transformují a ustupují oceánické dřeviny (buk, jedle), dále od okraje pak ustupuje subkontinentální smrk a ve smrkových porostech se zvyšuje příměs modřínu (v oblasti alpské hranice lesa se objevuje limba). Ještě hlouběji v pohoří mizí i smrk lesní porosty ode dna dolin až po hranici lesa jsou tvořeny modřínem a limbou. Výšková stupňovitost lesní vegetace je zde deformovaná až zcela neznatelná. Vlivem vnitrohorské kontinentality tak dochází v pohoří Alp během několika desítek kilometrů k naprosté obměně oceánských dřevin za dřeviny kontinentální.

Na stejném principu funguje rovněž vnitrozemská kontinentalita (výměna druhů mezi západní Evropou a Sibiří), kde však postupná obměna vegetace probíhá v měřítku několika tisíc kilometrů.

3. ALPÍNSKÁ HRANICE LESA

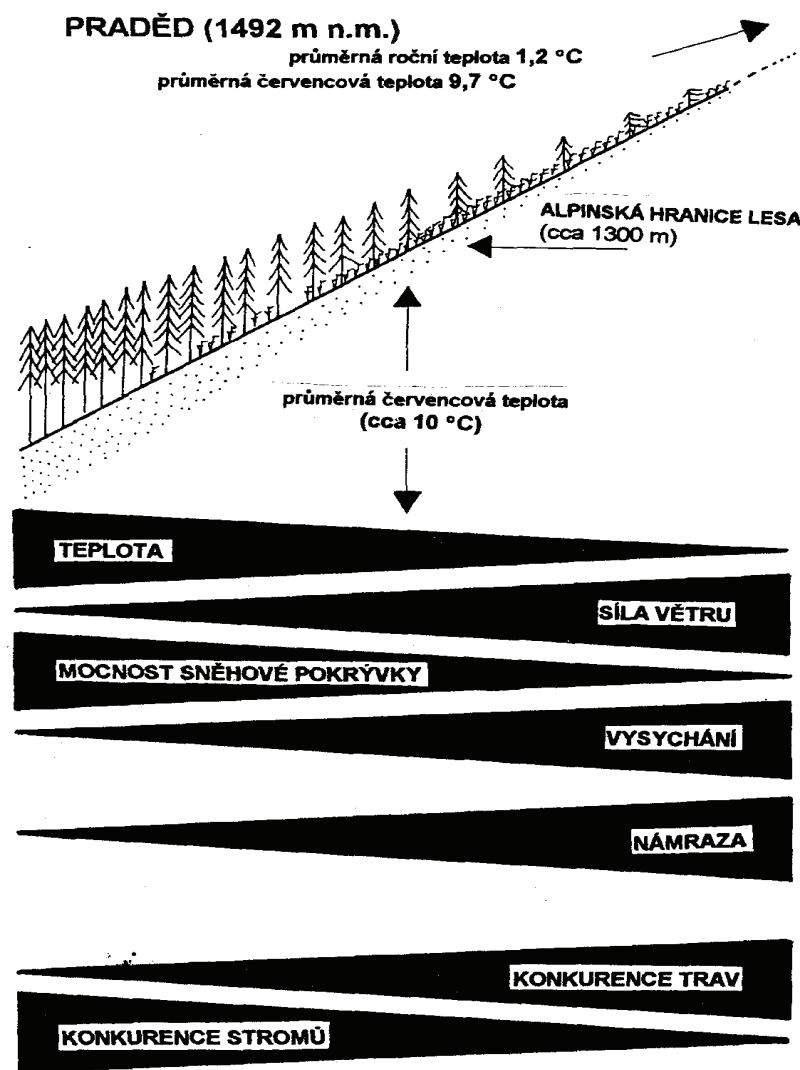
TERMINOLOGIE

S rostoucí nadmořskou výškou se podmínky pro život v horách postupně stávají nepříznivými. Zvyšuje se intenzita činnosti mrazu a ledu, roste síla větru a tím i intenzita vysychání rostlin. Na druhou stranu klesá teplota, výška sněhové pokrývky, snižuje se úspěšnost uchycení semenáčků dřevin (obr. 3.1). Tato skutečnost se výrazně projevuje na podobě vysokohorského lesa, jehož střední výška se s narůstající nadmořskou výškou postupně snižuje, lesní porost se rozvolňuje, až přechází do alpínského bezlesí. Hranice, kde vysokohorský les postupně přechází do bezlesí se nazývá **alpínskou**, nebo též **horní hranicí lesa**.

Pojem „horní hranice lesa“ byl v odborné literatuře zaveden pro odlišení alpínské vegetační linie od zcela umělé „dolní hranice lesa“ na úpatí Karpat (tento pojem je používán autory v karpatské oblasti a geografy). Pojem „alpínská hranice lesa“ je používán autory pracujícími v alpské oblasti a fytocenology. U nás byl termín uveden ve známost prof. Janem Jeníkem. V anglicky psané literatuře nalezneme pojmy: *treeline*, *timberline*, upper limit nebo tree limit.

Stanovení přesné polohy alpínské hranice je problematické. Na přechodu mezi lesem a navazující nelesní vegetací je vytvořen široký přechodný pruh - tzv. **pásmo boje**, v němž les rozvolňuje svůj zápoj, ztrácí na výšce a vysílá nepravidelně roztroušené skupinky či jedince stromů do nelesní vegetace.

Alpínská hranice lesa je zásadním předělem v horském prostředí z hlediska geodynamického, mikroklimatického i fytocenologického. V případě, že na ní navazují klečové porosty, bývá předělem v horském ekosystému z ekologického a floristického až jejich horní okraj. Samotná alpínská hranice lesa není hranicí ve vlastním slova smyslu, jde o **přechodovou zónu**, neboť ekologické podmínky se zde většinou nemění skokově. V prostoru zóny alpínské hranice lesa se setkávají podmínky vhodné pro vývoj stromů i podmínky vyšších alpínských stupňů. Zřetelně se zde projevují různorodé ekologické vlivy jako je orientace a sklon svahů, výška a délka trvání sněhové pokrývky, záření, propustnost půd, kvalita humusu apod. Není tedy divu, že zde nalézáme společenstva, která mají užší vztah k lesu i společenstva nelesní-alpínská. Hranice lesa jak směrem dolů tak nahoru jsou proto neostře a mosaikovité. Zcela výjimečně se vyskytuje ostrá hranice lesa při ostré změně ekologických podmínek nebo vlastností půdy. Zjednodušeně lze také říci, že pod alpínskou hranicí lesa nalezneme převažující lesní druhy rostlin a živočichů zatímco nad alpínskou hranicí lesa, tedy v alpínském bezlesí, nelesní, převážně vysokohorské druhy.



Obr. 3.1 Situace při alpínské hranici lesa ukázaná na příkladu Hrubého Jeseníky (podle Jeník et Hampel 1992).

VYMEZENÍ POLOHY ALPÍNSKÉ HRANICE LESA

V odborné literatuře se objevují různá kritéria pro vymezení alpínské hranice lesa. Většina autorů jej vymezuje výškou stromů, zápojem (resp. zakmeněním) a minimální plochou porostu. Les je tedy brán jako porost stromů s určitou minimální výškou, o určitém zápoji a ploše (tab. 3.1). Při konkrétním, praktickém vymezení alpínské hranice lesa v jednotlivých pohořích se za hranici lesa považuje horní hranice všech nejvyšších bodů zapojeného lesa na všech spádnících. Pro vymezení alpínské hranice lesa na našem území se nejčastěji používají kritéria, podle kterých jsou jako les klasifikovány porosty se zápojem větším než 0,5; výškou stromů vyšší než 5 m, minimální plochou porostu 1 ar a vzdáleností izolované exklávy zařazené do alpínské hranice lesa od souvislého lesního komplexu menší než 100 m.

Mnohdy lze v přírodě pozorovat odlišení souvislé alpínské hranice lesa a hranice výskytu stromů, což je nejčastěji způsobeno stanovištními poměry. Náhle končící les, bez rozlišení hranice lesa a stromu, lze nejčastěji zaznamenat u prokazatelných výsadeb

nebo u geomorfologicky podmíněné hranice lesa (skalní výchozy, kamenná moře). Podobný typ ostře končící přirozené alpské hranice lesa lze zaznamenat také v pohořích s vysokou vrstvou sněhové pokrývky a listnatými dřevinami na hranici lesa (např. část Patagonie, lokality na Novém Zélandu).

Tab 3.1. Vymezení polohy alpské hranice lesa podle různých autorů.

Autor	Zápoj porostu	Výška stromů	Plocha	Jiná kriteria , poznámky
Vincent (1933)	>0,5	8m	1ha	Zkamenění: >0,5 Vzdálenost izolované exklávy zařazené do horní hranice lesa od souvislého lesního komplexu <100m
Sokolowski (1928)		8m		
Somora (1958)		8m		
Jeník, Lokvenc (1962)	>0,5	5m	1ar	
Plesník (1971)	>0,5	5m	10a	
Zientarski (1989)	>0,4	8m	10a	
Ellenberg (1996)	> 0,3-0,4	> 2m		
Körner (1999, 2000)		>3m		

Ekologické limity hranice lesa

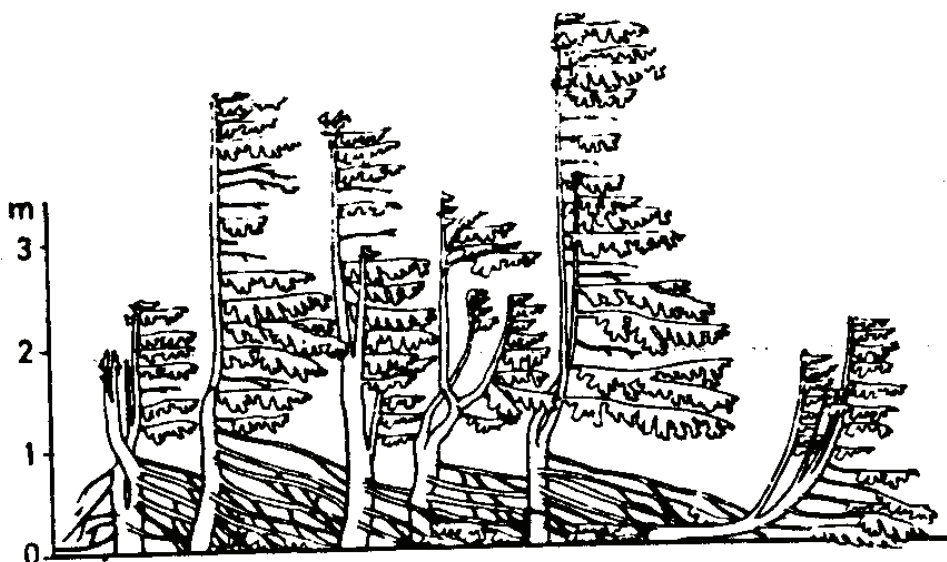
Za hlavní faktor, který z ekofyziologického hlediska určuje vznik alpské hranice lesa se dnes jeví nedostatečné zabudování asimilátů vzniklých fotosyntézou do buněčných struktur a růst buněk a pletiv vůbec díky **nízkým teplotám ve vegetačním období**. Globálně se pracuje s hodnotou průměrné teploty vzduchu 5,5–7 °C na alpské hranici lesa ve vegetačním období. Dříve často udávaná hranice průměrné červencové teploty 10 °C neplatí pro alpskou hranici lesa univerzálně. Velké rozdíly totiž jsou v průměrných červencových teplotách na klimatické alpské hranici lesa i ve střední Evropě.

Dostatečná teplota vzduchu se následně odráží v teplotních poměrech půdy, na nichž závisí aktivita kořenů a příjem vody. V návaznosti na to dostatek slunečního záření a následně vhodné teplotní poměry podporují růst stromů, dozrávání jehlic či pupenů.

Osud stromů v zimním období závisí především na vytvoření a dozrání dostatečné tloušťky stěny epidermálních buněk a kutikuly, což v horských podmínkách u smrku trvá přibližně tři měsíce. Orgány s nedostatečně vytvořenou epidermis a kutikulou vyschnou během pozdní zimy, kdy dochází k jejich zahřívání sluncem, ale kořeny jsou ještě v zamrzlé půdě, tedy bez schopnosti čerpat vodu. Dochází tak ke stavu tzv. **fyziologického sucha**, které je společně s růstovými podmínkami během léta limitující pro přežití či zánik stromů na alpské hranici lesa.

Přírodovědecké výzkumy dále ukázaly, že růst stromů není limitován nízkou intenzitou fotosyntézy. Velký význam je přikládán symbiotickému vztahu stromů s mikromycetou (mykorrhiza), jenž je důležitý pro polohu alpské hranice lesa.

Ke zmíněným hlavním faktorům utvářejícím alpskou hranici lesa, přistupují, zvláště ve středohorách s význačným vlivem vrcholových podmínek (jakými jsou naše Vysoké Sudety), stresové faktory – obrus krystalky sněhu a námrazou, zimní vysychání, polomy, snížená klíčovost semen a konkurenční schopnost semenáčků v porostech při alpské hranici lesa v důsledku zvýšené konkurence trav.



Obr. 3.2 Koruny skupinek stromů při alpínské hranici lesa jsou často utvářeny ve směru převládajících větrů do tzv. vlajkových forem (podle Ellenberg 1988).

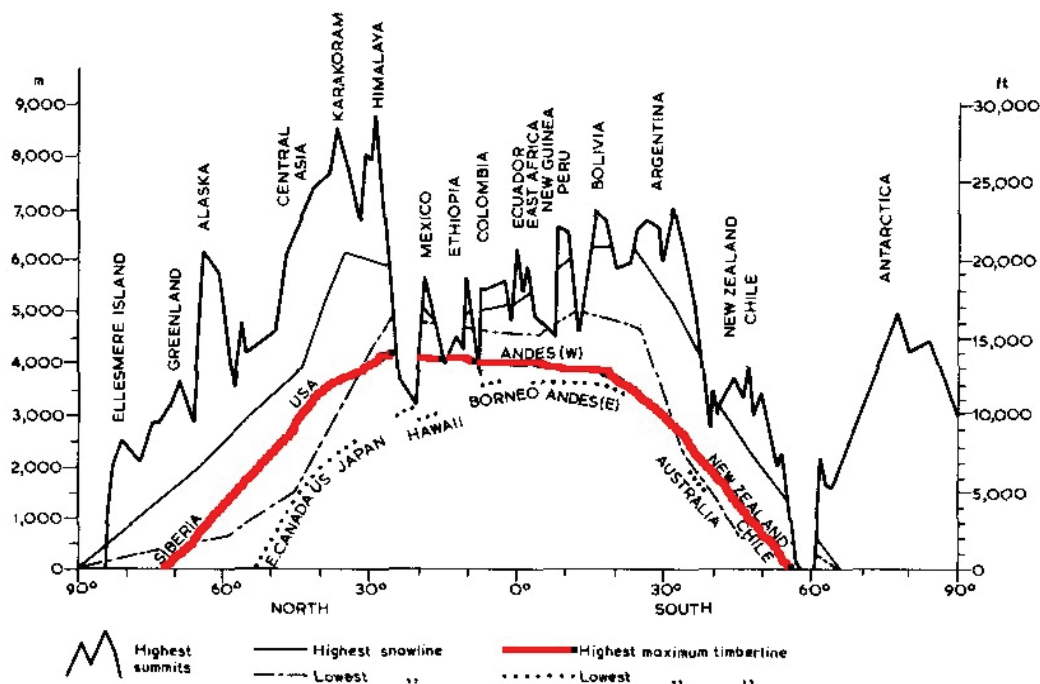
POLOHA A CHARAKTER ALPÍNSKÉ HRANICE LESA VE SVĚTĚ

Hranice lesa významně kolísá se zeměpisnou šířkou. Nadmořská výška alpínské hranice lesa sahá od hladiny moře (v polárních oblastech) po cca 4 000 m n.m. v subtropích či Himálaji. Zajímavé je, že alpínská hranice lesa dosahuje maxima (nejvyšších nadm. výšek) v subtropích a nikoliv v „růstově nejpriznivějších“ humidních rovníkových tropech. Čím je to způsobeno?

Důvodem je vyšší oblačnost (častější výskyt), resp. vyšší srážky a následně větší výskyt nízkých teplot při rovníku, čímž zde dochází ke snížení polohy alpínské hranice lesa. Uplatňuje se také eventuální poškození mrazem, které je vyšší v relativně mírnější oblasti hranice lesa ve vlhkých tropech oproti subtropům, kde se opakují periody nízkých teplot v chladné části roku během kterých je aktivita rostlin snížena (adaptace rostlin na chladné periody). Důsledkem těchto jevů je skutečnost, že např. ve východním Tibetu či v severním Chile (subtropy) nacházíme alpínskou hranici lesa v nadmořské výšce téměř 5000 m. V humidních tropech je hranice lesa formována ve 4 000 m n.m., nebo ještě podstatně méně.

Na naší planetě se v utváření polohy alpínské hranice lesa uplatňuje variabilita nejenom v latitudinálním směru (rozdíly dle zeměpisné šířky), ale také variabilita v longitudinálním směru - regionálním klimatickém gradientu vyvolaném různou mírou kontinentality-oceanity. V důsledku rozdílné míry kontinentality jednotlivých pohoří vznikají rozdíly v poloze alpínské hranice lesa mezi pobřežními a vnitrozemskými pohořími a také mezi okrajovými a vnitřními částmi pohoří (viz Efekt hmotnatosti pohoří). S rostoucí mírou kontinentality roste nadmořská výška polohy alpínské hranice lesa.

Důvodem zvýšení polohy alpínské hranice lesa ve více kontinentálních polohách je prodloužení růstové periody. Je zde menší oblačnost, méně srážek a tím pádem vyšší počet hodin slunečního svitu. Důsledkem je celkově vyšší teplota, resp. lepší tepelná bilance lesních porostů při alpínské hranici lesa.



Obr. 3.3 Nadmořská výška alpínské hranice lesa v různých zeměpisných šířkách (podle Wielgolaski 1997).

Zároveň s kontinentalitou roste míra zastoupení jehličnatých dřevin na struktuře alpínské hranice lesa. V silně oceanických pohořích se na podobě hranice lesa uplatňují zejména širokolisté listnaté dřeviny. V silně kontinentálních částech pohoří naopak převažují silně kontinentální dřeviny, jako např. modřín.

V případě Evropy stoupá nadmořská výška alpínské hranice lesa od severu k jihu a od západu k východu.

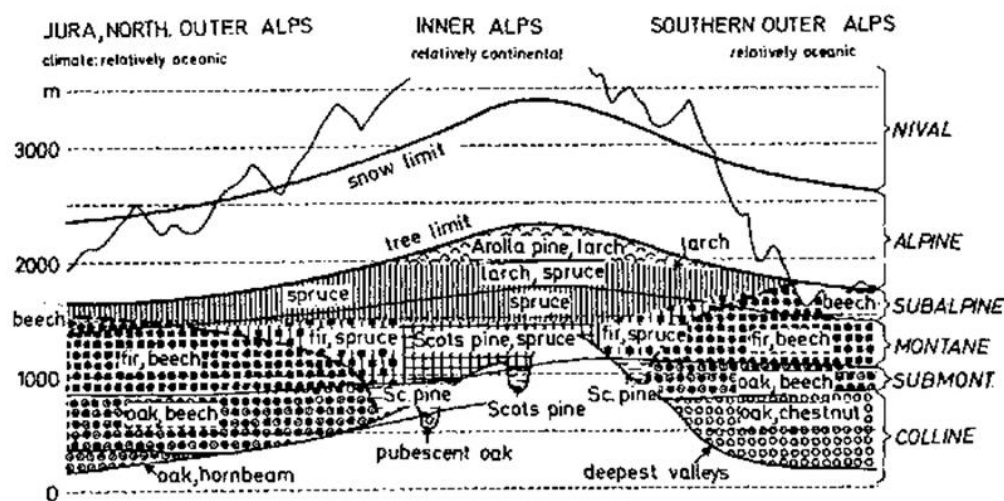
Tab. 3.2. Poloha a podoba alpínské hranice lesa v pohořích střední Evropy.

Pohoří	Max. výška pohoří	Výška hranice lesa (m n.m.)	Dřeviny na hranici lesa
Vogézy	1420	1200-1250	buk (klen), jeřáby
Schwarzwald	1500	cca 1300	buk (klen), smrk
Harz	1450	cca 1300	smrk
Krkonoše	1600	1200-1250	smrk, kleč
Jeseníky	1500	cca 1300	smrk
Šumava	1420	cca 1400	smrk, kleč
Malá Fatra	1700	cca 1400	smrk, kleč
Vys.Tatry	2600	cca 1600	smrk, kleč, limba, modřín
Vápencové sever.Alpy	2500	1600-1800	smrk, kleč, modřín, pěnišníky
Centrální Alpy	4800	2200-2500	smrk, modřín, limba, jalovec, pěnišníky
Dolomity	2500	2000	smrk, modřín (limba)

A simplified schematic cross-section of the central Alps (from about the western Swiss Jura as far as the Tessin), showing the altitudinal belts and the natural dominant tree species on average sites. Taken in part from Kuoch (1954) and Ellenberg (1966).

The snow and tree lines and the boundaries between the submontane, montane and alpine belts are higher towards the centre of the Alps as a consequence of the

higher land mass and the more continental climate with its increased radiation. Here the keener winter and late frosts as well as the dry conditions exclude the Fir and, even more so, the Beech and other broadleaved trees. The tree limit in the central Alps is occupied by Larch and Arolla Pine or, in the south, by Larch alone. In contrast to the conifer-dominated inner Alps both the southern and northern outer Alps are rich in broadleaved trees. In the north the tree line is occupied by Spruce, but in the south by Beech which plays a large part in all the oceanic mountains of Europe (see fig. 6).



Obr. 3.4 Schéma vzestupu polohy alpské hranice lesa v centrálních Alpách a její druhové složení oproti situaci v okrajové části Alp (podle Ellenberg 1988).

CHARAKTER ALPÍNSKÉ HRANICE LESA V POHOŘÍCH ČESKÉ REPUBLIKY

V pohořích Českého masívu se nachází čtyři různě velké oblasti zasahující nad alpskou hranici lesa. Jedná se o ve Vysokých Sudetech ležící Krkonoše, Králický Sněžník, Hrubý Jeseník a na Šumavě o její nejvyšší vrchol Velký Javor, který však již leží mimo území ČR.

Nejrozsáhlejší plocha alpského bezlesí nad hranicí lesa se nachází v Krkonoších, kde aktuálně činí cca 53 km². Rozloha alpského bezlesí v Hrubém Jeseníku aktuálně činí necelých 11 km² a na Králickém Sněžníku 0,9 km². Nejvyšší průměrné polohy hranice lesa je dosaženo na našem území v Hrubém Jeseníku (průměrná výška je cca 1315 m n.m.).

Konkrétní poloha a struktura alpské hranice lesa je ve Vysokých Sudetech zásadně utvářena lokálními podmínkami, zejména činností tzv. anemo-orografických systémů (A-O systémů). V závětrných partiích anemo-orografických systémů je pod vlivem činnosti lavin pomístně snížena hranice lesa až na úroveň 1050–1100 m. Naopak mimo lavinová území zde leží hranice lesa výše než na protilehlých návětrných částech svahů. Důvodem jsou příznivější klimatické podmínky v závětrných turbulentních lokalitách, včetně subkontinentálního zabarvení klimatu.

Alpské hranici lesa ve Vysokých Sudetech výrazně dominuje smrk obecný. V této souvislosti je třeba dodat, že v evropských středohorách došlo v minulých staletích k mohutnému nahrazení původních přirozených lesních porostů při alpské hranici lesa smrkovými porosty nevhodné proveniencce (např. rakouské osivo smrku v Hrubém Jeseníku). V prostorách lavinových drah místy hranice lesa sestupuje až do montánního stupně s převažujícím zastoupením buku, javoru klenu a dalších listnatých dřevin.

Tvary smrku na alpské hranici lesa ve Vysokých Sudetech jsou ve velké míře poznamenány účinky větru a námrazy v porovnání se smrky na klimatické hranici například

v Tatrách či Alpách. V těchto vyšších pohořích je podíl takto deformovaných smrků na první pohled nižší (vyšší kontinentalita-méně zimních srážek a menší vliv vrcholových podmínek).



Obr. 3.5 Ilustrační foto lavinami přirozeně snížené alpské hranice lesa s dominantním bukem ve Velké kotlině v Hrubém Jeseníku (autor M. Banaš).

Lze předpokládat, že tyto místy výrazné vrcholové podmínky (tzv. vrcholový fenomén) se ve vrcholových partiích Vysokých Sudet v průběhu holocénu výrazně neměnily, a to ani s oscilacemi regionálních (a globálních) klimatických podmínek. Není proto zcela odůvodněný předpoklad pro výraznější kolísání alpské hranice lesa ve Vysokých Sudetech ani do budoucna. Pro vyslovení bližších závěrů v této věci je však zapotřebí získat další výsledky výzkumů z prostoru alpské hranice lesa.

Smrkové porosty na alpské hranici lesa ve Vysokých Sudetech se vyznačují těmito hlavními rysy: úzká koruna, relativně krátké, silné větve, skloněné v ostrém úhlu s hustým větvením deskovitého typu, jehlice jsou středně dlouhé, tuhé, dlouho vyžrávající, přirozená obnova porostů je velmi nízká, semenné roky se vyskytují zřídka (dříve perioda 7–12 let, v současné době výrazně kratší), počet nevyvinutých semen se zvyšuje a klíčivost snižuje, také schopnost uchycení semenáčků se silně snižuje v travnatých zapojených porostech, semenáčky se často/častěji objevují v porostech brusnice borůvky nebo na narušených půdách. Smrk se při alpské hranici lesa nejčastěji rozmnožuje vegetativními koloniemi, které dosahují zpravidla desítek metrů čtverečních. Příkladem vegetativního rozmnožování je také hřížení (layering), kdy dochází k zakořeňování po zemi se plazících větví, často u smkru, ale také např. u buku při horní hranici lesa. Stromové skupinky se prodlužují zejména na závětrné straně (tedy tzv. „po větru“). Tímto způsobem vznikají typické, velmi husté stromové skupinky. S přibývajícím nadmořskou výškou se počet suchých nebo zlomených vrcholových terminál silně zvyšuje a délka přírůstků snižuje až do doby, kdy se počet uschlých a přírůstavých terminál vyrovnává, což je známka přirozené výšky hranice lesa.

ZMĚNY ALPÍNSKÉ HRANICE LESA V ČASE A VLIV ČLOVĚKA

Dnešní hranice lesa je ekologicky stabilizovaný systém, jehož poloha je výsledkem klimatických procesů v několika minulých století. Hranice lesa **reaguje na klimatické změny pozvolna**, s velkým zpožděním. Poloha alpínské hranice lesa proto není ideálním kritériem pro sledování okamžitých či krátkodobých vlivů rapidního globálního oteplování. V dlouhodobém horizontu je však sledování změn polohy hranice lesa nezbytné. Z krátkodobého i dlouhodobého hlediska jsou vhodným a citlivým indikátorem vlivu klimatických změn na hranici lesa růstové odezvy lesních dřevin při hranici lesa (existuje řada dendro-ekologických studií na toto téma).

Při posunu-změnách polohy hranice lesa hrají významnou roli značné **disturbance**, např. větrné polomy, požáry, které mohou výrazně změnit polohu hranice lesa v daném území. Paleozáznamy ukazují, že vlivy člověka na hranici lesa a alpínskou tundru jsou celosvětovou záležitostí (jak v temperátní zóně tak v tropech) a datují se zpětně několik tisíc let. Máme k dispozici jasné doklady toho, že požáry snižovaly již dříve alpínskou hranici lesa ve východoafrických pohořích, stejně jako v dalších tropických horách. Nejinak tomu bylo v horách temperátního pásma, kde paleo- doklady dokazují, že hranice lesa zde byla vypálena v nižší alpínské zóně již před 700–3700 lety a pod současnou hranicí lesa již před 4700 lety. Taktéž většina dnešních horských luk nad nebo pod alpínskou hranicí lesa má vazbu na činnost člověka (vypalování a pastva).

V souladu s konzervativním stavem alpínské hranice lesa je všeobecně přijímáno **nevýrazné kolísání alpínské hranice lesa** během holocénu. V centrálních Alpách se jedná řádově o 150 výškových metrů. Ve středoevropských středohorách, kde chladné výkyvy nebyly zesíleny oscilací sněžné čáry a ledovců, se poloha alpínské hranice lesa od atlantiku prakticky neměnila (vyjma člověkem způsobeného odlesnění), což souvisí s tím, že hranice lesa je zde ve větší míře ovlivněna působením vrcholového fenoménu. Ve 20. století jeví alpínská hranice lesa převážně mírně vzestupnou tendenci.

Mezi další negativní vlivy člověka na alpínskou hranici lesa je třeba zařadit **nevhodné výsadby** konkurenčně zdatných dřevin – „zvedání“ polohy hranice lesa, např. výsadbou porostů borovice kleče (*Pinus mugo*) v Hrubém Jeseníku a Králickém Sněžníku od 19. do 20. století. Obdobným problémem je již dříve zmíněná výsadba smrkových porostů nevhodné provenience. Podobu porostů při alpínské hranici lesa negativně ovlivňují také antropogenně pozměněné atmosférické depozice (vyšší zastoupení dusíku, nižší pH půdy).

4. ŽIVOT ALPÍNSKÝCH ROSTLIN

ALPÍNSKÉ ROSTLINY VE VZTAHU K PROSTŘEDÍ

Na rozdíl od otázky „alpínského stupně“, nejsou „alpínské druhy“ přesně definovány. V horských oblastech se setkáváme s různými kategoriemi rostlinných druhů:

1. Areál výskytu některých nížinných druhů zasahuje i do vyšších poloh, někdy až k výškové hranici lesa nebo i nad ni.
2. Některé druhy se mohou šířit ze svých horských center jak do nižších, tak i vyšších poloh.
3. Řada druhů má těžiště výskytu v alpínské zóně, ale zároveň se může vyskytovat i v nižších polohách.
4. Existují druhy s výskytem omezeným pouze na alpínskou zónu.

Za skutečné alpínské lze považovat pouze druhy ze skupiny 3 a 4.

Život v horách je omezen především fyzikálními složkami prostředí, přesto nebo právě proto jsou některé druhy organismů schopny přežívat za neuvěřitelně extrémních podmínek. Vždyť některé druhy rostlin snášejí ponoření do kapalného dusíku nebo žijí v nadmořských výškách okolo 6000 m n.m, což je pro člověka prostředí dlouhodobě neobyvatelné a „extrémní“. Pro určité, geneticky adaptované, druhy rostlin je život v takových podmínkách „normální“ a přenesení do podmínek z hlediska člověka méně extrémních může takové druhy omezovat či jejich existenci znemožnit (box XI). Z ekologického hlediska je tedy koncept limitů či hranic života obtížně uchopitelný. Obvykle takováto terminologie pochází z agronomie, kde je hranice definována jako oblast s omezenou produkcí biomasy v porovnání s hodnotou maximální, jež byla dosažena za optimálních podmínek. Odstranění takzvaných „limitujících“ zdrojů či „limitujících“ fyzikálních faktorů prostředí může vést ke krátkodobé stimulaci růstu a reprodukce, ale v dlouhodobém měřítku vede k eliminaci organismu v důsledku konkurence. Prostor je tedy možné považovat za limitující jen z hlediska organismu, který se do něj nehodí.

Schopnosti přežít ve specifickém životním prostředí mohou obecně druhy dosáhnout třemi způsoby:

1. evolučními (fylogenetickými) adaptacemi (**adaptation**)
2. ontogenetickými modifikacemi (**modification**), které jsou ireverzibilní během života jedince, ale nejsou dědičné
3. reverzibilním přizpůsobením – aklimatizace (**acclimation**)

Díky specifickému prostředí vznikají v alpínských podmínkách populace druhů, které jsou geneticky přizpůsobených konkrétním podmínkám, tzv. **ekotyp**. Právě populace druhů z vysokých a nízkých poloh byly během terénních studií počátkem 20. století poprvé použity k demonstraci ekotypových rozdílů.

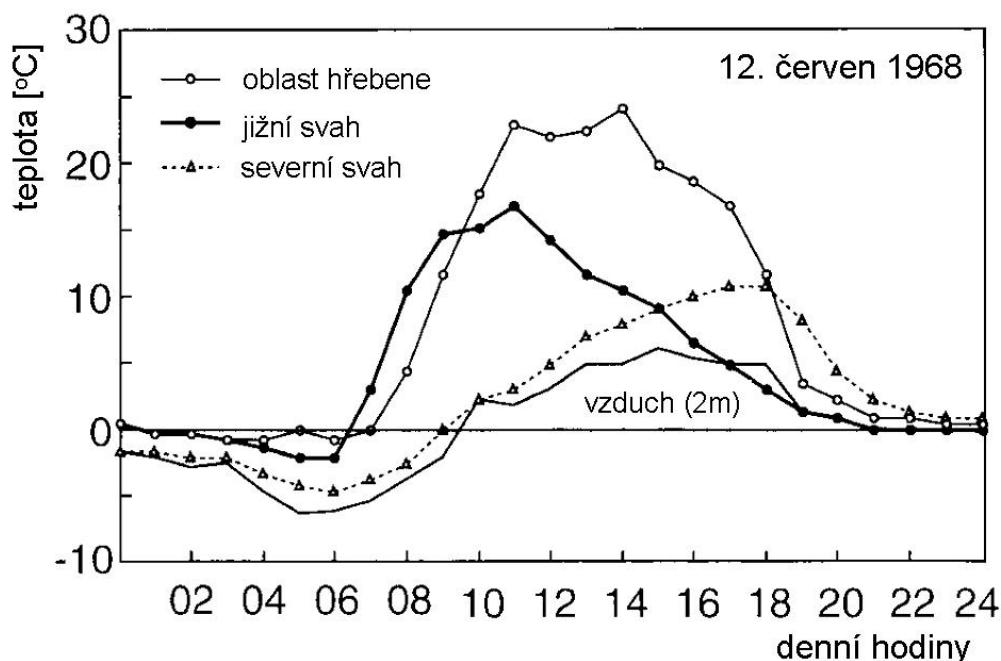
Box XI. Vnímání horského klimatu

Vnímání horského klimatu z pohledu člověka může být jiné než vnímání těchto podmínek jinými živými organismy. Ve vyšších horských polohách převládá u lidí dojem nižší teploty, silnějšího větru a „suchého“ vzduchu. Data z blízké meteorologické stanice obvykle tento dojem podpoří (např. teplota $+4\text{ }^{\circ}\text{C}$, vítr 5 m.s^{-1} , relativní vlhkost vzduchu 40 %). Zatímco člověk jednoduše označuje takové horské prostředí jako „drsné“, stejné parametry prostředí mohou být z hlediska existence rostlin zcela jiné. Za uvedených příkladových hodnot počasí se naměřené mikroklimatické parametry mohou diametrálně odlišovat. V kompaktním porostním zápoji rostlin 1–2 cm nad zemí může teplota dosahovat $+27\text{ }^{\circ}\text{C}$, obvykle zde vládne bezvětří a relativní vlhkost vzduchu činí 98 %. To jsou mimochodem hodnoty, které lze běžně naměřit v tropickém deštném lese. Na druhou stranu se některé tmavé části vystavené přímému slunečnímu záření mohou zahřát až k teplotě $+80\text{ }^{\circ}\text{C}$. Takový povrch je pak téměř dokonale zbaven projevů života a blíží se podmínkám na poušti. Spíše než průměrné makroklimatické podmínky celého pohoří nebo jeho jednotlivých oblastí jsou pro konkrétní druhy rozhodující mikroklimatické podmínky. Vnímání a reakce druhu jsou proto úzce svázány s podmínkami jeho bezprostředního okolí.

INTERAKCE VYPLÝVAJÍCÍ Z USPOŘÁDÁNÍ TERÉNU

Přestože jde na první pohled o triviální konstatování, lze za zásadní prvek alpského prostředí považovat přítomnost ukloněných ploch. **Svažitý terén** ve kterékoliv části světa způsobuje změny především v úhlu dopadajícího slunečního záření, rovněž je svou expozicí zodpovědný za trvalý či dočasný stín. Důsledkem je výrazná prostoro-časová variabilita prostředí. Dalším prvkem vstupujícím do interakce je vítr a působení gravitace. Působení gravitace je rozhodující pro geologické a pedologické procesy, zatímco vítr společně s konfigurací terénu přímo ovlivňuje makro-, mezo- a mikroklimatické podmínky. Vítr má vliv na teplotní ztráty způsobované vedením vzduchových mas (konvekci), na míru vypařování (evaporace), rozsah mechanických disturbancí (obrus) a ukládání sněhu.

Kontinuální měření teploty z oblasti Alp potvrzuje význam **orientace** terénu ke světovým stranám (obr. 4.1). Na hřebeni a jižně ukloněném svahu mají rostliny během jasného dne výrazně vyšší (řádově desítky procent) teplotní požitek než rostliny na severně ukloněném svahu. Jasné dny bez oblačnosti jsou v mnoha pohořích spíše výjimkou a oblačné dny rozdílů mezi různě exponovanými biotopy spíše stírají. Přesto i omezený počet dnů s přímou sluneční radiací jednoznačně vylepšuje teplotní bilanci na biotopech vyznačujících se kolmo dopadajícími slunečními paprsky. Přímá souvislost mezi sklonem a přísunem slunečního záření umožňuje vytvářet radiační mapy, které lze konstruovat na základě znalosti topografie terénu (tj. topografické mapy). Z výsledků měření teplotního požitku rostlin na biotopech s různou expozicí je nutné zdůraznit fakt, že nadmořská výška má na tento požitek jen zanedbatelný vliv. Ve stejné nadmořské výšce může být vegetace vystavena z hlediska teploty naprosto odlišným podmínkám. Nadmořská výška tedy ve vztahu k prostředí rostlin nevykazuje jednoznačnou vazbu s teplotou.

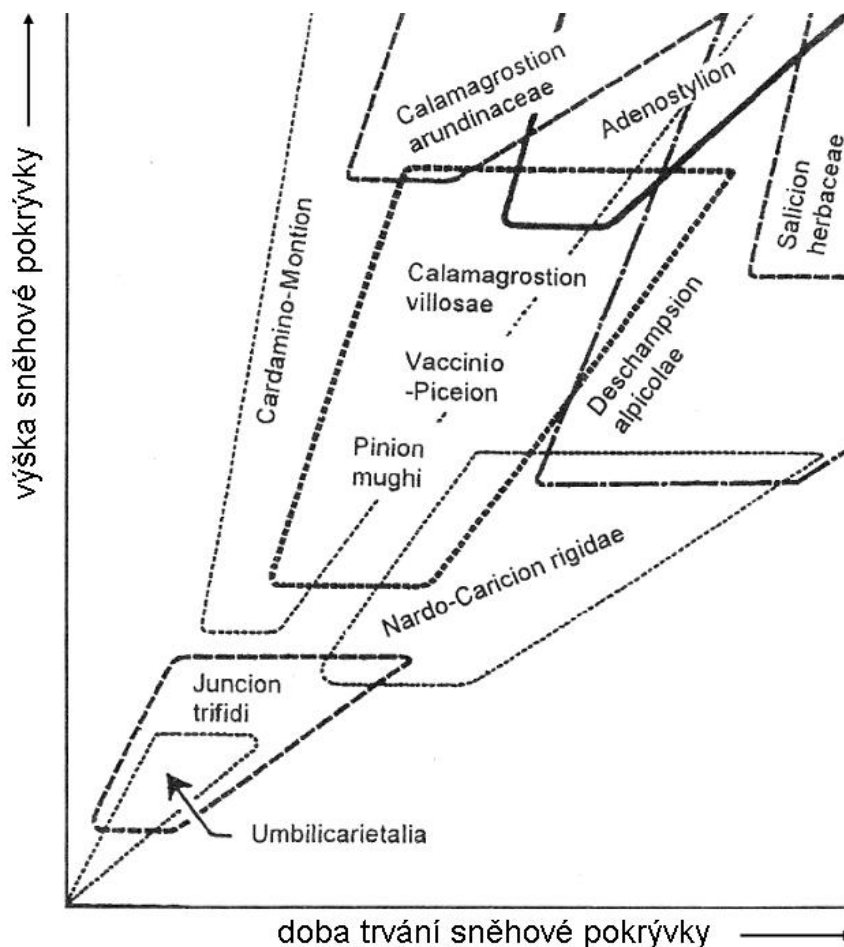


Obr. 4.1 Teplota listů pryskyřníku ledovcového (*Ranunculus glacialis*) ve výšce 3184 m n.m. (Hoher Nebelkogel, Tyrolsko) na vrcholu letní sezóny na mikrobiotopech s různou expozicí/orientací během jasného dne (podle Körner 2003).

Již při zběžném pohledu je patrný **vliv topografie na distribuci sněhu** a interakci s dalšími klimatickými charakteristikami. Pravidelná každoroční pozorování odhalují poměrně konzervativní způsob odtávání sněhu v jarním období na většině míst (box XII). Výška sněhové pokrývky konkrétního sněhového pole se však v jednotlivých letech v závislosti na klimatických podmínkách může lišit. Mocnost sněhové pokrývky následně ovlivňuje dobu odtávání sněhu i jednotlivých sněhových polí, což významným způsobem ovlivňuje vegetaci (obr. 4.2). Čím je členitější terén a rozdíl mocnosti sněhové pokrývky, tím více je mozaikovitá i struktura vegetace. Navzdory časovým změnám zpravidla dochází v daném prostoru k vytvoření konstantní prostorové struktury. Vzniká vztah mezi hranicemi vegetačních jednotek a liniemi vymezujícími průměrnou dobu odtávání sněhové pokrývky.

Box XII. „Mapa republiky“ v Krkonoších

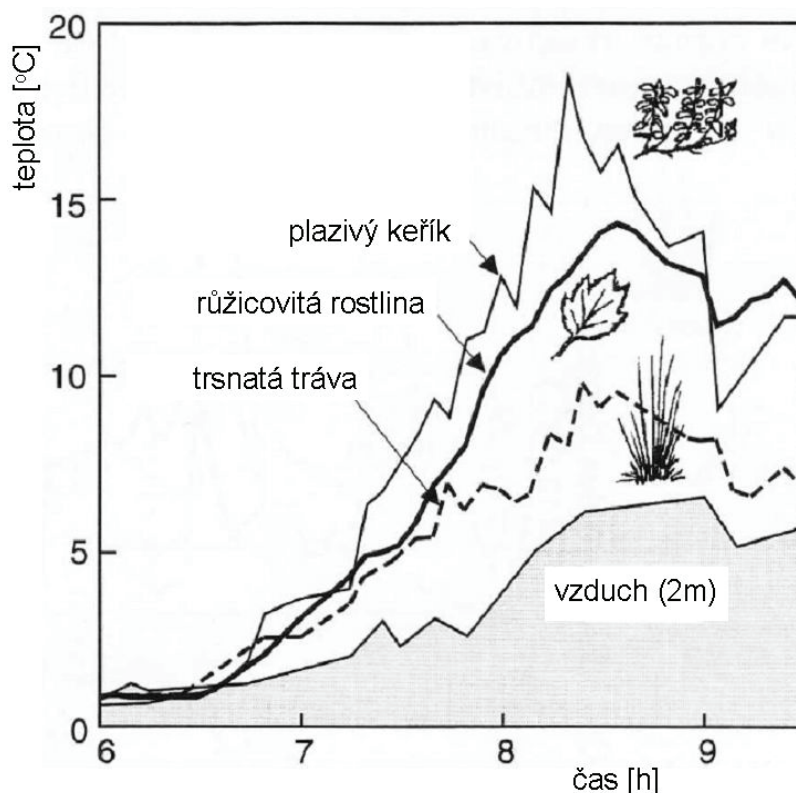
Na poměrně strmém jihozápadním svahu Studniční hory v Krkonoších umožňuje konfigurace terénu kumulaci poměrně velkého množství sněhu, který zde podle podmínek toho kterého roku setrvává až 9 či 10 měsíců. Zdejší sněhové pole je natolik výrazné, že má jako jediné v Krkonoších svůj oficiálně uznávaný název, který se dostal i do mnohých turistických map. Je tomu tak proto, že je zdaleka a z mnohých směrů dobře viditelné. Zároveň má i dobře zapamatovatelný tvar. S určitou dávkou fantazie totiž každoročně připomíná tvar bývalého Československa, proto je nazýváno „Mapa republiky“. Dosud největší naměřená akumulace sněhu zde činila něco přes 15 m.



Obr. 4.2 Kompozice společenstev na hřebenech Krkonoš v závislosti na prostorovo-časové distribuci sněhové pokrývky (podle Štursa et al. 1973).

RŮSTOVÉ FORMY

Prostředí hor je formováno řadou abiotických faktorů, avšak důležitou roli sehrávají i samotné rostliny, které se svým způsobem růstu daným podmínkám přizpůsobují. Výška vzrůstu rostliny, postavení a typ listů, jejich umístění vzhledem k povrchu půdy, povrchová struktura zápoje a řada dalších parametrů může ovlivnit mikroklimatické podmínky stanoviště. Například rostliny nižšího vzrůstu, přestože jsou vystaveny silnému větru, mají zpravidla vyšší teplotu listů, než činí teplota okolního vzduchu (obr. 4.3). Čím víc je rostlina přimknuta k zemskému povrchu, tím méně je závislá teplota jejich pletiv na okolní teplotě vzduchu a tím více tepla jsou schopny její listy akumulovat. Mozaikovitost abiotického prostředí rostlin společně s jejich způsobem růstu jsou odpovědné za vznik prudkých teplotních gradientů. Listy se mohou zahřát na teplotu 30 °C, zatímco kořeny zůstávají v zamrzlé půdě. Teplotní rozdíly jednotlivých rostlinných částí na vzdálenostech několika centimetrů tak lze srovnávat s teplotními rozdíly mezi nížinnými lesy a lesy při své výškové hranici. Daným podmínkám proto vyhovuje jen několik růstových forem, případně funkčních typů.



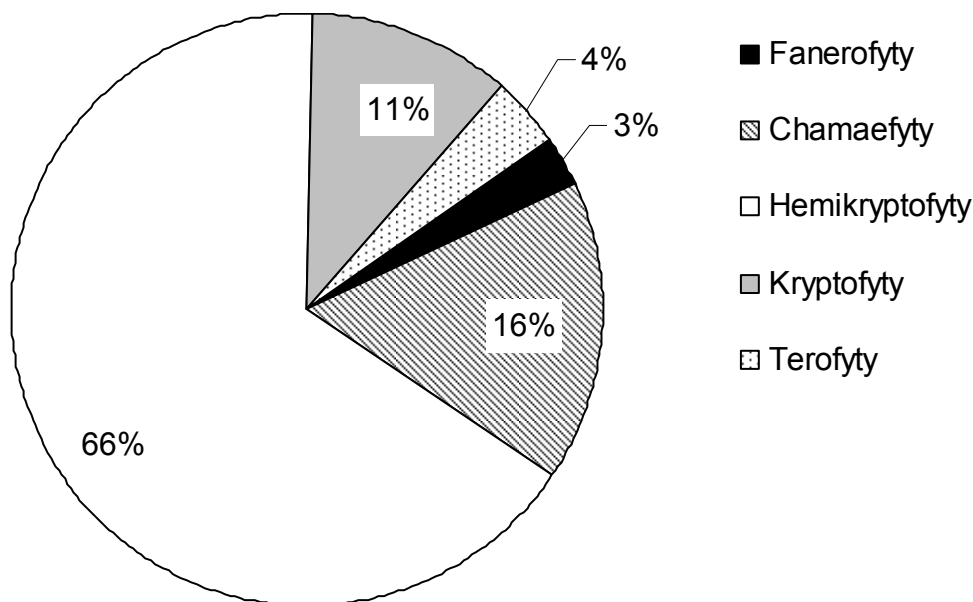
Obr. 4.3 Ovlivnění teploty listů různými růstovými formami rostlin v oblasti Mt. Wilhelm na Nové Guinei, ve výšce 4420 m n.m. (podle Körner 2003).

V pohořích odeznívá přítomnost fanerofytů na ekotonu výškové hranice stromů, pro alpskou oblast jsou proto mnohem typičtější **chamaefyty** v podobě plazivých keřů nebo poduškovitých forem. Takto vytvořený polykormon uvedených životních forem dokáže přežít v čase po značně dlouhou dobu, například u silenky bezlodyžné (*Silene acaulis*) není výjimkou jeho existence přesahující 300 let. **Hemikryptofyty** jsou různorodou skupinou rostlin, do které patří jak graminoidní, tak širokolisté druhy, včetně druhů tvořících růžice listů. Růstová forma hemikryptofytů je v alpské flóře Evropy zastoupena nejvíce, odhad činí okolo 70 % (obr. 4.4). Každá z uvedených životních forem je evoluční adaptací na konkrétní kombinaci podmínek prostředí. Za těchto podmínek se pak významným způsobem podílí na fyziologii společenstev.

Pro řadu alpských druhů rostlin je charakteristická tvorba nízkých kompaktních **poduškovitých forem**, které jsou velmi účinné v pohlcování tepelného záření. Jejich růstová forma je v mnoha případech geneticky podmíněna a není pouze fenotypovou odezvou na podmínky prostředí. Rozdíl mezi teplotou uprostřed trsu a teplotou okolního vzduchu, který byl zjištěn u silenky bezlodyžné (*Silene acaulis*) za jasného počasí, se odchyluje v průměru až o 15 K. Při extrémních teplotních rozdílech se však výhoda může snadno změnit v nevýhodu. Vyšší teplota asimilačních pletiv stimuluje respirační procesy, které výrazně snižují zisky z fotosyntézy. Především během dormantního období může docházet k významným ztrátám v primární produkci. V úvahu připadá i přímé poškození pletiv v důsledku vysokých teplot. Význam růstové formy vzrůstá v jiných ohledech:

1. Při zatažené obloze, kdy je fotosyntéza limitována nízkou teplotou, může zvýšení teploty o 2–3 K vzhledem k teplotě okolí vylepšit uhlíkovou bilanci.
2. Nashromážděné teplo může být výhodou pro růst a vývoj, především pro reprodukční procesy, které jsou na teplotě mnohem více závislé než procesy fotosyntézy.

3. Kompaktní růst nemusí souviset s teplotními podmínkami, ale s minerální výživou. Růst na neúživných půdách, kde je navíc většina organického opadu odváta větrem, je z hlediska minerálního zásobení značně obtížný. Růstová forma v podobě kompaktní podušky efektivně zachytává opad a činí cykly minerální prvků mnohem uzavřenějšími.

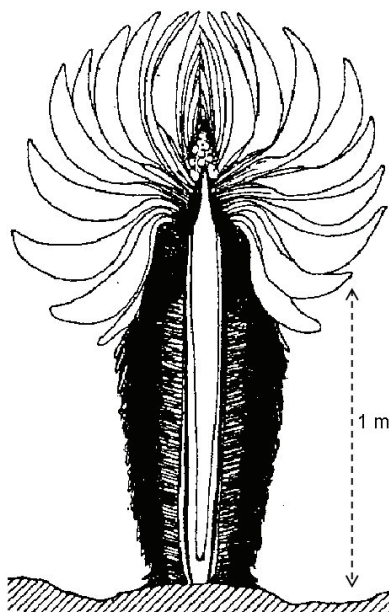


Obr. 4.4 Spektrum životních forem v alpínském stupni evropských pohoří včetně ekotonu výškové hranice lesa (podle Nagy et Grabherr 2009).

Na méně strmých stabilních svazích ve středních nadmořských výškách alpínského stupně jsou celosvětově nejrozšířenější růstovou formou **trsnaté traviny**. Každý trs je nejen mechanicky chráněn odumřelými listy při jeho okraji, ale postavení listů v trsu efektivně snižuje rychlost větru a zároveň vytváří celkově příznivější mikroklima ve své středové části, tedy v místech, kde se vyskytují růstová pletiva. S růstem v podobě trsu jsou spojeny i další výhody jako je dlouhodobé obsazení prostoru, odolnost proti mrazům i požárům a lepší uzavření cyklů minerálních látek. Do určité míry se zde však projevují i nevýhody zmiňované u poduškovitých forem, které se týkají přehřívání během období s přímým slunečním svitem.

Abiotické podmínky alpínského stupně v oblasti tropů se výrazně odlišují od podmínek temperátních pohoří, proto zde existují i odlišnosti v růstových formách rostlin. Některé růstové formy charakteristické pro alpínský stupeň tropů se v oblasti temperátních pohoří vůbec nevyskytují. Typickým příkladem mohou být charakteristické **růžicové bylinné fanerofyty** dosahující v tropických zeměpisných šířkách výšky několika metrů (obr 4.5). Podle fytogeografické oblasti tuto růstovou formu nejčastěji vytvářejí druhy rodu *Senecio*, *Lobelia* (Afrika), *Puya*, *Espeletia* (J Amerika) nebo *Argyroxiphium* (Hawai). Pro všechny uvedené rody je společné, že vytvářejí růžici listů na „kmene“, který nemá nic společného s druhotně tloustnoucím kmenem dřevin. Ve všech případech se jedná o byliny. Zelené masité listy, které vytvářejí vrcholovou růžici, postupně odumírají, ale neopadávají a vytváří izolační plášť celého „kmene“. Vrcholovou růžici lze považovat za akumulátor tepla. Postavení listu přes den vytváří parabolický útvar, v jehož středu je vrcholový pupen nejmladších listů. Růžice tak nejen chrání svůj vnitřní prostor mechanicky, např. před účinky větru, ale zároveň

způsobuje významný nárůst teploty uvnitř růžice. Teplota uvnitř růžice, která se na noc zavírá, tak neklesá ani během mrazivých nocí pod 0°C .



Obr. 4.5 Řez mladým jedincem starčku *Dendrosenecio keniodendron* z oblasti Mount Kenya (podle Jeník 1978).

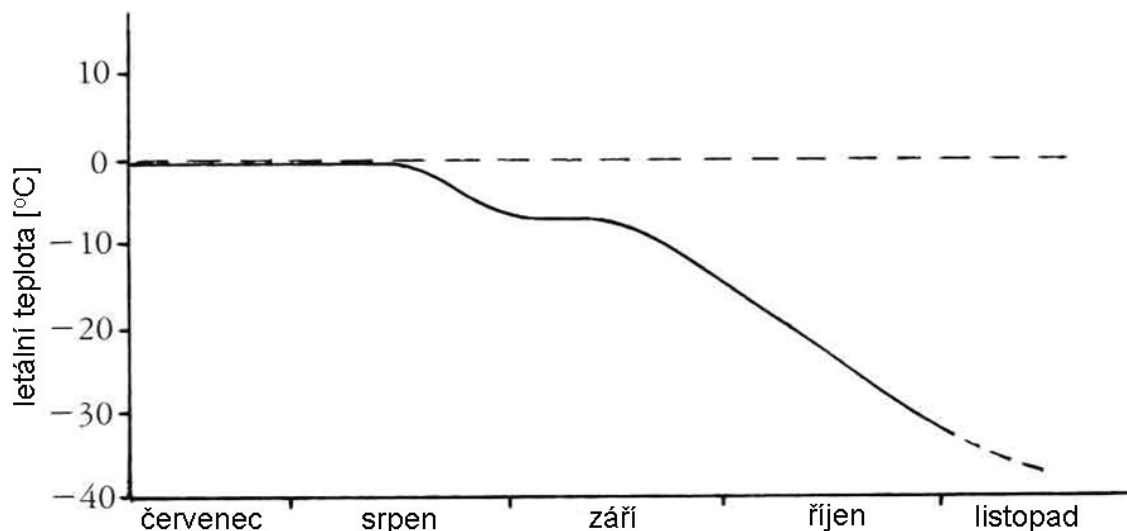
ODOLNOST PROTI NÍZKÝM TEPLITÁM

Vliv nízkých teplot na různé druhy, často i ze stejného rodu, se v mnoha případech značně liší. Podobně se od sebe mohou lišit svou teplotní odolností některé typy pletiv jednoho jedince. Odolnost se navíc díky fyziologickým procesům v rostlině mění v čase. Pokud bychom působili nízkými teplotami na některá vytrvalá pletiva ještě před koncem růstové sezóny, došlo by k jejich poškození již při teplotách okolo 0°C . Později, s koncem sezóny, jejich odolnost roste a teplota, kterou je schopné pletivo snášet, významně klesá. Po několika týdnech se dostavuje období určité stagnace (obr. 4.6). Teplota, při které nedochází k poškození setrvává po určitou dobu mezi -5 až -10°C . První silné mrazy následně indukují další pokles akceptovatelné minimální teploty. V této fázi pak rostliny dosahují své maximální mrazové odolnosti.

Teplotní aklimatizace je spojena s translokací některých biochemických sloučenin, jako jsou jednoduché cukry a specifické hormony, které jsou listového původu, tedy z míst „vnímání“ krátkého dne. U bylin se stádium otužování objeví, pouze pokud je rostlina vystavena chladu a zásobená sacharidy. Rostliny, které mají vyčerpány fotosyntetické rezervy se aklimatizovat nedokážou. Mechanismů ovlivňujících mrazovou odolnost je mnoho, což znemožňuje jednoznačně definovat faktory ovlivňující otužilost. Svou roli hrají již zmíněné rostlinné hormony včetně kyseliny abscisové (ABA). Kyselina abscisová je fotoaktivní hormon primárně syntetizovaný v listech, jehož koncentrace vzrůstá se zkracující se délkou dne. Koncentrace ABA silně vzrůstá dokonce i při mírném vodním stresu. Společně se vzrůstem koncentrace ABA na konci růstové sezóny dochází k dalším biochemickým změnám, jež souvisejí s mrazovou odolností. Mezi ně patří změny specifických cukrů a proteinů společně se vzrůstající nenasyceností lipidů.

S druhým stádiem aklimatizace indukovaným již teplotami pod bodem mrazu souvisí rychlé změny v membránách, které mohou zahrnovat i změny v orientaci

makromolekul do více stabilních forem odolných vůči dehydrataci. Některé sacharidy mohou navíc vytvářet ochranné vrstvy kolem citlivých proteinů a nahrazovat tak vodu.



Obr. 4.6 Aklimatizace dřeviny k chladu. Mrazová aklimatizace se projevuje jako dvě fáze. První fáze je indukovaná zkracující se délkou dne a jejím důsledkem je dostatečná odolnost k přežití prvních podzimních mrazíků. Vystavení nízkým teplotám pak následně indukuje druhou fázi aklimatizace, která vede k druhově specifické zimní odolnosti (podle Marchand 1996).

Návrat z aklimatizace k „normálnímu“ stavu (deaklimatizace) je podstatně rychlejším procesem a může se objevit i během teplejších zimních výkyvů.

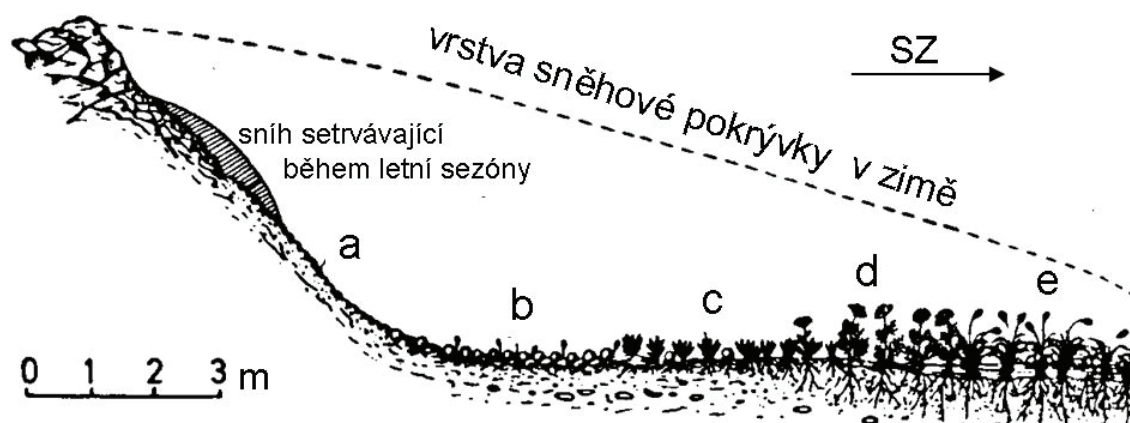
Mrazová poškození jsou nepochybně silným selektivním vlivem v evoluci mnoha rostlinných populací. Některé druhy vykazují teplotní toleranci vůči nízkým teplotám natolik těsnou s průměrnou minimální teplotou jejich severní hranice rozšíření, že mrazová poškození jsou téměř jistě limitujícím faktorem jejich výskytu. Přesto překvapivě existují druhy s tolerancí hluboko pod teplotou, se kterou se reálně mohly kdy setkat. Mezi těmito oběma skupinami existují další, které vykazují značnou genetickou pružnost v teplotní odolnosti podle oblasti jejich výskytu. Podobné rozdíly v adaptacích lze zaznamenat i podél výškového gradientu.

ADAPTACE NA DOBU TRVÁNÍ SNĚHOVÉ POKRÝVKY

Jak již bylo zmíněno v kapitole o interakcích vyplývajících z konfigurace terénu, časoprostorová distribuce sněhu zpravidla vytváří stabilní mozaiku, pod jejímž vlivem se utváří i jednotlivé vegetační typy. Především délka setrvání sněhu významným způsobem determinuje produkci biomasy a tím i vlastní existenci jednotlivých druhů. Čím déle setrvává sněhová pokrývka, tím je kratší vegetační sezóna a tím méně druhů rostlin je schopných v takových podmínkách přežít, resp. projít všemi k přežití potřebnými fenologickými fázemi. Nejlepší předpoklady pro přežití pod sněhovou pokrývkou mají **rostliny ze společenstev sněhových polí**. Pro zvládnutí existence pod dlouhodobě ležící sněhovou pokrývkou je nutné vypořádat se s fyzikálně-chemickým stresem takového prostředí a specifickými patogeny sněhových polí (obvykle houby rodu *Herpotrichia*, *Phacidium*). Fenologické rytmy takových rostlin jsou navíc velmi úzce svázány s časovým rozložením sněhové pokrývky. Čistá primární produkce rostlin sněhových polí musí být nejen

kladná, ale musí umožňovat uskutečnění celého životního cyklu, případně vytvoření nezbytných rezerv pro přežití do dalšího vegetačního období (obr. 4.7). Rozmnožování rostlin v místech s dlouho ležící sněhovou vrstvou může probíhat jak generativně, tak vegetativně. V řadě případů se však na takových biotopech rostliny generativně rozmnožovat nezvládají a diaspory jsou sem zanášeny z přilehlých, pro generativní rozmnožování příhodnějších, biotopů (box XIII).

V místech, kde je půda bez sněhové pokrývky méně než 2 měsíce v roce, nemají cévnaté rostliny příhodné podmínky k existenci. Takový sezónní režim jsou však schopné zvládnout některé druhy mechorostů jako je veleška (*Kiaeria falcata*), ploník (*Polytrichum sexangulare*) nebo mrazovec (*Anthelia juratzkana*). Lišejníků je zde rovněž méně, protože jejich schopnost odolávat suchu zde neposkytuje žádnou výhodu. V místech, kde je půdní povrch výjimečně drsný, mohou dominovat společenstva keříčkovitých (frutikózních) lišejníků (např. *Stereocaulium alpini*).



Obr. 4.7 Zonace vegetace v místě sněhového pole podle délky setrvání sněhu v čase v oblasti Minorjoch, Bernina (Alpy) 2450 m n.m.; a – Mechové společenstvo *Polytrichum sexangulare*, b – společenstvo s vrbou bylinnou (*Salicetum herbaceae*), c – porost s dominancí druhu *Gnaphalium supinum*, d – porost s dominancí druhu *Ligusticum mutellina*, e – trávnické společenstvo *Caricetum curvulae* (podle Ellenberg 1988).

Většina druhů sněhových polí je citlivá na vyschnutí. Dávají přednost více či méně kyselým půdám, ačkoliv některé nemají na pH půdy zvláštní nároky. Jejich listy a stonky často prorážejí sníh ještě před celkovým roztátím sněhové pokrývky. Silné sluneční záření v červnu zahřívá i pod sněhem lokalizované tmavé předměty, včetně humusu a rostlinných částí, na několik stupňů nad nulu. Pod slabou sněhovou vrstvou může již probíhat fotosyntéza, proto je růstové období rostlin sněhových polí o několik týdnů delší než je skutečná délka období bez sněhu. Druhům sněhových polí je navíc k dispozici vyšší množství živin z rozkladu organických látek, které se zadržují na sněhové pokrývce a po jejím odtání setrvávají v prostředí (tzv. eolické hnojení). U rostlin, které rostou na biotopech s dlouho ležícím sněhem, se uplatňuje několik strategií:

1. Rostliny zůstávají stále zelené a zachovávají si fotosyntetickou aktivitu během zimy (např. rod *Soldanella*).

2. Rostliny zůstávají stále zelené, ale aktivita fotosyntézy je významně snížena. K obnovení plné kapacity fotosyntézy dochází během dvou týdnů po roztání sněhu (např. *Vaccinium vitis-idaea*, *Loiseleuria procumbens*).
3. Rostou obvyklým způsobem, tj. po roztání sněhu začínají tvořit zelené listy (např. opadavé zakrslé keřky, rody *Alnus*, *Betula*, *Carex*).
4. K iniciaci růstu listů dochází ještě před roztáním sněhu, jejich aktivace fotosyntézy začíná ihned po uvolnění ze sněhové pokrývky (např. *Erythronium grandiflorum*, některé alpské druhy rodu *Ranunculus*).
5. Iniciace růstu listů před nebo při roztání sněhu, ale tvorba chlorofylu a aktivace fotosyntézy jsou opožděné (např. rody *Geranium*, *Rumex*, *Angelica*, *Luzula*).
6. Přežívání v podobě semen, která klíčí při nebo těsně po tání sněhu. Tím se vyhýbají problémům spojeným s uvolňováním ze sněhové pokrývky (jedná se jen o několik málo jednoletků).
7. Vytváření základů některých pletiv (např. květní primordia) již koncem předchozí vegetační sezóny.

Strategie 2, 3, 5 a 6 se uplatňují v nižších nadmořských výškách alpského stupně v blízkosti výškové hranice lesa s kratší dobou trvání sněhové pokrývky. Strategie 1 a 4 převládají v polohách s déle ležící sněhovou pokrývkou.

Box XIII. Podmíněnost společenstev sněhových polí

Zjednodušeně lze říci, že sněhová pole jsou především obsazována druhy citlivými vůči mrazu. Než roztaje mohutná teplotně izolující vrstva sněhu, panují už obvykle letní podmínky s velmi nízkou pravděpodobností záporných teplot. Druhým možným vysvětlením je, že druhy sněhových polí dokážou jen velmi omezeně vzdorovat kompetici okolních druhů a pod ochranu dlouho ležícího sněhu se uchylují před kompetičně zdatnějšími (především travinnými) druhy.

Pokud chceme najít odpověď, čím jsou determinována rostlinná společenstva především v okrajových částech sněhového pole, je nutné se zaměřit na klíčení a růst semenáčků příslušných druhů rostlin i jejich hustotu a přežívání. V prostorové distribuci druhů vázaných na střední části sněhového pole hrají hlavní úlohu abiotické podmínky (vlhkost, doba odtání sněhové pokrývky, teplota). Směrem k okraji sněhového pole narůstá hustota společenstva a přibývá kompetičně silnějších druhů. Tím dochází ke snižování úspěšnosti klíčení a přežívání druhů vázaných na sněhové pole. Kompetičně slabší druhy sněhových polí se v okrajových částech sněhového pole obtížněji prosazují.

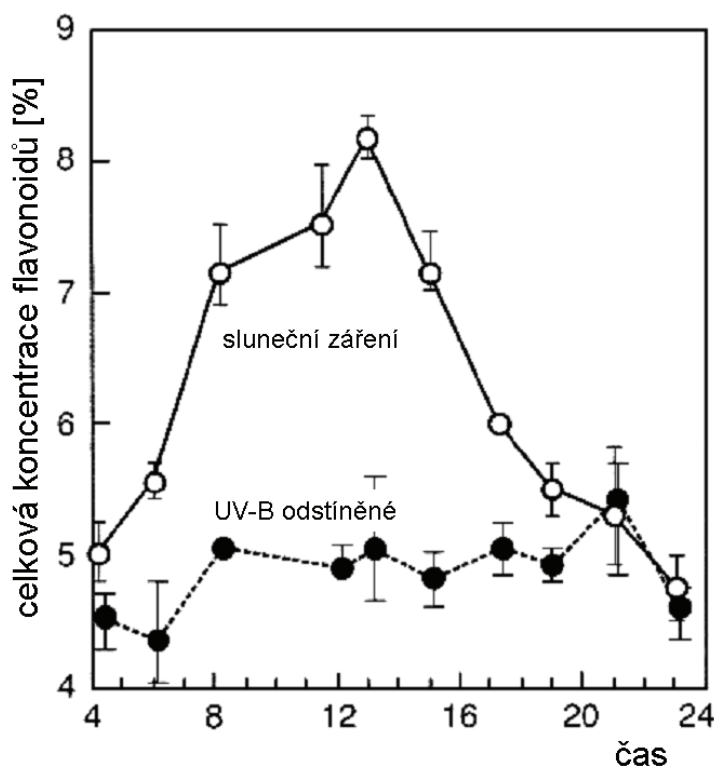
V souvislosti s potenciálními změnami klimatu by pravděpodobně vlivem zvýšené průměrné teploty docházelo ke ztenčení sněhové pokrývky a jejímu dřívějšímu odtání. Nedostatečně vysoká sněhová pokrýвка by zvyšovala riziko poškození mrazem nadzemních orgánů rostlin a promrzání půdy během zimního období. Rostliny sněhových polí však nejsou adaptovány na mráz a rovněž nejsou schopny přizpůsobit se svými růstovými parametry ani prodlužující se vegetační sezóně. Specializovaná společenstva sněhových polí tak zřejmě budou pod vlivem klimatických změn čelit kombinovanému vlivu změněných podmínek prostředí a zároveň kompetice druhů z okolních společenstev.

ADAPTACE K UV ZÁŘENÍ

Význam vlivu ultrafialového záření (UV) jako jednoho z klíčových faktorů pro existenci alpských rostlin je často tradován v řadě publikací, avšak vědecké doklady k tomuto tvrzení chybí. Neviditelné krátkovlnné UV záření je podle své délky děleno do tří kategorií. Životu nejnebezpečnější záření, kratší než 280 nm (UV-C) na zemský povrch téměř vůbec nedopadá.

Nejdelší vlnové délky UV záření se pohybují v rozmezí 320–400 nm (UV-A). Ty procházejí podobně jako viditelné záření atmosférou, ale jejich negativní vliv na organismy je zanedbatelný. Pouze rozmezí vlnových délek 280–320 nm (UV-B), které vykazuje rozdílné hodnoty transmise skrze atmosféru, se může stát ekologicky významným faktorem.

První otázkou je, zda a jak se vůbec UV-B záření dostává k citlivým složkám rostlinného těla. Rostlinná pletiva totiž obsahují pro tento typ záření řadu zábran. K mezofylu nemusí toto záření téměř vůbec proniknout, protože může být (1) odraženo povrchem listu, (2) absorbováno pokryvem listu nebo kutikulou buněk, (3) absorpcí epidermálních buněk, případně mohou být (4) citlivá pletiva lokalizována pod povrch půdy. K látkám, které jsou do značné míry zodpovědné za absorpci UV-B v pletivech rostlin patří **flavonoidy** a jím podobné fenolické látky. Koncentrace flavonoidů v pletivech je rychle přizpůsobována okolním hodnotám UV-B (obr. 4.8). Mezi další ochranné látky patří anthokyanidy, karotenoidy a vosky, avšak jejich schopnost účinně bránit mutagennímu vlivu UV-B záření není jednoznačně potvrzena.



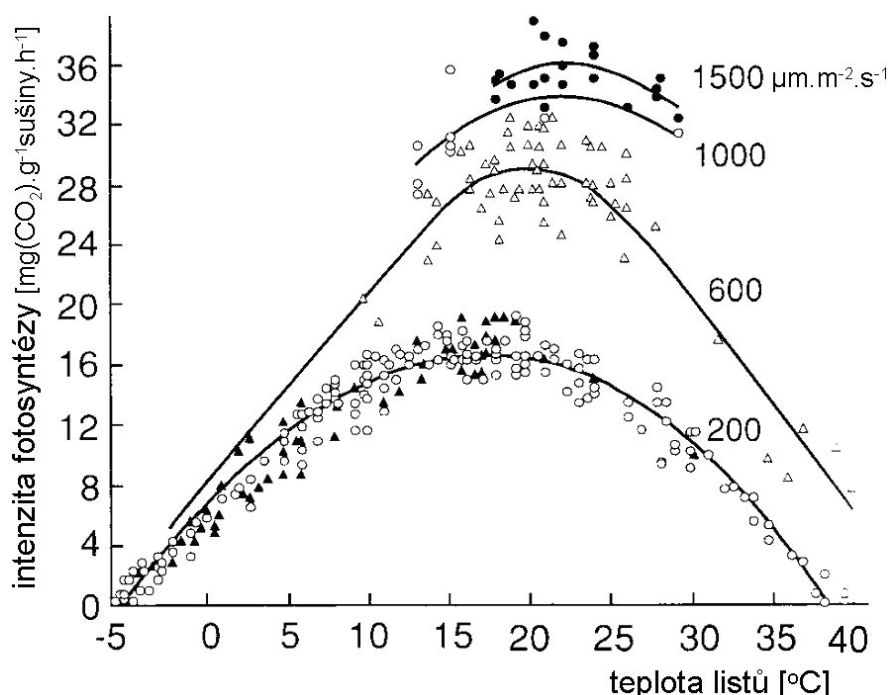
Obr. 4.8 Změny v koncentraci rozpustných flavonoidů schopných pohlcovat UV-B záření v suché biomase druhu jinořadec kadeřavý (*Cryptogramma crispera*). Studie byla provedena v oblasti Švýcarských Alp (Ticino; 2050 m n.m.) za jasného dne na konci června – ○, s použitím stínítka absorbujícího UV-B záření – ● (podle Körner 2003).

Zřejmě velmi účinnou ochranu před UV-B zářením poskytuje epidermis. Dochází tak k vyrovnání časových a biotopových rozdílů i rozdílů daných nadmořskou či zeměpisnou šířkou. Dosud neexistuje důkaz, že by buňky mezofylu alpských rostlin byly vystaveny vyššímu záření UV-B než podobné buňky rostlin z nižších poloh. V mnoha případech je navíc přehlíženo, že dělení a část diferenciačního procesu buněk probíhá u alpských druhů pod zemí. Před zářením jsou rovněž dostatečně chráněny pohlavní buňky, jež jsou kryty celou řadou obalů. Navíc bylo dokázáno, že tyčinky dokáží odfiltrovat až 98 % UV-B. Záření UV-B proto nelze považovat za významné z hlediska omezení růstu a vývoje alpských druhů

roślin. Neexistují ani doklady, že zakrslý vzrůst těchto rostlin je vyvolán přímým důsledkem stresu způsobeným UV-B.

FOTOSYNTÉZA A TVORBA BIOMASY

Produkce rostlinné biomasy je výsledkem příjmu a ztrát uhlíku nejčastěji v podobě CO_2 . Nároky na uhlíkaté asimiláty v rámci rostlinného těla se liší podle vývojového stádia konkrétní rostliny, stupně aktivity procesů, jenž uhlík spotřebovávají (růst, reprodukce, tvorba zásob, respirace), dostupnosti ostatních esenciálních látek (iontů, vody) a podmínek prostředí (např. teplota).



Obr. 4.9 Závislost fotosyntézy na teplotě pro pryskyřník ledovcový (*Ranunculus glacialis*). Měření probíhala ve výšce 2700–3100 m n.m. (▲, △) a v oblasti hranice lesa (●, ○) na dvou lokalitách (podle Körner 2003).

Alpínské druhy rostlin jsou z hlediska fotosyntetické kapacity⁵ plně srovnatelné se druhy nížin a v mnoha případech svou schopností pohlcovat CO_2 nížinné druhy předčí. Příčinou je větší tloušťka mezofylu. Hodnota **fotosyntetické kapacity** se pohybuje mezi 3 (lišejníky) a 30 (šírokolisté byliny) $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ v závislosti na morfologii i životnosti listu a mikrobiotopových podmínkách. Většina bylin přitom dosahuje hodnot mezi 12 a 22 (průměr 16) $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$. Odlišné hodnoty jsou způsobené rozdíly v parciálním tlaku CO_2 , protože v nejnižších 5 km atmosféry klesá tlak přibližně o 10 % na jeden výškový kilometr.

Vliv nižšího parciálního tlaku CO_2 na proces fotosyntézy ve vyšších nadmořských výškách je svázán s dalšími změnami, které jeho samostatný význam snižují. Podobným způsobem totiž klesá i parciální tlak O_2 a tím klesá i proces fotorespirace. Řidší vzduch dále umožňuje CO_2 difundovat do mezibuněčných prostor skrze stomata mnohem rychleji.

⁵ Fotosyntetická kapacita (Ph_{max} , A_{max}) je maximální dosažitelná rychlost poutání CO_2 za optimálních podmínek. Uváděna zpravidla v $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ nebo $\text{mg.g}^{-1} \text{sušiny} .\text{h}^{-1}$.

Zvýšená difuze CO_2 přesto není schopna plně kompenzovat vliv nízkého tlaku na fotosyntézu. Přitom je nutné uvažovat vliv nízkých teplot, které potlačují proces fotorespirace mnohem více než proces karboxylace. Vyšší fotosyntetickou kapacitu alpských druhů rostlin a jejich vyšší účinnost ve využití CO_2 v porovnání s nížinnými druhy lze proto mimo jiné chápat jako adaptaci k nízkému tlaku. Alpské druhy mají jinou stavbu listového mezofylu, zpravidla mají navíc jednu vrstvu palisádových buněk, a tím i tlustší listy. Tento fakt se mimo jiné odráží na hodnotách specifické listové plochy, jejíž hodnoty jsou v případě alpských druhů rostlin mnohem menší než u druhů nížinných.

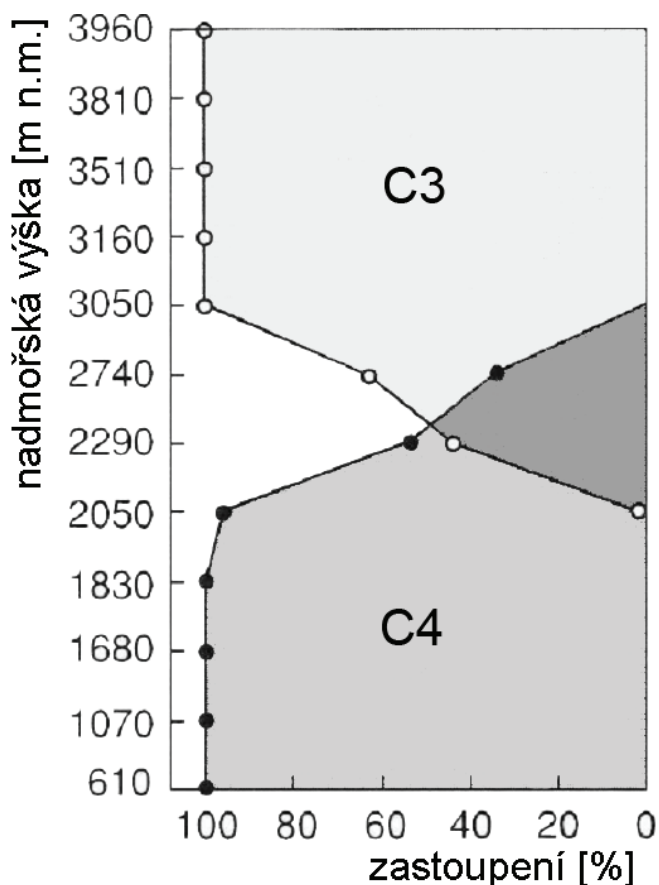
Proces fotosyntézy je značně závislý na podmínkách prostředí, především na teplotě a množství dopadajícího záření. Minimální **teplota** pro pozitivní čistou bilanci fotosyntézy se obvykle kryje s teplotami, při kterých začínají listy mrznout nebo jsou poškozovány mrazem. Během růstové sezóny je to zpravidla teplota od -2 do -6°C . Teplotní optimum fotosyntetických procesů dokážou alpské rostliny, podobně jako většina ostatních rostlin, upravovat s ohledem na období maximálního světelného toku tak, aby byla zajištěna maximální výtěžnost fotosyntézy.

Asimilační orgány přizpůsobují teplotní optimum fotosyntézy vzhledem k množství dopadajícího záření (obr. 4.9). To znamená, že pokud je **množství dopadajícího záření** nízké, je nízké i teplotní optimum fotosyntézy a naopak. Proces přizpůsobení teplotního optima je poměrně rychlý a dochází k němu během několika dnů. Křivka závislosti fotosyntézy na teplotě je navíc poměrně široká a fotosyntéza tak může dosahovat 95 % svého maximálního výkonu v rozsahu přibližně 8 K (box XIV).

Box XIV. Fotosyntéza rostlin v nejvyšších polohách

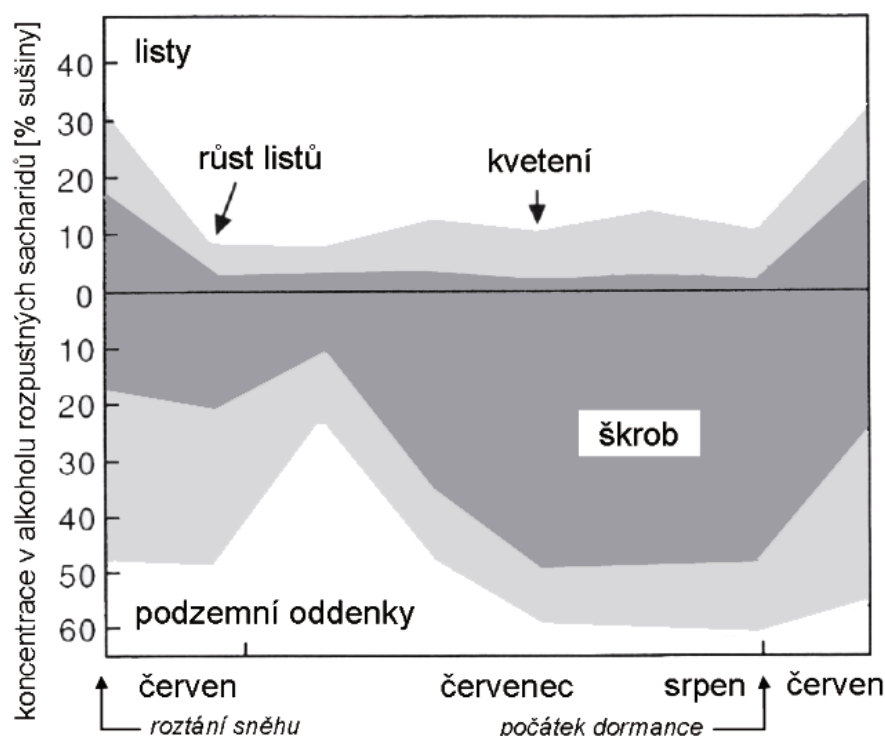
Na základě rozsáhlého výzkumu v 70. letech 20. stol. bylo překvapivě zjištěno, že i rostliny niválního stupně (např. *Ranunculus glacialis*, *Saxifraga bryoides*, *Leucanthemopsis alpina*) mají stejnou optimální teplotu pro fotosyntézu jako nížinné druhy. Ve vysokých nadmořských výškách je teplotního optima dosahováno během letní sezóny při silném ozáření především v poledních hodinách, kdy v důsledku vyšší teploty prostředí nejsou rostliny pokryty sněhem. Taková situace obvykle nastává pouze během několika týdnů nebo dokonce dní v roce. Proto jsou listy těsně nad podkladem relativně rychle schopné reagovat. V příznivém roce může rostlina tímto způsobem vytvořit více listů i květů. Po řadu zbylých dní s nižší teplotou může být dosaženo přinejmenším pozitivní bilance fotosyntézy. Rostliny jsou často po několika dnech znovu překryty sněhem a náhlé přechody z teplého období do chladného se mohou během vegetační sezóny nezdávka objevit i několikrát. Rostliny dokonce mohou profitovat z asimilátů nashromážděných během předchozích příznivých sezón.

V alpském prostředí jednoznačně převládají rostliny s typem fotosyntézy C3. Nejvyšší zaznamenaná poloha výskytu rostlin typu C4 byla v pohořích na Nové Guineji a v suchých subtropických pohořích SZ Argentiny a střední Asie ve výšce kolem 3000–4000 m n.m (obr. 4.10). Na rozdíl od C4 rostlin, jsou CAM rostliny v alpském stupni mnohem hojnější. Tento **typ fotosyntézy** se uplatňuje na specifických mikrobiotopech se zvýšeným vodním a tepelným stresem.



Obr. 4.10 Procentuální zastoupení druhů trav podle C3 a C4 typu fotosyntézy podél výškového gradientu na Mt. Kenya (podle Körner 2003).

Podmínky prostředí, především teplota, v alpínském stupni se významně odrážejí na procesech růstu a vývoje rostlin. Z hlediska nakládání s uhlíkem lze zjednodušeně hovořit o dilematu mezi možnostmi zásobení a spotřebou. Oba procesy, **syntéza a spotřeba asimilátů** (uhlíkatých látek), mohou být ovlivněny podmínkami prostředí rozdílným způsobem. Procesy fotosyntézy v asimilačních pletivech alpínských druhů jsou v porovnání s podobnými procesy druhů v nížinách ovlivněny jen málo a bilance uhlíku přepočítaná na jednotku listové může být u obou skupin rostlin podobná. Rozdíly se projevují až při porovnání na úrovni celého rostlinného těla. V chladnějších klimatických podmínkách disponují rostliny větším celkovým množstvím nestrukturálních sacharidů (total non-structural carbohydrates). Z pohoří, kde dochází k sezónním změnám klimatu je zřejmé, že klimatické změny ovlivňují i koncentraci těchto látek v rostlinných orgánech. **Sacharidové rezervy** jsou přítomny v dostatečném množství během celého roku, přesto je jejich minimální koncentrace dosahována v období krátce po roztání sněhu. K doplnění zásob dochází v krátké době (3–4 týdny), během fáze maximálního růstu (obr. 4.11). Největších koncentrací celkových nestrukturálních sacharidů v listech bývá dosaženo v období vrcholu vegetační sezóny a na konci sezóny, kdy se hromadí v podzemní biomase. Dostatečné zásoby uhlíkatých sloučenin jsou mimo jiné využívány pro regulaci osmotických poměrů, tvorbu rezerv uhlíkatých látek, jejich transport a rychlou tvorbu asimilačních orgánů na počátku vegetační sezóny. Obecně je za řídicí faktor ovlivňující množství rozpustných nestrukturálních sacharidů v rostlinách považována teplota. Přitom nízká teplota zvyšuje jejich koncentraci.



Obr. 4.11 Roční cyklus sacharidů druhu *Polygonum bistortoides* z oblasti Medicine Bow Mountains (Wyoming) ve výšce 3300 m n.m. (podle Körner 2003).

Koncentrace nestrukturálních sacharidů je druhově specifická a mezi druhy panují značné rozdíly. Z uvedených informací jednoznačně vyplývá, že dostupnost uhlíku není pro růst a dosaženou velikost alpských druhů rostlin limitujícím faktorem. Na existujících rozdílech ve velikosti rostlin (tab. 4.1) se proto podílí jiné faktory.

Tab. 4.1 Srovnání průměrných biometrických parametrů alpských a nížinných druhů bylin z oblasti Centrálních Alp (podle Körner et al. 1989).

biometrický parametr	600 m n.m.	<i>N</i>	300 m n.m.	<i>N</i>
maximální výška rostliny [cm]	29	17	4	33
listová plocha jedince [cm ²]	143	16	16	23
plocha jednoho listu [cm ²]	10,3	22	0,9	33
délka řapíku [cm]	7,5	16	1,1	24

ROZMNOŽOVÁNÍ

Horské oblasti nad výškovou hranicí lesa hostí řadu druhů, které musí odolávat nepřízní abiotických podmínek, ale zároveň udržují nebo mění hranice areálu svého výskytu a mění i genetickou diverzitu populací. Kromě udržování pozice na svém dosavadním stanovišti, vkládají, podobně jako jiné druhy rostlin, značnou část energie do vegetativní a/nebo generativní reprodukce (box XV).

V alpské oblasti tropických pohoří nemají alpské druhy jednoznačně vymezené období rozmnožování, období kvetení. Výjimku tvoří pohoří s pravidelnými obdobími dešťů, které délku reprodukční periody výrazně zužují. Ve vyšších zeměpisných šířkách

je bez ohledu na srážková období **perioda kvetení** velmi krátká. Přesto je možné i v takovém typu klimatu rozdělit rostliny podle doby kvetení do tří skupin:

1. časně kvetoucí druhy – kvetou bezprostředně po roztátí sněhu; zpravidla druhy čel. Asteraceae, Campanulaceae, Ranunculaceae, Primulaceae.
2. druhy kvetoucí na vrcholu sezóny – na vrcholu vegetativního růstu.
3. pozdně kvetoucí druhy – po vrcholu vegetační sezóny (často mají jen prodlouženou dobu kvetení); např. některé druhy rodu *Gentiana*, *Gentianella*.

Box XV. Velikost květních orgánů

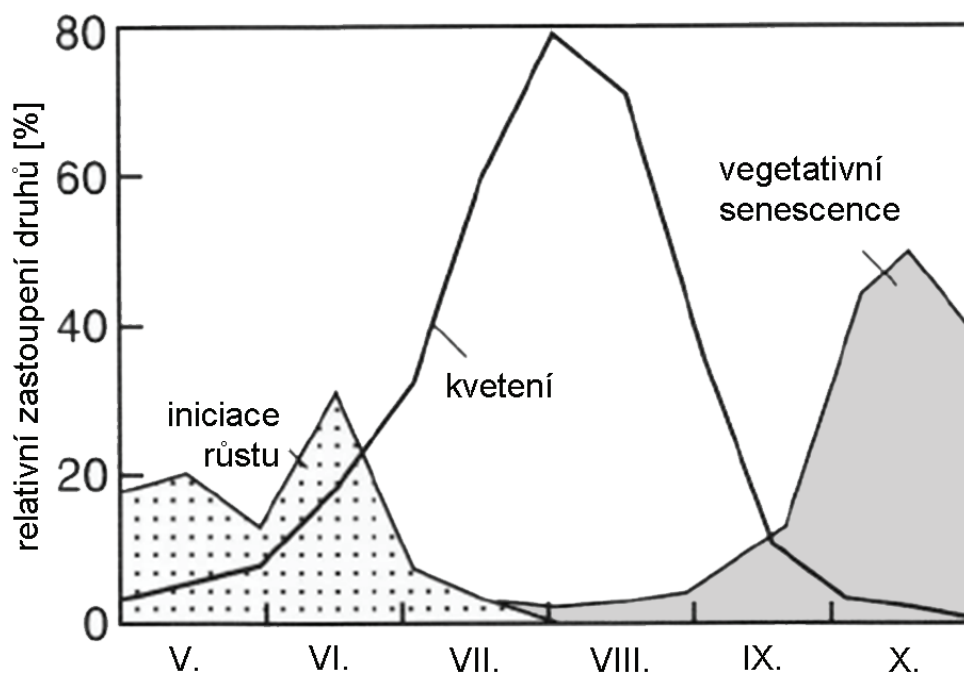
Alpínské druhy rostlin se od nížinných příbuzných druhů liší svou velikostí avšak velikost květních orgánů zůstává podobná. Silně redukována je pouze květní stopka, tedy orgán, jenž je z pohledu biomasy velmi nákladný. Na základě přesazovacích experimentů bylo dokázáno, že se jedná o dědičnou vlastnost, která není vyvolána vlivem prostředí. Relativně velké květy, zpravidla ve větším počtu, obvykle způsobují silné zastínění vlastních fotosyntetických orgánů po několik týdnů. Náklady na kvetení tak jsou ve svém důsledku mnohem vyšší než samotné náklady spojené s tvorbou a metabolismem květních orgánů. Některé rostliny (např. *Silene acaulis*, *Androsace alpina*, *Phlox* sp.) ztrácejí v důsledku kvetení až 10 % potenciálních zisků uhlíku z fotosyntézy.

Všechny časně kvetoucí druhy a většina z těch, které kvetou na vrcholu vegetační sezóny, zakládá květní orgány v různém stupni vývoje v předchozí vegetační sezóně, některé dokonce s předstihem dvou sezón⁶. V případě časně kvetoucích druhů jsou květní orgány zpravidla již plně vyvinuté, připravené k rozvinutí květu. Řada druhů kvetoucích na vrcholu vegetační sezóny a po něm, především druhy s více květními lodyhami a drobnými květy (některé druhy čel. Caryophyllaceae), vytváří květní orgány v sezóně, ve které zároveň kvetou.

Podobně jako vegetativní vývoj, je i načasování kvetení řízeno **faktory prostředí**, především teplotou a fotoperiodou. Pro indukci kvetení alpínských druhů je nezbytné zimní období s nízkou teplotou, vernalizace, často v interakci s delší fotoperiodou. Časně kvetoucí rostliny jsou z hlediska kvetení oportunní a kvetou ihned, jakmile přestanou být omezovány sněhovou pokrývkou (např. *Ranunculus nivalis*, *R. glacialis*, *Saxifraga oppositifolia* a řada druhů rodů *Carex*, *Luzula*, *Soldanella*). Zvýšení teploty svázané s časnějším odtáním sněhové pokrývky u takových druhů zároveň posouvá počátek jejich ontogenetického vývoje. Proces kvetení u pozdně kvetoucích druhů a druhů monokarpických (*Poa alpina*, *Phleum alpinum*, *Polygonum viviparum*) je řízen délkou světelné periody. Krátká vegetační perioda horského prostředí neumožňuje proces kvetení příliš prodlužovat. V oblasti temperátního klimatu a vyšších zeměpisných šířek je tak pouze málo alpínských druhů, které kvetou později než 2 měsíce od začátku ostání sněhové pokrývky.

Alpínská rostlinná společenstva jsou složena ze řady druhů náležících k různým čeledím a s druhově specifickou periodou kvetení (obr. 4.12). Krátké vegetační období je však příčinou překrývání **period kvetení** jednotlivých druhů a vytvoření výrazného maxima v abundanci kvetení. Mezi jednotlivými druhy je možné zaznamenat odlišnosti v konkrétních fenofázích i charakteru generativní fáze, které vyplývají z jejich životní historie (life history). Přesto, v temperátní oblasti severní polokoule kvete na konci července více než 70 % druhů alpínských rostlin.

⁶ U rdesna živorodého (*Polygonum viviparum*) v oblasti Niwot Ridge (3750 m n.m., Rocky Mts.) bylo pomocí skenovacího elektronového mikroskopu dokázáno zakládání květních orgánů s předstihem tří sezón.

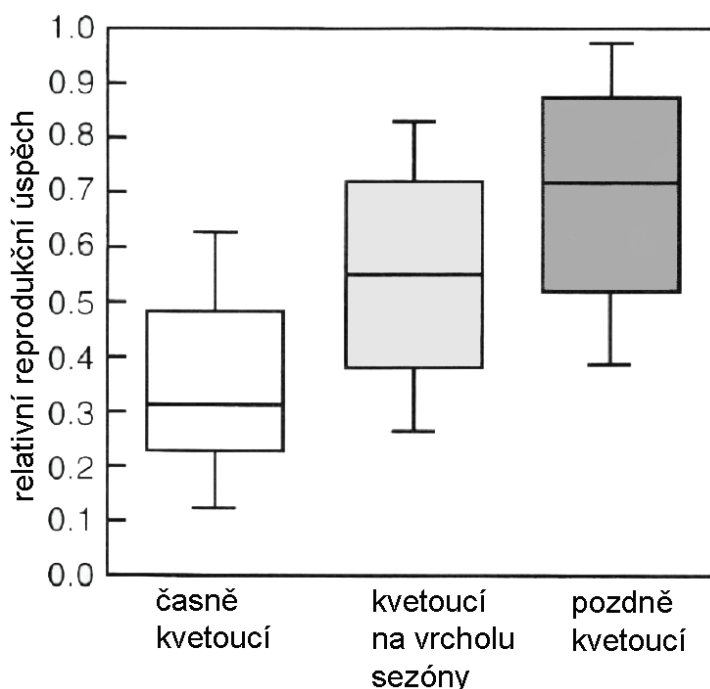


Obr. 4.12 Fenologie kvetení alpské vegetace v oblasti centrální části Himálají ve výšce 2600 m n.m. (podle Körner 2003).

Časně kvetoucí druhy dosahují při porovnání s ostatními skupinami druhů jen nízkých hodnot relativního reprodukčního úspěchu⁷ (obr. 4.13), ale úspěšnost této strategie tkví v získání dostatečného času k dozrání semen. Pokud jsou takové druhy úspěšně opyleny, mají vzhledem k ostatním skupinám druhů poměrně vysokou pravděpodobnost vytvořit vyzrálá semena. Situace je opačná u skupiny pozdně kvetoucích druhů, které mají vyšší **relativní reprodukční úspěch**, ale nižší pravděpodobnost dozrání semen vzhledem k časnému nástupu zimy. Rozdíly mezi skupinami druhů kvetoucích v různém období sezóny se projevují i v rozmnožovacím systému. U časně kvetoucích druhů vzniká většina zárodků cizosprášením (>80 %), naopak u pozdně kvetoucích druhů je mnohem pravděpodobnější samosprášení (>60 %). U pozdně kvetoucích druhů je navíc častější apomixe a viviparie. Rozdíly lze zaznamenat i ve stupni **ploidie**. Přibližně 1/3 časně kvetoucích druhů má vyšší stupeň ploidie, zpravidla se jedná o tetra- nebo hexaploidy. V případě pozdně kvetoucích rostlin je polyploidních více než 45 %, přičemž stupeň ploidie je mnohem vyšší (n = 8, n = 12).

Obě uvedené hraniční skupiny rostlin jsou vystaveny z hlediska generativního rozmnožování rizikům. Časně kvetoucí druhy se mohou v období setkat s nízkými teplotami, které mohou významně snížit pravděpodobnost opylení (pollen-loss risk). Pozdně kvetoucí druhy nemusí mít na konci vegetační sezóny dostatečný čas k vytvoření plně vyzrálých semen (seed-loss risk). Na obě fenologicky odlišné skupiny je přitom nutné nahlížet jako na dva hraniční konce plynulého kontinua, tzn. mezi oběma krajními strategiemi existuje řada druhů kvetoucích v různou dobu během celého vegetačního období.

⁷ Relativní reprodukční úspěch (relative reproductive success, RRS) $RRS = \text{počet plodů} / \text{počet květů} \times \text{počet semen} / \text{počet vajíček}$.



Obr. 4.13 Relativní reprodukční úspěch ve třech skupinách arкто-alpínských druhů, které se liší svou fenologií kvetení (podle Molau 1993).

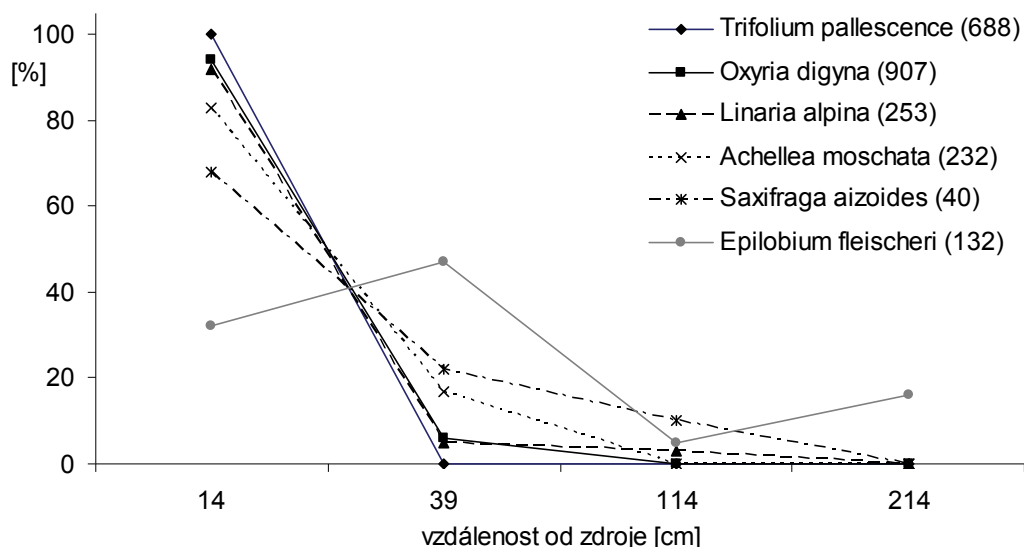
Podobně jako v nížinách mohou být alpínské druhy rostlin opylovány jak **hmyzem**, tak větrem. Z hlediska abundance a biomasy rostlinných druhů (Poaceae, Cyperaceae) převládá **sprašení větrem**. Pokud by byl význam způsobu opylování určován podle početnosti druhů, pak je mnohem významnější přenos pylu hmyzem. Opylování hmyzem je také významné proto, že řada druhů, které jsou navštěvovány hmyzem se šíří převážně generativně, naopak u druhů opylovaných větrem, tj. především druhů graminoidních, převládá šíření vegetativní.

Spoléhání na hmyz jako opylovače se nezdá být v horských podmínkách jako vhodná volba, protože i živočichové budou významně ovlivňováni nepříznivými klimatickými podmínkami horského prostředí. Překvapivě nebyl jednoznačně potvrzen předpoklad, že s nadmořskou výškou klesá abundance i aktivita opylovačů. S nadmořskou výškou se pouze mění jejich spektrum, klesá podíl motýlů a brouků, naopak vzrůstá význam čmeláků a much. Čmeláci jsou schopni létat při nižších teplotách, vyšších rychlostech větru a mají nižší vazbu na konkrétní druhy rostlin.

Využívání hmyzích opylovačů s sebou přináší **omezení**, které souvisí s obdobím jejich kvetení. V době kvetení časných druhů je abundance opylovačů velmi nízká. Nízká reprodukční úspěšnost časně kvetoucích druhů proto nemusí být pouze důsledkem nepříznivých abiotických podmínek, ale také nedostatkem opylovačů. Abundance a druhová početnost hmyzích opylovačů je vyšší během vegetační sezóny. Na vrcholu vegetačního období kvete větší množství alpínských druhů rostlin, a tím dochází ke kompetici o opylovače mezi rostlinnými jedinci i druhy. Tato, pro rostliny nepříznivá, okolnost je kompenzována delší dobou jejich kvetení při porovnání s nížinnými druhy.

KLÍČENÍ A ŠÍŘENÍ SEMEN

Většina alpínských druhů vyžaduje ke svému klíčení projít obdobím klidu (dormancí) během zimy. Právě proto žádný z těchto druhů obvykle neklíčí před zimním obdobím a ke klíčení dochází po odeznění zimy nebo po odtání sněhu. Jednotlivé druhy se dále liší svými kvalitativními a kvantitativními znaky klíčení.



Obr. 4.14 Šíření semen (% zachycených semen) v předpolí ledovce ve Švýcarských Alpách. Semena byla zachycována na Petriho miskách umístěných ve čtyřech kruzích různého poloměru. Druhy jsou uvedeny ve vzestupném pořadí podle velikosti unášecích mechanismů semen (tj. lemů, křídel, chmýru). Čísla v závorkách u názvu druhů udávají hmotnost semen [μg], v případě druhu *E. fleischeri* je hmotnost uvedena včetně chmýru (podle Stöcklin et Bäumler 1996).

Přibližně 1/3 alpských druhů, které klíčí za příznivých podmínek velmi rychle (např. *Dryas octopetala*, *Festuca ovina*, *Gnaphalium norvegicum*, *Poa alpina*, *Silene acaulis*), vykazuje s časovým odstupem několika týdnů druhou vlnu klíčení. V mnoha případech dochází k dalším vlnám klíčení s odstupem celého roku (např. některé druhy rodu *Carex*). Tímto způsobem je omezováno riziko vyklíčení ve „špatné“ sezóně, tj. například v roce, kdy se objeví pozdní mrazy či jiné nepříznivé okolnosti pro přežití semenáčků. Existuje řada dalších velmi druhově variabilních způsobů klíčení, která dokládá rozsáhlou **funkční variabilitu** alpských společenstev rostlin. Provázanost interakcí mezi genotypovými znaky, podmínkami prostředí, dormancí nebo časem odtávání sněhu neumožňuje jednoznačně popsat vlastnosti „typických alpských“ druhů. Nelze dokonce ani nalézt zásadní rozdíly v procesu klíčení v porovnání se druhy nižších poloh. Hlavní úlohu v procesu klíčení hraje teplotní režim, ale proces klíčení alpských rostlin se ani v tomto ohledu výrazně neliší od nížinných druhů adaptovaných na chlad.

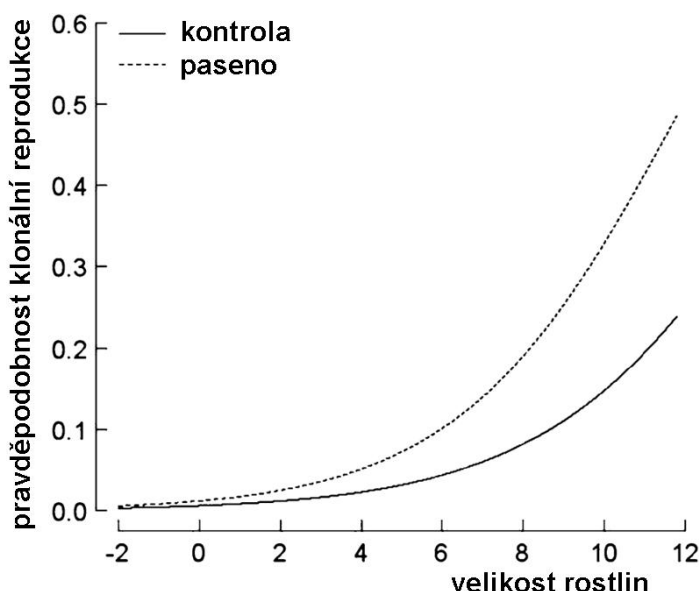
Pro změny v rozsahu a ve složení rostlinných společenstev je důležitý i způsob **šíření semen** jednotlivých druhů. Většina z nich má jen velmi omezené schopnosti šířit své diaspory na větší vzdálenosti (obr. 4.14) a tato schopnost je druhově specifická. Zastoupení druhů (abundance) v semenném dešti (seed rain) odráží efektivitu disperzních mechanismů. Nejlépe přenášena jsou semena s chmýrem, která mají druhy rodů suchopýr (*Epilobium*) či jestřábník (*Hieracium*), nebo semena okřídlená, jenž jsou typická pro rody šťovíčček (*Oxyria*) či šťovík (*Rumex*). Řada druhů nemá specifické mechanismy pro přenos větrem, ale vytváří malá lehká semena, např. lomikameny (*Saxifraga*). Jednotlivé druhy se navíc liší i svou produkcí semen. Druhové zastoupení v semenném dešti proto zdaleka neodpovídá abundanci druhů ve společenstvu. U některých druhů sněhových polí (např. *Ranunculus adoneus*) dochází pouze k omezenému šíření semen. Je to důsledek vazby na omezené podmínky prostředí, v tomto případě sněhové pole, a striktní vazby na (mykorhizního) mykobionta, jehož výskyt je prostorově rovněž omezený. Obecnou schopnost dálkového šíření diaspor alpských druhů lze chápat jako přizpůsobení na podmínky prostředí a vyplývá z životní historie (life history) konkrétního druhu.

Tab. 4.2 Příklad velikostí půdních semenných bank v různých typech alpínské vegetace (podle Körner 2003).

Typ vegetace	Počet semen všech druhů	Počet semen pouze v bance	Banka semen [n.m ⁻²]
Dolomitové trávníky, Alpy (2400 m n.m.)	35	11	1400
Kyselé trávníky na silikátech, Alpy (2450 m n.m.)	44	15	1900
Otevřené trávníky, Alpy (2600 m n.m.)	57	33	1350
Společenstvo s <i>Carex firma</i> , Alpy (2300 m n.m.)	56	22	1500
Kostřavové trávníky, Kavkaz (2700 m n.m.)	55	24	1190
Vysokobylinná společenstva, Kavkaz (2700 m n.m.)	38	16	3850
Sněhová pole, Kavkaz (2700 m n.m.)	22	19	2800
Trávníky s kuklíkem, Beartooth Mts. (Montana, 3200 m n.m.)	54	44	3800

Produkce semen jednotlivých druhů, semenný déšť, predace semen, typ dormance a další faktory jsou určující pro zastoupení semen jednotlivých druhů v půdní bance semen (seed bank; tab. 4.2). **Půdní semenná banka** do určité míry odráží kompozici semenného deště a její analýza zpravidla rovněž potvrzuje již zmíněnou krátkou vzdálenost šíření semen. Přesto se druhová kompozice v půdní semenné bance ve většině případů liší od kompozice aktuální vegetace. V semenné bance se objevují diaspory alpínských druhů z jiných společenstev a překvapivě málo se zde objevují semena druhů nepůvodních, což platí pro většinu alpínských biotopů. Přibližně 70–95 % semen se přitom nachází ve svrchních 2 cm půdy, zbylé pak do 6 (max 10) cm. Většina z nich (68–96 %) klíčí v prvním roce po dozrání. Přesto si dormantní semena ponechávají schopnost setrvávat v půdní semenné bance po více let. Tato schopnost vzrůstá s rostoucí nadmořskou výškou.

Proces **klíčení** a vznik mladých rostlin je rozhodující proces, při kterém dochází k významným početním ztrátám ve všech nadmořských výškách. Především rychlé vysychání svrchních vrstev půdy, vysoké teploty na obnažených půdách a jehličkový led jsou jevy, které zásadním způsobem ovlivňují množství jedinců přežívajících stádium klíční rostliny. Ztráty ve fázi klíčících rostlin nejsou konstantní během celé růstové sezóny, nejvyšší jsou na jejím počátku. Pro rostliny je totiž zásadní vytvořit dostatečnou podzemní biomasu a kořenový systém. V tomto ohledu je mnohem důležitější vliv abiotického stresu, který mohou ovlivňovat i okolní rostliny nebo jejich porosty. Pod vlivem sousedních rostlin může být vzcházení semenáčků usnadňováno (nurse effect, facilitace) jak bylo doloženo například u poduškových růstových forem. Naopak na úživnějších stanovištích dochází k potlačování tohoto procesu vlivem kompetice.



Obr. 4.15 Pravděpodobnost vytváření klonálního potomstva u kakostu lesního (*Geranium sylvaticum*) jako funkce velikosti jedinců pro kontrolní (n=2423) a pasené (n=144) rostliny v jižním Norsku ve výšce 1050–1300 m n.m. (podle Evju et al. 2011).

Pro překonání nebezpečí spojených s klíčením a uchycením mladých rostlin slouží **vegetativní reprodukce**. Z pohledu biomasy se v porovnání s generativní reprodukcí jedná o převažující způsob rozmnožování, avšak z hlediska počtu druhů tomu tak není a zdaleka se nejedná dominantní způsob reprodukce. Klonální šíření se často objevuje u druhů, které jsou z fytogeografického hlediska boreálními či montánními prvky. Mezi výhradně alpskými druhy, které navíc osídlují nehostinná místa, jako jsou například sněhová pole (*Sibbaldia*, *Veronica*, *Gnaphalium*), není tento způsob šíření významný. Vegetativní šíření je proto pravděpodobně rozšířenější více v arktických než alpských oblastech. I v alpských společenstvech však existuje z tohoto obecného pravidla řada výjimek. Například vegetace alpských sutí či trávníků se z 80–90 % šíří klonálně. Klonální způsob šíření tak bude záviset na nadmořské výšce, typu biotopu a vegetace. Spojení několika rostlin (ramet) navzájem může být výhodné v mozaikovitém prostředí nebo prostředí s častým narušováním (např. v důsledku herbivorie; obr. 4.15). V takových případech si mohou jednotlivé propojené části klonu vzájemně pomáhat. Klonální růst proto nelze chápat jako alternativu ke generativnímu rozmnožování, ale spíše jako jeho doplněk (box XVI). Klonální šíření probíhá souběžně s šířením generativním a zabezpečuje setrvalou existenci druhu ve společenstvu.

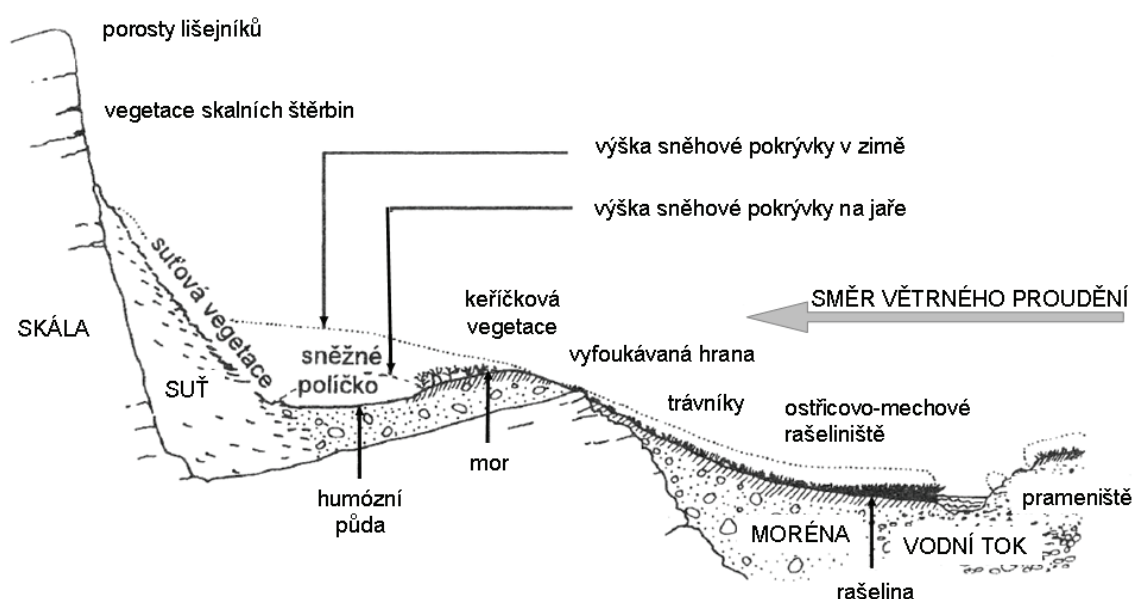
Box XVI. Způsoby šíření ostřice tuhé

Ostřice tuhá (*Carex bigelowii*) má širokou ekologickou valenci, což může být důsledkem složité taxonomie a časté hybridizace s jinými úzce příbuznými druhy. Nejčastěji se objevuje v nízkých otevřených porostech s dominancí plazivých, poléhavých cévnatých rostlin a kryptofytů. Jedná se o cirkumpolární arkticko-montánní druh. Vyskytuje se napříč Evropou, kde má rozšíření zřetelnou vazbu na severní oblasti kontinentu. Jedinci obvykle kvetou po 3–5 letech, přičemž květní pupeny se zakládají rok před kvetením. Z hlediska generativního rozmnožování se jedná o anemogamní a anemochorní druh. Produkce semen je mezi stanovišti velmi proměnlivá a v závislosti na podmínkách prostředí je kombinována s vegetativním šířením. Navíc toto vegetativní šíření v závislosti na podmínkách prostředí kombinuje strategii „falangy“ a „gerily“. Výběžky typu „gerila“ jsou v tomto případě charakteristické zvýšenou vegetativní reprodukcí zatímco výběžky typu „falanga“ produkují více květů.

5. VYBRANNÁ ROSTLINNÁ SPOLEČENSTVA

NĚKTERÉ PŘÍSTUPY KE TŘÍDĚNÍ ALPÍNSKÉ VEGETACE

Mráz, led, sníh, voda, vítr a další abiotické faktory v různých kombinacích utvářejí v horských polohách rozmanitou mozaiku plošně omezených biotopů. Počet těchto biotopů narůstá s geologickými podmínkami a reliéfem, stejně tak s lidskou činností a pastvou. Kdokoli vystoupá nad hranici stromů, je udiven bohatstvím rostlinných druhů i rostlinných společenstev. Přesto, zřetelně ohraničené a jednoznačně odlišitelné vegetační typy jsou v alpském stupni spíše výjimkou. Vzájemně splývající společenstva s plynulými přechody jsou běžnější než společenstva jednoznačně plošně vyhraněná.



Obr. 5.1 Charakteristické rostlinné formace alpínského stupně a jejich biotopy. Každý biotop navíc hostí jiný typ rostlinného společenstva v závislosti na složení půdy (podle Ellenberg 1988).

Počet a zastoupení rostlinných společenstev v konkrétních pohořích se může v závislosti na historickém vývoji a uskupení základních biotopů značně lišit. Pro názornější obecnou představu bude vhodné rozčlenění rostlinných fyziotypů na základě osidlování základních typů biotopů (obr. 5.1). Ve skutečnosti je přehled biotopů zobrazených na obrázku níže tvořen

dvěma paralelními sériemi s alternativními rostlinnými společenstvy. U jednotlivých skupin rostlinných formací je totiž navíc nutné uvažovat dva hlavní typy substrátů: (1) bohaté na vápník nebo jiné karbonáty a (2) vápníkem chudé, tj. více či méně kyselé. V případě skalní vegetace, travníků a bažin jsou společenstva vápenců snadno odlišitelná od společenstev kyselých substrátů s výjimkou společenstev vysokých bylin a zakrslých keřů, kde se typ minerálního podkladu zcela přesně neodráží ve floristickém složení.

Box XVII. Rozdíly mezi druhy kyselých a zásaditých podkladů

Snaha vysvětlit příčiny zřejmých rozdílů mezi travinnými společenstvy na substrátech bohatých na vápenec a na substrátech kyselých sahá až do první poloviny 18. století. Jeden z pokusů zahrnoval přesazení rostlin z jednoho typu půdy na druhý: např. pěchava vápnomilá (*Sesleria caerulea*), typická pro subalpínské a alpské travníky na vápenci, byla zasazena do velmi kyselé půdy s pokryvem smilky tuhé (*Nardus stricta*), zatímco tento druh byl přesazen do půdy bohaté na vápenec. Kompetici bylo zabráněno odstraněním přilehlých rostlin. Oba druhy rostly dobře i na substrátu pro ně cizím (z počátku samozřejmě trpěly v důsledku přesazení). V dalších letech rostla pěchava prakticky stejně jak na kyselém, tak na bazickém substrátu, zatímco smilka rostla méně intenzivně a jedinci jevíli příznaky chlorózy v důsledku nedostatku železa. Tento fenomén je znám z nižších poloh, při pěstování acidotolerantních druhů na vápencových půdách. Snadno lze demonstrovat, že jde o neschopnost rostliny získávat dostatek železa z půdy. Po dodání železa totiž chloróza vymizí a růst se zlepší. Z experimentu je zřejmé, že v místech, kde je půda bohatá na vápenec, je vitalita rostlin kyselých substrátů zeslabena natolik, že v průběhu času vymírají i bez konkurence.

Kromě chemického složení a pH, hraje důležitou roli i vodní kapacita půdních substrátů na obou zmiňovaných kontrastních minerálních podkladech (box XVII). Na vápencových a dolomitových pohořích je sušší mezo- a mikro-klima v porovnání s pohořími silikátovými. Jedná se o důsledek horninových vlastností vápenců a dolomitů, které mají více vertikálních puklin, skrze které voda odtéká. Také více inklinují k povrchům pokrytým jemnozemi a k suterénům svahů. Proto jsou nejčastějšími vegetačními typy vápencových a dolomitových hor společenstva sutí či mělkých půd, zatímco společenstva vyžadující více vody jsou méně častá. Přestože jsou bazické substráty v porovnání s ostatními druhově bohaté, jsou rozsáhlejší porosty lišejníků na povrchu skal nebo početné populace cévnatých rostlin kořenující ve spárách méně časté. Skalní povrch tvořený vápenci či dolomity je totiž poměrně rychle erodován a pomalu rostoucí rostliny nemají dostatek času k vytváření rozsáhlejších porostů.

VYSOKOBYLINNÁ SPOLEČENSTVA

Vysokobylinná společenstva jsou nejproduktivnějším a druhově nejbohatším typem horských společenstev. Živiny získávají ze srážkové vody, která je (oproti vodě pocházející z tání sněhu) bohatá především na dusík a fosfor. Vyskytují se nejčastěji v rýhách a ve stržích, tedy v místech, kde se kumuluje srážková voda. Pravidelně obsazují i dolní části lavinových drah a jejich složení je nejpestřejší v případech, kdy laviny padají v závětrných prostorech karů a lavinové dráhy jsou situovány na osluněných svazích. Pravidelně frekventované lavinové dráhy v pohořích s velkým množstvím sněhu prorážejí až hluboko do horního montánního stupně a umožňují kontakt podhorských a vysokohorských světlomilných druhů.

Jejich optimum se nachází v subalpínském stupni (výše nevystupují), najdeme je však i v subartickém pásmu. Půdy vysokobylinných niv jsou hluboké rankery, mikrobiálně silně oživené, s rychlým rozkladem detritu a obratem živin

Box XVIII. Lavinové dráhy jako refugium

Někteří vědci se přiklání k teorii, že lavinové dráhy jsou biotopy, kde se uchovaly světlomilné druhy během klimatického optima v holocénu, kdy téměř celá krajina zarostla zapojeným lesem. Odtud se pak měly rozšířit při otvírání krajiny člověkem a podílet se na druhovém „nasycení“ svěbytných společenstev kosených luk a pastvin (tzv. sekundární bezlesí).

Pro potřeby optimální charakterizace lze subalpínská vysokobylinná společenstva rozdělit následujícím způsobem:

- subalpínské vysokobylinné nivy (*někdy též květnaté nivy*)
- subalpínské kapradinové nivy
- subalpínské vysokostébelné trávníky

Subalpínské vysokobylinné nivy se vyskytují v místech s vlhkým a velmi úrodným edatopem a vysokou sněhovou pokrývkou, která slouží jako účinná ochrana proti mechanickým disturbancím a zároveň jako tepelná izolace. Navíc umožňuje nepřetržitou aktivitu půdních mikroorganismů, dokonalý rozklad nadzemní biomasy a tvorbu hlubokých humózních, výživných půd. Vysokobylinné nivy tedy najdeme v chráněných místech nad horní hranicí lesa, mělkých a vlhkých terénních sníženinách na svazích, v okolí pramenišť či potoků a především na dnech a svazích karů a karoidů. Podél potoků a na porostních světlinách může toto společenstvo sestupovat i do lesních stupňů, vždy ale v druhově ochuzenější formě (chybí typické formace listnatých keřů a některé diagnostické druhy např. havéz česnáčková).

Box XIX. Subalpínská vysokobylinná společenstva v Evropě

V Karpatech a hercynských pohořích se ve žlebech a lavinových drahách nachází vlhkomilné nivy s velkým podílem trav a kaprad'orostů (řád *Calamagrostietalia villosae*). Oproti tomu v místech, kde nedochází k výrazným disturbancím lavinami, se nachází vysokobylinné nivy a nivy s převahou keřů, vrb, olše zelené, javorů (řád *Adenostyletalia*). Zvláštním typem jsou porosty vysokých bylin a šť'ovíků na antropogenně ovlivněných plochách, často v přehnojených či pastevních areálech, v ohradách pro dobytek apod. (řád *Rumicetalia alpini*). Tyto porosty s *Rumex alpina* mají překvapivě téměř shodnou strukturu ve všech evropských pohořích.

Společenstva vysokobylinných niv tvoří obvykle vícepatrové porosty, neboť do nich pravidelně pronikají i dřeviny z níže položených společenstev, zejména javor klen (*Acer pseudoplatanus*), jeřáby (*Sorbus sp.*), vrba slezská (*Salix silesiaca*), bříza karpatská (*Betula carpatica*). Mezi diagnostické druhy patří např. havéz česnáčková (*Adenostyles alliariae*), mléčivec alpský (*Cicerbita alpina*), oměje (*Aconitum sp.*), kozlík bezolistý (*Valeriana sambucifolia*) a úpolín (*Trollius altissimus*).

Subalpínské vysokobylinné nivy jsou lokálně ohroženy rozrůstáním výsadeb borovice kleče a spásáním zvěří, což je problematické především v Hrubém Jeseníku. Zde navíc dochází k obtížně vysvětlitelným dynamickým změnám v některých společenstvech (např. *Trollio-Geraniatum*, *Laserpitio-Dactylidetum*) včetně expanze chrastice rákosovité (*Baldingera arundinacea*). Oproti tomu v Krkonoších se jedná o velmi stabilní společenstva, na kterých není vidět žádné abiotické ani biotické poškození. Naopak se tato společenstva

vlivem přísunu atmosférického dusíku šíří na úkor okolních květnatých společenstev (např. druh mléčivec alpský či starček hajní) – dochází však k ochuzování druhového spektra těchto niv.

Subalpínské kapradinové nivy obsazují závětrné prostory A-O systémů např. kary, a to z důvodu příznivého tepelného režimu i ochranného vlivu sněhu v zimě. Vysoká kumulace sněhu (200-300 cm) podmiňuje specifický teplotní režim půdy, uplatňuje se tu i efekt teplých vzdušných proudů uvolňovaných ze suťového podloží (tzv. ventaroly), takže proces odbourávání sněhové pokrývky je velmi rychlý. Výstupné prameny způsobují stálé zvlhčení a eolická sedimentace (usazování větrem přinášených částic) pozvolné přihnojování substrátu. Pro společenstvo je typický hustý zápoj kapradinových listů a velké množství listového opadu. Půdy jsou silně humózní, bohaté na živiny (nalézá se zde zvláštní humusová vrstva, tzv. pechmoder).

Na výhřevných konvexních tvarech sudetských karů nalezneme porosty s dominantní kapradí samcem (*Dryopteris filix-mas*) a lýkovicem (*Daphne mezereum*) - asociace: *Daphno mezeri-Dryopteridetum*, většinou pouze na V až JV orientovaných svazích. Zatímco na severních nebo západních svazích se nachází chladnomilnější a druhově chudší společenstvo s dominantní papratkou horskou (*Athyrium distentifolium*)- asociace: *Adenostyli-Athyrietum alpestre*. To se v optimální podobě nejčastěji vyskytuje na konkávních vlhkých a suťových svazích a dnech sudetských karů a karoidů, odkud proniká podél potoků do přiléhajících údolí, ovšem taktéž již v druhově chudší podobě. Sníh zde oproti výhřevným svahům leží obvykle až do června, kdy se postupně obnažuje slehlá stařina. Velmi příbuzné porosty s dominující papratkou *Athyrium distentifolium (alpestre)* jsou známy ze závětrných prostorů i jiných středohor (Zechgrun v Krušných horách, kary Schwarzwald, Vogéz aj.).

V Krkonoších nejsou tato společenstva ohrožena. V Hrubém Jeseníku došlo v posledních 20 letech na více místech v oblasti alpské hranice lesa k zániku porostů as. *Adenostyli-Athyrietum*. Do některých porostů as. *Daphno-Dryopteridetum* ve Velké kotlině expanduje chřastice *Baldingera*. K výraznému úbytku došlo též na Králickém Sněžníku.

Subalpínské vysokostébelné trávníky osidlují chráněná místa nad horní hranicí lesa, závětrné svahy různých sklonů nejčastěji s jižní až jihovýchodní orientací. Půdní a klimatické charakteristiky stanovišť jednotlivých typů vysokostébelných trávníků se liší.

Trávníky se třtinou rákosovitou (*Calamagrostis arundinacea*) - svaz *Calamagrostion arundinaceae* – jsou floristicky nejbohatší společenstvo v sudetských pohořích. Vyskytují se především na závětrných svazích se sklonem 25-30° a převládající jihovýchodní až jižní orientací, kde se vytváří velké sněhové přesypy a laviny, které sjíždějí dolů, zabráňujíce růstu stromů (expanzi dřevin do společenstva) i pod klimatickou hranicí stromů (jednotlivé keře nebo keřovité formy stromů zde obvykle přežívají). Je zde možné nalézt elementy flóry různého původu a z různých ekologických formací, především vysokobylinných společenstev, subalpínských a horských lesů, okrajů lesů a stepních dřevin, společenstev vřesovišť (zakrslých keřů), stejně tak jako vlhkých trávníků a hnojených luk. Dochází tu tedy ke společnému výskytu jak alpínských (arkto-alpínských) druhů, které zde mívají své výškové minimum výskytu, tak termofilních nížinných druhů (zde výškové maximum výskytu). Jsou ekologicky blízké vysokostébelným nivám s havezí - svaz *Adenostylion*, avšak je zde několik základních rozdílů: vyskytují se na konvexních tvarech (např. konvexní nejteplejší části kuželů lavinových drah, nebo při úpatí plně osluněných skalních stěn), jsou vždy sušší a poněkud teplejší, sníh na jaře brzy taje a nezkracuje tak zbytečně vegetační sezonu, vyskytují se zde četné subtermofilní až termofilní rostliny. Jsou to společenstva velmi stará a reliktní, formovala se po dlouhá tisíciletí postglaciálu. Díky činnosti lavin a sněhu je nepohltil les ani v klimatickém optimu poledové doby.

Naopak vysokostébelné trávníky se třtinou chloupkatou (*Calamagrostis vilosa*) - svaz *Calamagrostion vilosae* jsou druhově chudší. Mají blíže ke keříkovým

společenstvům s dominantní borůvkou (*Vaccinium myrtillus*). Výrazná je zde absence vlhkomilných druhů ze společenstev vysokobylinných niv (svaz *Adenostylion*). Diagnostickými druhy jsou třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*), hvozdík pyšný alpský (*Dianthus superbus* subsp. *Alpestris*), bezkolenec (*Molinia coerulea*), pryskyřník platanolistý (*Ranunculus platanifolius*), a silenka nadmutá (*Silene vulgaris*). Také se nachází na závětrných turbulentních svazích kde silná akumulace sněhu a jeho mechanické působení brání rozrůstání dřevin (nejsou omezeny pouze na kary a karoidy). Často je najdeme v místech odtrhu sněhových lavin, kde dochází i k silnému narušování půdního povrchu a zrychlené ecesi i sukcesní řadě. Půdním typem jsou středně vlhké rankery na žule, svorech a fylitech. Půda je často pokryta vyšší vrstvou polosetlelé stařiny a svrchu je obohacována eolickými sedimenty

Pro existenci subalpínských vysokostébelných trávníků je nezbytná disturbance lavinami, je tedy nutné zachovat fungování přirozených procesů v horských karech-zejména umožnit sedimentaci sněhu a následný pád lavin. Poměrně velkou hrozbou pro zachování biodiverzity horských luk je i upuštění od tradičního hospodaření na horách (zv.budní hospodářství, travení). Toto společenstvo je též ohroženo spásáním a eutrofizací vlivem přemnožené vysoké zvěře a dlouhodobým vlivem imisní zátěže. Vlivem acidifikace a zvýšeného přísunu dusíku se pozvolna mění životní strategie třtiny chloupkaté, více odnožuje a expanduje na úkor jiných druhů rostlin. Naopak, třtina rákosovitá v Sudetech prozatím neexpanduje tak rychle do okolí jako třtina chloupkatá, nicméně v nižších polohách a v Karpatech se stává velmi invazivním druhem.

KEŘÍČKOVÁ SPOLEČENSTVA

Keříčkovými společenstvy v alpínském a subalpínském stupni rozumíme zejména druhově chudé nízké porosty **vřesovcovitých** (brusnice borůvka – *Vaccinium myrtillus*, brusnice vlochyně – *Vaccinium uliginosum*, brusnice brusinka – *V. vitis-idaea*, vřes obecný – *Calluna vulgaris*, šicha oboupohlavná – *Empetrum hermaphroditum*, skalenka poléhavá – *Loiseleuria procumbens*). Dále je doplňují plazivé drobné vrby (*Salix* sp.), z růžokvětých např. dryádka osmiplátečná (*Dryas octopetala*) a dále jalovec nízký (*Juniperus nana*) a pěnišníky (*Rhododendron* sp.). V severských pohořích pak i druhy z rodu *Cassiope*.

Box XX. Prostorové rozložení keříčkových společenstev nad alpínskou hranicí lesa

Na vyfoukávaných hřebenech a hranách roste společenstvo **skalenky poléhavé s lišejníky** (*Loiseleurio-Cetrarietum*) odolné vůči vymrzání. Na chráněných místech, kde není vegetace natolik vystavena působení větru a mrazu se vyskytují **společenstva s pěnišníky** (*Rhododendro-Vaccinietum*) s dominantní borůvkou (*Vaccinium gaultherioides*), která je se zvyšující se sněhovou pokrývkou postupně nahrazována přes *V. myrtillus* k pěnišníku (*Rhododendron ferrugineum*). **Společenstvo s jalovcem a medvědicí** (*Junipero-Arctostaphyletum*) se naopak vyskytuje na suchých osluněných svazích.

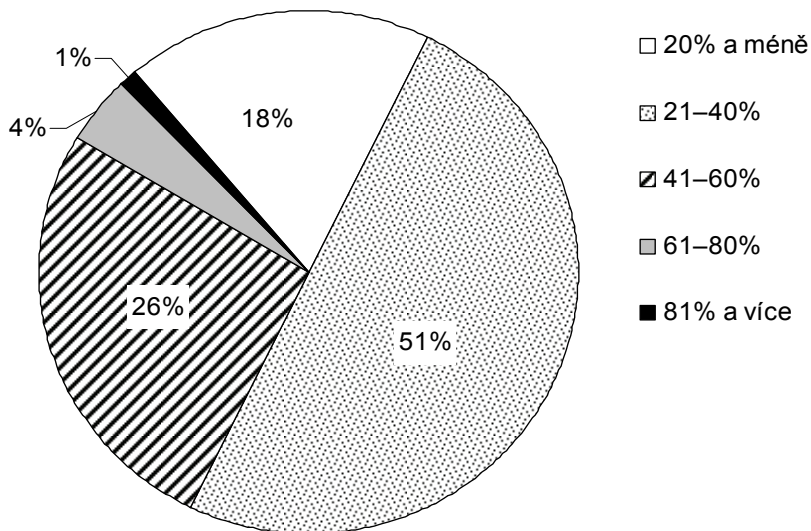
Keříčková vegetace osídluje chráněné i vyfoukávané polohy nad horní hranicí lesa, především vrcholové svahy a plošiny či obvody vrcholů. V České republice nalezneme keříčková společenstva v nejvyšších partiích pohoří Vysokých Sudet (Krkonose, Hrubý Jeseník, Králický Sněžník). Právě ve zdejších extrémních ekologických stanovištních podmínkách dokážou nízké a pomalu rostoucí keříky úspěšně konkurovat jiným formám rostlin, jejichž listy jsou normálně schopny je v letním období zastínit. Naopak tam, kde podmínky umožňují výskyt silnějších a vyšších keřů (např. jalovec nízký, borovice kleč či pěnišníky), jsou tyto dřeviny nad bylinami ve výhodě a dokážou bránit jejich růstu.

Prostorové rozložení keříčkových společenstev závisí především na exponovanosti stanoviště vůči větru a na výšce sněhu v zimě (box XX).

Důležitým limitujícím faktorem keříčkových společenstev je působení mrazu v zimním období. K mrazu odolným stálezeleným zakrslým keřům patří pouze jalovec (*Juniperus communis* subsp. *alpina*; box XXI) a medvědice (*Arctostaphylos uva-ursi*). Ostatní, především vřesovcovité, jsou bez ochranné zimní sněhové pokrývky mrazem zničeny. Dokonce i skalenka (*Loiseleuria*), která je odolná vůči větru a zimě, a dokáže přežívat zcela bez sněhové pokrývky a s ní se často vyskytující brusnice se vyhýbají extrémním kontinentálním podmínkám, kde teplota dosahuje $-40\text{ }^{\circ}\text{C}$ a dávají přednost oceaničtějším oblastem.

Box XXI. Jalovec nad horní hranicí lesa v Hrubém Jeseníku

Jalovec obecný nízký (*Juniperus communis* subsp. *alpina* (Smith) Čelakovský) je amfiboreálním, arktickoalpínským taxonem, který vikarizuje jalovec obecný nad horní hranicí lesa a v Arktidě. Z hlediska postglaciálního vývoje vegetace střední Evropy patří k raným kolonizátorům a současné populace jalovce jsou proto pouhými fragmenty areálu někdejšího rozšíření. V současnosti se na území ČR přirozeně vyskytuje pouze v oreofytiku Vysokých Sudet a za oblast nejhojnějšího výskytu jalovce nízkého ve Východních Sudetech je označován Hrubý Jeseník. Zdejší počet jalovců k roku 2005 činí do 300 jedinců, kteří jsou nerovnoměrně rozděleni mezi 13 recentních lokalit. Proti historicky zaznamenaným 20 lokalitám se tak jedná o výrazný úbytek. Lokality se výrazně liší nejen početností, ale také zdravotním stavem. Současný stav je způsoben několika příčinami. Nad horní hranicí lesa v Hrubém Jeseníku v současnosti nejenže nejsou vhodné biotopy, které by měly odpovídající disturbanční režim pro generativní šíření tohoto druhu, ale u jedinců samotných chybí jakékoliv doklady o generativním rozmnožování. Na současné přestárlé populace negativně působí i herbivoři a kompetice introdukované borovice kleče. Pro zachování jalovce obecného nízkého v Hrubém Jeseníku je nutné v nejbližší době zpracovat účinný koncept jeho ochrany a managementu jeho populací.



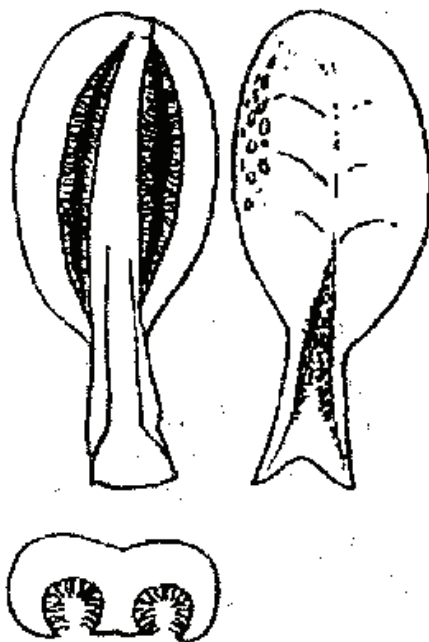
Poměr zastoupení zdravotního stavu jedinců jalovce v Hrubém Jeseníku stanovený na základě prosychání koruny (podle Zeidler et al. 2009).

Společenstva zakrslých keřů stojí na vrcholu pomyslného žebříčku v obsahu kalorií a tuků. Subalpínské a alpínské rostliny jako celek shromažďují více rezerv vyšší

kalorické hodnoty než srovnatelné rostliny z nižších poloh v temperátní zóně nebo dokonce v tropech. Jsou tedy lépe připraveny k překonání nepříznivých podmínek, především dlouhé zimy. Produkce biomasy je však v nejvyšších polohách alpského stupně z logických důvodů nízká (investování do rezerv). Přírůstek zakrslých keřů vřesovišť nebývá vyšší než 10 g/m^2 za rok (vyjádřeno v hmotnosti nadzemní sušiny). Oproti tomu keříčková společenstva v méně exponovaných subalpínských nebo subarktických oblastech mohou na tamních, živinami bohatších půdách produkovat i více než 1000 g/m^2 ročně.

Adaptace rostlinných druhů keříčkových společenstev alpského stupně na nepříznivé ekologické podmínky lze popsat na příkladu společenstva **vyfoukávaných vřesovišť se zakrslými azalkami/pěníšníky (*Loiseleurietum*)** (Pozn.: azalka neboli skalenka poléhavá se na našem území nevyskytuje, nejbližší se nachází na Slovensku – 2 lokality ve Vysokých Tatrách a 1 v Nízkých Tatrách. Na našem území roste ekologicky podobný druh šicha oboupohlavná (*Empetrum hermaphroditum*), takže následující charakteristiku společenstev se skalenkou, lze považovat i za popis ekologie společenstev s *Empetrum hermaphroditum*).

Tato vřesoviště jsou občas činností větru velmi vysušována, a to jak v létě, tak v zimě. Pro přežití nejsušších (nejteplejších) období roku jsou proto důležité časté mlhy. Stočené listy s chlupy druhu *Loiseleuria* jsou schopny vlhkost z ovzduší rychle absorbovat slabě kutinizovanými kanálky na spodní straně listů (obr. 5.2).



Obr. 5.2. Adaptace listů skalenky (*Loiseleuria* sp.) na nepříznivé životní podmínky (podle Kubíková 1999).

Azalky (skalenka) mají rovněž díky značnému množství adventivních kořenů vytvořených na stonku schopnost přijímat vodu z čerstvě napadaného sněhu. Přestože jsou schopny lépe omezovat transpiraci než ostatní zakrslé keře, na tání sněhu a ledu v jejich okolí v průběhu zimy jsou přímo závislé. Stanoviště vystavená slunci jsou často během zimy zahřívána a živé nadzemní orgány ztrácejí relativně velké množství energie respirací. *Loiseleuria* však ukládá velké množství tuků a má velkou kalorickou hodnotu, vyšší než

5820 cal.g⁻¹ sušiny. Fyziologická úloha akumulace tuků u alpínských vřesovcovitých však doposud není zcela jasná.

V „azalkových vřesovištích“ hrají významnou roli lišejníky, které často dokonce dominují (podobně jako u vyfoukávaných společenstev svazu *Juncion trifidi*). Dále zde nalezneme např. rostliny rostoucí na surovém humusu, které snášejí částečné zastínění, jako je brusnice vlochyně (*Vaccinium uliginosum*), brusnice brusinka (*V. vitis-idaea*), brusnice borůvka (*V. myrtillus*), šicha oboupohlavná (*Empetrum hermaphroditum*), vranec jedlový (*Huperzia selago*). Přestože jsou omezovány v růstu větrem, pokrývají relativně velkou plochu azalkových vřesovišť. V místech, kde je vytvořena mozaika malých kopečků (thufurů) obsazují lišejníky a *Loiseleuria* vyvýšeniny, zatímco sníženiny pěnišníky (*Rhododendron*) a vřes (*Calluna*), které vyžadují větší ochranu před větrem. Společenstva zakrslých azalek vyfoukávaných vřesovišť vytvářejí malé plošky, protože vyžadují odstínění větru, např. kamenem, které umožňuje růst zakrslých rostlin a větších zakrslých keřů.

V našich podmínkách jsou velmi významná acidofilní společenstva keříčků s dominantní borůvkou (*Vaccinium myrtillus*) – svaz *Vaccinion* (subalpínská brusnicová vegetace), která obsazují značnou část subalpínského (alpínského) stupně, zejména na suťových substrátech. Nad hranicí lesa se tato společenstva vyskytují primárně, ne druhotně po vykácení lesa, jak se dříve tvrdilo.

SMILKOVÉ TRÁVNÍKY

Primární oligotrofní společenstva trávníků se smilkou tuhou mají v evropském prostoru odlišnou florogenezi, která se liší v rámci jednotlivých pohoří, přesto jsou si mnohem podobnější než ostatní travinná společenstva nad horní hranicí lesa. Na kyselých trávnících supramontánního až alpínského stupně je smilka tuhá (*Nardus stricta*) natolik dominantním druhem, že je často možné tuto oblast označit jako „smilkový pás“. Dominantu doplňují další rostlinné druhy v závislosti na nadmořské výšce a přítomnosti jiných kontaktních alpínských společenstev, které svou druhovou kompozicí mohou do značné míry ovlivňovat i druhové složení smilkových trávníků. Samotná smilka je nejčastějším druhem vnějších Alp i řady dalších evropských pohoří s vyššími srážkami a intenzivní pastvou. Tento fyziognomicky výrazný druh má široké spektrum biologických vlastností, které mu umožňují růst na různých biotopech, a v některých případech se stává expanzivním prvkem. Šíření smilkových porostů je obzvláště patrné v oblastech, kde se trvalo trávalo a byla provozována pastva (box XXII). Smilka je méně chutná pro velké býložravce než většina ostatních travin a je označována za plevel horských pastvin. Tento druh trávy se tak stává dominantou spásaných, na minerální látky chudých trávníků, a to nejen v alpínském stupni. Obecně tvoří smilka společenstva s podobným fyziognomickým charakterem, druhově chudá, barevně jednotvárná a floristicky obtížně zařaditelná. Vyhýbá se pouze půdám bohatým na vápenec, protože toto prostředí je pro ni nutričně nevyrovnané a s nedostatkem železa (box XVII). Smilková společenstva tak patří ke společenstvům s nízkou produkcí, která osidlují živinami chudé kyselé půdy. K jejich změnám proto dochází v souvislosti s posuny v živinovém režimu a typem managementu (sečení s odstraňováním biomasy).

Box XXII. Vliv hospodaření na alpské travní porosty v Krkonoších

Senoseč, pastva a hospodářské využívání alpských travníků na Krkonošských hřebenech patřily ještě na konci 19. století ke zcela běžným činnostem. Byla to velmi namáhavá práce, a pokud si hospodář mohl vybrat, dával přednost jen určitým typům porostu. O které typy travníků šlo, se pokusil zjistit praktický experiment, který proběhnul v r. 2003 v prostoru Labské a Harrachovy boudy. Hodnocena byla produktivita práce (tj. jak rychle lze porost poséct kosou), výnos (biomasa) a kvalita píce (nutriční hodnoty pro dobytek). Z experimentu vyšly ve všech sledovaných parametrech nejhůře porosty smilkových travníků, naopak mnohem lépe dopadly porosty bezkolence a třtiny. Pokud si tedy hospodář mohl vybírat, dával přednost píci třtinové nebo bezkolencové. Tuto volbu ještě pravděpodobně měli lidé v 16. a 17. století. Využití všech travních porostů včetně smilky v 18. a 19. století svědčí o maximálním možném zemědělském využití alpských travníků v Krkonoších. Území bylo navíc pod významným vlivem pastvy. Dlouhodobé kosení bez navracení (s biomasou) odebraných živin vedlo ke změnám rozšíření původních smilkových porostů na hřebenech Krkonoš. Pod vlivem člověka tak došlo ke změně rozsahu smilkových travníků (sv. *Nardo-Caricion rigidae*), které představují izolovaný relikv travnaté tundry místně pokrývající nejvyšší polohy Krkonoš a Hrubého Jeseníku.

SPOLEČENSTVA NÁVĚTRNÝCH POLOH

Společenstva silně vyfoukávaných (tzv. deflačních) svahů a vrcholů alpského stupně (ve zrychlující vrcholové části anemo-orografických systémů, neboli A-O systémů). Jedná se o nízké porosty (cca do 20 cm) tzv. alpských travníků se sítinou trojklanou (*Juncus trifidus*) a kostřavou nízkou (*Festuca supina*) které mají dle tvaru reliéfu a síly větru charakter nezapojených trsů přerušovaných plochami holé půdy a suti s mechorosty a lišejníky či obnaženým skalním podložím (silně exponované vrcholové partie) až kompaktních porostů (méně exponované svahy a plošiny s déle ležící sněhovou pokrývkou).

Box XXIII. Společenstva návětrných poloh v Evropě

Typickým příkladem rostlinných společenstev, která najdeme také v nejvyšších partiích hor České republiky, jsou **společenstva se sítinou trojklanou** – *Juncus trifidus* (svaz ***Juncion trifidi***). Těžištěm jejich rozšíření je pohoří Vysokých Tater, přičemž nejzápadnější výběžek rozšíření společenstva (fytoecologicky svazu) se ve střední Evropě nachází v Hrubém Jeseníku a v Krkonoších, kde má izolovaný výskyt (Obří hřeben, Sněžné jámy – Krkonoše, Velká kotlina, Sněžná kotlina – Jeseníky). V ostatních částech Vysokých Sudet, kde *Juncus trifidus* chybí, je vikarizován ekologicky velmi podobným druhem-kostřavou nízkou (*Festuca supina*). V dalších oblastech Evropy je svaz *Juncion trifidi* vikarizován obdobnými společenstvy, kde rovněž dominuje *Juncus trifidus*. V oblasti severoevropských pohoří se např. uplatňuje svaz ***Juncion trifidi scandinavicum*** (Nordhagen 1936), který se oproti předchozímu vyznačuje větším zastoupením severských druhů. V Alpách na ekologicky blízkých stanovištích nalezneme svaz ***Caricion curvulae*** (Braun-Blanquet 1925) s ostřicí zakřivenou – *Carex curvula*, mochnou – *Potentilla frigida*, aj.

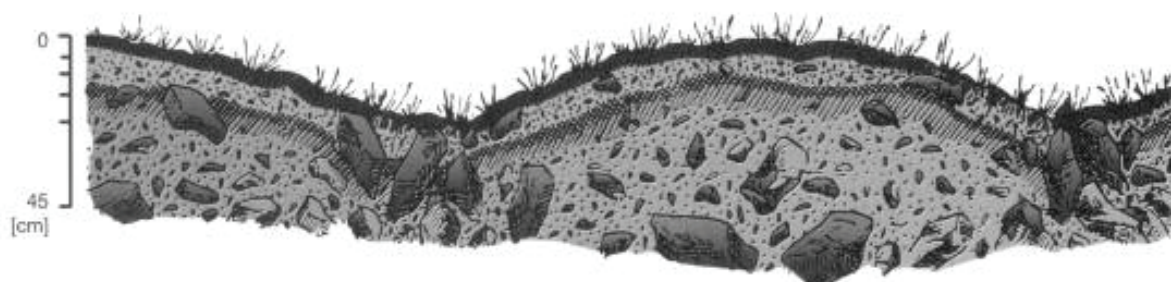
Charakter a vývoj společenstev návětrných poloh je určován několika limitujícími faktory. V první řadě je zdejší vegetace vystavena silné disturbanci ze strany abiotických faktorů, zejména větru. Vlivem stabilně silného vzdušného proudění dochází na deflačních

vrcholových plošinách, hřebenech a vrcholech alpínského stupně k nedostatečnému ukládání sněhové pokrývky (často se zde v zimním období nachází pouze slabá ledová krusta). Vlivem nedostatečné izolační vrstvy sněhu dochází ve zdejších podmínkách k intenzivnímu promrzání svrchních vrstev půdního profilu. V jarním období pak sníh brzo a během krátkého časového horizontu odtává (box XXIV), což v případě nedostatku dešťových srážek v tomto období často vede k vláhovému deficitu.

Box XXIV. Regelace

Regelace je specifický pohyb půd v období, kdy dochází k rychlému střídání teplot pod a nad nulou během noci a dne (např. v časném jaru, nebo pozdním podzimu). Dochází tak ke střídavému rozmrzání a zamrzání svrchní vrstvy půdy a tvorbě tzv. jehličkového/jehlový půdního ledu. Důsledkem po staletí se opakujících regelačních pohybů je mimo jiné vznik mrazem tříděných půdních forem (např. polygonální nebo brázděné půdy), jejichž centrum rozšíření je právě ve společenstvech návětrných poloh. Pohyby půd mají rovněž vliv na druhové uspořádání těchto společenstev, která se vyznačuje charakteristickou mozaikou, odrážející tvar polygonálních nebo brázděných půd.

Činnost větru dále významně ovlivňuje vlastnosti půd. Vlivem soustavné větrné eroze půdy dochází k jejímu narušování a transportu půdních částic z návětrných (deflačních) částí reliéfu do závětrných poloh (princip procesu deflace). Zdejší půdy jsou proto mělké a živinami chudé s vysokým podílem skeletu. Intenzivní jevy spojené s odnosem a transportem půdních částic zároveň vedou k přímému poškozování nadzemních i podzemních částí rostlin (obrus, podemílání trsů trav, odtrhávání stélek lišejníků, poškozování kořenů apod.). Významným limitujícím faktorem je v podmínkách alpínského bezlesí rovněž teplota vzduchu a zprostředkovaně také teplota povrchu půdy. Zatímco v zimním období vykazuje půdní povrch dlouhodobě záporné hodnoty, v létě může jeho teplota na osluněných svazích v důsledku absence stínění nekompaktním vegetačním pokryvem dosahovat až 50 °C.



Obr. 5.3. Vývoj polygonálních (strukturních) půd probíhá vlivem činnosti mrazu a gravitace/soliflukce v nejvyšších polohách hor nepřetržitě po tisíceletí. Větší úlomky hornin jsou seskupovány zpravidla na okrajích (ve sníženinách) půdních polygonů (podle Sekyra 1960).

Ve společenstvech alpínských trávníků převažují zejména xerofytní adaptace, umožňující jednotlivým rostlinám optimální hospodaření s vodou (např. úzké podvinuté listy, vosková kutikula, systém průduchů atd.). Ze skupiny bylin převažují vřesovcovité (*Ericaceae*), které řadíme mezi typické zástupce xerofytních druhů.

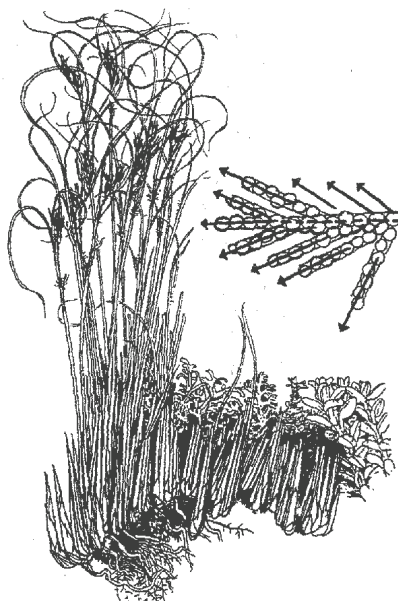
V důsledku stálé disturbance dříve zmíněnými abiotickými faktory (rušivá činnost větru, vodní eroze, jehličkový/jehlový půdní led, soliflukce) probíhá ve společenstvech návětrných poloh specifický životní cyklus, vyznačující se sukcesními změnami, v podobě soustavného střídání bylinného a mechového patra. Tento životní cyklus si lze představit následujícím způsobem:

- trsy trav jsou v důsledku erozních pochodů podemlety a následně odtrženy
- holá místa obsazují pionýrské lišejníky (zejm. dutohlávky – rod *Cladonia*) a mechorosty
- nástup trav a bylin spolu s puklérkou islandskou (*Cetraria islandica*)
- rozrůstající se *Cetraria*
- *Cetraria* nemá oporu (špatné ukotvení v půdě), je stržena a volnou nikou opět obsazují pionýrské lišejníky rodů *Cladonia* a *Cetraria* a mechy

Ohrožení společenstev souvisí s intenzivním rozvojem turistického ruchu v průběhu letního i zimního období, a to zejména v důsledku sešlapu a eroze půdy. V tomto směru dochází k největším narušením, obzvláště v regelačním období na turisticky atraktivních horských lokalitách (např. Sněžka, Petrovy kameny, Vozka, hrana Sněžných jam, aj.). Z těchto důvodů je z hlediska managementových opatření důležité dbát na zodpovědnou realizaci (vhodné trasování) turistických stezek a jejich důslednou údržbu. Při případných fyto technických asanacích poškozených ploch je nutné používat výhradně osivo ze stejné lokality (*díky svérázné syngenezi syntaxonu – teorie ostrovní biogeografie, lze předpokládat genetické rozdíly v populacích jednotlivých alpských vrcholů*).

Jako další rizikový faktor lze vnímat toxicitu horizontálních (i vertikálních) srážek ve vysokých polohách (negativní vliv na vývoj konkrétních rostlin, např. narušené mykorhizní vazby, plodnost, atd.) a zvýšený přísun dusíku ze srážek (např. podle měření Správy KRNAP to obnáší více než 30 kg/ha/rok). Zvýšený obsah dusíku v prostředí vede ke zvýhodnění nitrofilních plevelů (např. pcháč rolní – *Cirsium arvense*, kopřiva dvoudomá – *Urtica dioica*, pampeliška – *Taraxacum sp.div.*) ale i některých expanzivních autochtonních druhů (např. starček hajní – *Senecio nemorensis*, rdesno větší – *Bistorta major*, kýchavice Lobelova – *Veratrum lobelianum*, pcháč různolistý – *Cirsium heterophyllum*) na úkor stávajících druhů. V případě nutnosti je nezbytná fyzická likvidace invazivních plevelů.

V neposlední řadě jsou společenstva návětrných poloh ohrožena realizací necitlivých zalesňovacích prací nad alpskou hranicí lesa. V takových případech může docházet k nežádoucí kompetici výsadeb s přirozenými organismy či kryogenním reliéfem, apod. (v našich pohořích viz problematika kleče). Z hlediska managementu těchto společenstev je pak nezbytná sanace nevhodně provedených výsadeb.



Obr. 5.4. Sítina trojklanná (*Juncus trifidus*) – typický zástupce vyfoukávaných míst využívá v extrémních podmínkách alpského stupně životní strategii klonálního růstu (podle Kubíková 1999).

SPOLEČENSTVA SNĚHOVÝCH VÝLEŽISEK

Na rozdíl od společenstev vázaných na vyfoukávaná stanoviště s minimální či žádnou vrstvou sněhu, je většina ostatních rostlinných společenstev vázaná na biotopy chráněné během zimy sněhovou pokrývkou. Mocnost sněhové pokrývky dosahuje nejvyšších hodnot v místech terénních depresí a závětrných prostor, kde sníh zůstává delší dobu. Navíc jsou tato místa sycena vodou z roztátého sněhu a mají charakteristický druhově chudý pokryv (obr. 4.7). Často jsou označovány jako sněhová pole či sněhová výležiska (snow-patches, Schneetälchen).

Typická mechovo-sněhová výležiska jsou nalézána v horním alpínském stupni vysokých silikátových masívů. Ve skandinávských pohořích jsou často široké terénní deprese pokryté tmavě zeleným kobercem mechů. Iniciálním společenstvím **s krátkým vegetačním obdobím** často dominuje veleška srpovitá (*Kiaeria falcata*) nebo ploník (*Polytrichum sexangulare*), z lišejníků pak druh *Solorina crocea* s nápadně oranžovou spodní stranou stélky. Většina mechů sněhových výležisek je také součástí sněhových polí, kde rostou cévnaté rostliny. Obecně však chybí na vápenci, protože tyto jsou dobře odvodňovány a vysušovány bezprostředně po odtání sněhu.

Půda sněhových polí obsahuje méně humusu, než se na první pohled zdá. Množství materiálu produkovaného mechy je malé, a to i přesto, že se na sněhové pokrývce zachytává poměrně velké množství organického prachu. Ten však působí jako hnojivo, protože je navzdory krátké vegetační sezóně rozložen hmyzem a bakteriemi, a tak je jeho většina mineralizována. To je důvodem proč společenstvům sněhových polí navzdory omezené přízemní organické vrstvě nechybí živiny. V podmínkách, kdy je půda nasycena vodou po dlouhou dobu, se vytváří vlhký půdní typ, který mívá kyselou reakci.

Průměrná každoroční doba setrvání sněhové pokrývky na konkrétním místě zároveň ovlivňuje jeho vegetační složení. Na sněhových výležiscích, kde období bez sněhu trvá kolem **8 týdnů nebo více**, se mohou šířit relativně rychle rostoucí cévnaté rostliny, především vrba bylinná (*Salix herbacea*) a vrba polární, (*S. polaris*). Podobně jako většina specialistů na sněhová pole se šíří především vegetativně, podzemními kmínky, v hraniční oblasti mechových společenstev. Kvést a plodit je schopna v podmínkách, kdy období bez sněhu trvá více než 3 měsíce. Její ochmýřená semena jsou šířena konvekčními větrnými proudy, ale podobně jako ostatní vrby je schopna vyklíčit pouze v případě, že semena dopadnou na vlhký a dobře provzdušněný substrát krátce po svém dozrání. Důležitým předpokladem pro uchycení vrby bylinné na sněhových polích je proto voda odtékající z tajícího sněhu.

Všechny druhy sněhových polí (např. *Gnaphalium supinum*, *Soldanella pusilla*, *Sibbaldia procumbens*) jsou malé, s tenkými listy citlivými na vyschnutí. Dávají přednost více či méně kyselým půdám, ačkoliv některé nemají zvláštní nároky na pH půdy. Jejich listy, stonky nebo dokonce květy často prorážejí sněhovou pokrývkou ještě před jejím celkovým roztátím (např. výrazné fialové květy rodu *Soldanella*).

Dominantním mechem společenstev s vrbou bylinnou je obvykle ploník šestihranný (*Polytrichum sexangulare*) nebo jalovcový (*Polytrichum juniperinum*). Uvedené druhy jsou dobře přizpůsobeny podmínkám sněhových polí a jsou navíc schopny snést bez poškození i vyschnutí. Jejich přítomnost ve společenstvu indikuje, že půdní povrch může občas ke konci sezóny vysychat. K prosychání dochází jen velmi omezeně a byliny i vrby trpí nedostatkem vody jen velmi zřídka, protože koření ve více méně jílovitém podloží nasyceném vodou z roztátého sněhu.

Společenstva sněhových polí na silikátech jsou obvykle druhově chudá avšak bohatší na charakteristické druhy než společenstva **na vápencích**. V údolích a na svazích vápencových Alp jsou však také jámy a terénní deprese, kde sníh setrvává déle. Vrba bylinná a další acidotolerantní druhy dokážou postupně obsazovat i tento typ sněhových polí

na bazickém substrátu, protože voda z tajícího sněhu splavuje do terénních prohlubní jemnozem a naopak z nich vyplavuje vápenec.

SUBALPÍNSKÁ A ALPÍNSKÁ SPOLEČENSTVA SLATINIŠŤ A MOKŘADŮ

Přestože bývá půda sněhových polí často zaplavena vodou, neukládá se na jejím povrchu téměř žádná organická vrstva. V alpínské oblasti může dojít k vytváření rašeliny pouze na takových místech, která jsou bez sněhu natolik dlouhou dobu, aby se na nich vytvořilo dostatečné množství rostlinného materiálu. Podmínkou je rovněž povrch půdy nasycený nebo zaplavený vodou po celou vegetační sezónu. Taková místa se stagnující vodou lze místy nalézt v terénních depresích, které jsou bez odtoku, a jejichž půda sestává z jemného nepropustného materiálu, jako je např. v okolí jezírek na ledovcových morénách. Maximální nadmořská výška morén v centrálních Alpách je okolo 2700 m, kde chybí stromové porosty, proto zde mají mokřadní společenstva geomorfologické i biologické podmínky pro svou dlouhodobou existenci. Avšak fyzikální vlastnosti a svažítost terénu způsobují, že jsou tato společenstva v pohořích zastoupena mnohem méně než v arktické a subarktické tundře. V oblasti horských masívů existuje jen omezené množství míst se stagnující vodou.

V současných klimatických podmínkách se rašelina v alpínském stupni tvoří velice pomalu. Mnoho mocných rašelinných vrstev bylo vytvořeno během postglaciální teplé periody, proto jsou považovány za subfossilní. Toto platí především u formací připomínajících vznikající rašeliniště, která se v současné době nad horní hranicí lesa nevytvářejí nebo proces jejich vzniku probíhá v mikroměřítcích na dlouhých časových škálách.

Svrchní vrstva jemnozeme na starších morénách je vyluhovaná od bází, a to jak v silikátových tak na báze bohatých pohořích. Prakticky všechny **stojaté vody** v alpínských a subalpínských oblastech jsou kyselé nebo alespoň s deficitem minerálů. Místa jsou obsazována druhy jako zevar úzkolistý (*Sparganium angustifolium*), hvězdoš jarní (*Callitriche palustris*), bahnička chudokvětá (*Elleocharis quinqueflora*), b. jehlovitá (*E. acicularis*), lakušník (*Batrachium* sp.) aj.

Většina malých **kyselých** jezer se stojatou vodou nad hranicí stromů v Alpách je lemována porosty suchopýru výběžkatého (*Eriophorum scheuchzeri*). Husté porosty suchopýru, které začínají růst brzy po roztátí ledu, průkazně přispívají k akumulaci rašeliny. Na některých místech se tvorby rašeliny účastní mechy (např. *Drepanocladus exannulatus*). Kromě jmenovaného suchopýru existuje ještě řada cévnatých rostlin, které jsou také nalézány na slatiništích v nižších nadmořských výškách. Jsou to nejčastěji ostřice obecná (*Carex nigra*), o. zobánkatá (*C. rostrata*), sítina niťovitá (*Juncus filiformis*) a suchopýr úzkolistý (*Eriophorum angustifolium*). Většina druhů takových ostřicových trávníků má plazivé oddenky, a proto (pokud nepůsobí disturbance) mají snahu se šířit a spíše než husté trsy vytvářet otevřené porosty.

Rostliny **vápenatých** mokřadů jsou v alpínském stupni schopny existence pouze tam, kde dochází ke stabilnímu zásobení na báze bohaté vody, nebo kde je půda často zanášena vápenitými usazeninami přinášenými vodou. V místech, kde jsou prameny, se obvykle vytvářejí formace pěnovecových prameništ.

SPOLEČENSTVA PRAMENIŠŤ

Prameniště nad horní hranicí lesa jsou plošně omezená (zpravidla několik m²) a vázaná na vývěry podzemní vody. Řídicím faktorem je přítomnost proudící vody a její vlastnosti, od kterých se odvíjí vegetační struktura. Důležitou úlohu hraje složení podloží, které má vliv

na koncentraci minerálních látek ve vodě. I v tomto případě platí základní rozdělení podle podloží. Bazický typ podloží (vápence, dolomity) bohatý na zásadotvorné látky zvyšuje pH i tvrdost vody. Vody pocházející z kyselých typů podloží (silikáty) dosahují hodnot pH 4–6. Proudící voda vydatnějších pramenišť má během celého roku téměř konstantní teplotu a bezprostřední okolí vývěru vody nebývá pokryto sněhem. Prameniště se tak svými mikroklimatickými podmínkami blíží oceanickým podmínkám, což se společně s ostatními vlastnostmi promítá i do druhového složení rostlinných společenstev.

Ve vegetaci významně dominují mechorosty citlivější vůči vyschnutí, jejichž porosty doplňují řasy a některé cévnaté druhy rostlin. Mezi typické mechy patří rody *Bryum*, *Cratoneuron* nebo *Philonotis*, které jsou doplněny nezapojenými porosty travin, jako jsou ostřice (*Carex nigra*, *C. canescens*), metlice trsnatá (*Deschampsia cespitosa*) nebo bezkolenec modrý (*Molinia caerulea*). Z bylin se zde vyskytují některé horské druhy, jako jsou oměj šalamounek (*Aconitum plicatum*), pažitka pobřežní (*Allium schoenoprasum*) a vrbovky (*Epilobium* sp.). V místech, kde je voda minerálně bohatá, s bazickými ionty (vápence, dolomity) mohou vznikat inkrustace (pěnovce) a druhové spektrum rostlin se odlišuje přítomností alkalofytů jako je lomikámen vždyzelený (*Saxifraga aizoides*), tučnice (*Pinguicula* sp.) nebo huseník douškolistý (*Arabis soyeri*).

SPOLEČENSTVA SUŤOVÝCH SVAHŮ

Společenstva na skalách a sutích jsou tvořena převážně rostlinami náročnými na světlo, které velmi rychle zanikají v konkurenci hustých porostů, nebo dokonce nemohou klíčit na jiných substrátech. Jedince rostoucí ve společenstvech kamenitých povrchů lze označit za uprchlíky před konkurencí.

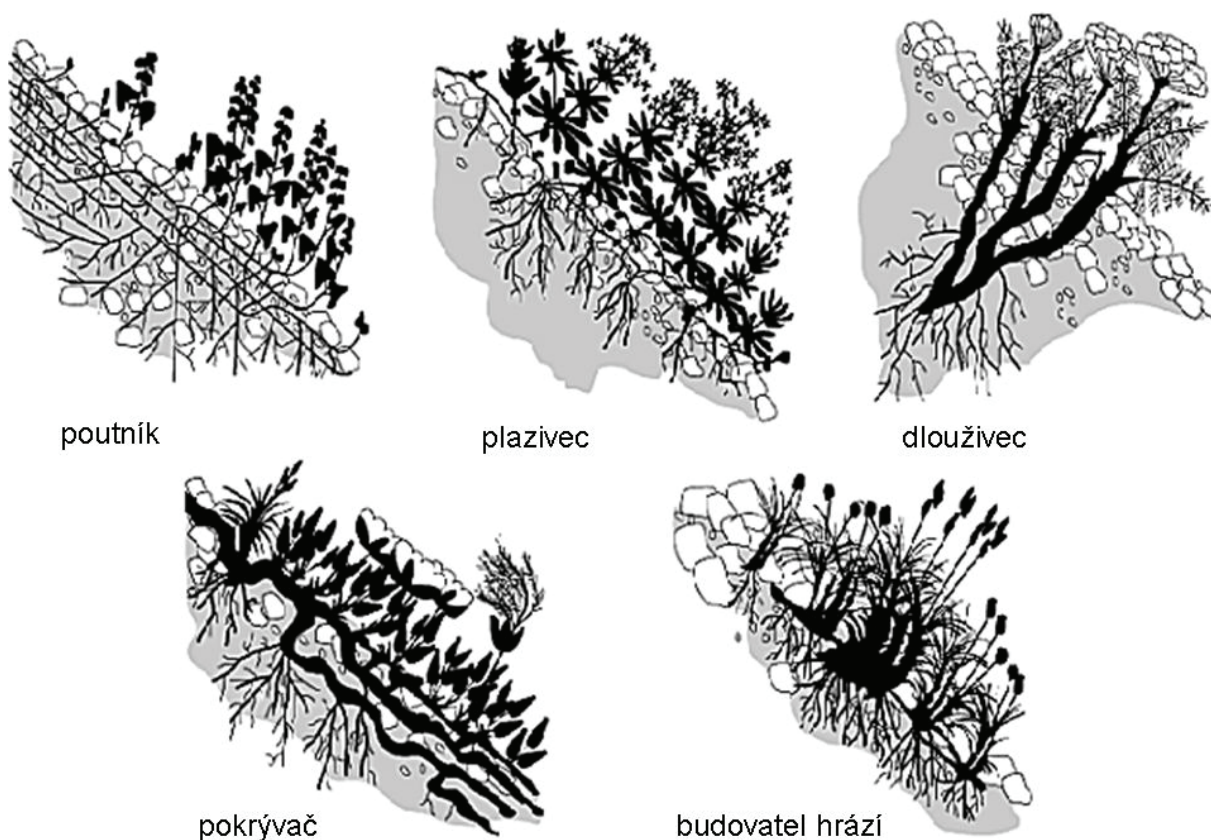
Velmi rozsáhlé sutě, některé datované až do dob ledových, pokrývají velké oblasti na úbočí především dolomitových a vápencových vrcholů tyčících se nad hranicí sněhu. Zásoba kamenů všech velikostí je stále doplňována z výše položených skalních útvarů. Hornina je uvolňována působením mrznoucí vody ve spárách během noci a rozmrzání vlivem oslunění. V místech dopadu kamení riskuje pouze několik rostlin, ale udivující je rozmanitost života, který je schopen se udržet i v těchto prudkých nestabilních svazích.

Prvním dojmem je větší pohostinnost, než ve skutečnosti tento biotop poskytuje. Rostliny koření v kapsách s jemnozemi, která se v některých místech suťovisek shromažďuje. Za takových podmínek se cévnatým semenným druhům daří nejlépe tam, kde jsou chráněny sněhem 7–8 měsíců a po jeho roztátí získají dostatečnou zásobu vody k započatí vegetační sezóny. Navíc i v této výšce nabízejí otevřené kamenné sutě vystavené slunečnímu svitu dostatečně teplý biotop, kde sluneční paprsky dopadají téměř kolmo k povrchu.

V současnosti je mnoho sutí každoročně dosycováno jen malým množstvím nové horniny a již se výrazně nepohybují. Vegetace tak má dostatek času, často mnoho staletí, aby celou suť zarostla. Avšak taková suťoviška nejsou v této stati uvažována. V rozsáhlé skupině suťových svahů je možné rozlišit takové, které jsou dosud „aktivní“ (tj. kontinuálně se mění přísunem nového materiálu), „klouzající“ (nejsou již aktivní, ale jsou stále nestabilní např. vlivem zvířat, člověka, mrazu, vody) a ostatní suťové svahy. Posledně uvedené mají sklon svahu obvykle menší než 37° (pro hrubý materiál) nebo 27° (pro jemný materiál) a jsou během času zplošťovány. Podle rozměrů kamenů je možné je rozdělit na „balvanité sutě“ (≥ 25 cm), hrubé sutě (2–25 cm) a jemné sutě (0,2–2 cm). Faktorem, který nejvíce ovlivňuje osídlování sutě vegetací, je rozložení a akumulace jemných částic. Nejméně příznivé jsou blokové sutě, které vznikly pádem kamení, tj. jednorázovou událostí.

Všechny rostliny sutí a podobných holých povrchů musí mít dobré prostředky k disperzi, aby mohly dosáhnout izolovaných, nově vytvořených míst pro svou existenci. Většina druhů

proto produkuje velké množství semen navzdory krátkému vegetačnímu období a k jejich přenosu dochází větrem. Některé druhy se v zimním období promění ve „sněhové běžce“, kteří jsou unášeni větrem po sněhovém povrchu (např. *Thlaspi rotundifolium*).



Obr. 5.5 Typy přizpůsobení rostlin vůči pohyblivému substrátu sutí. Poutník proplétá substrát dlouhými kořenujícími výběžky (např. *Thlaspi rotundifolium*, *Rumex scutatus*), plazivec – jemnými olistěnými výhonky poléhá povrch sutě (např. *Arabis alpina*, *Linaria alpina*), dlouživce – prodlužováním a zesilováním svých přímých výhonů prorůstá skrz zvyšující se vrstvu nově napadané sutě (např. *Oxyria digyna*, *Cryptogramma crassa*), pokrývač – vytváří kořenující polštář (*Dryas octopetala*, *Saxifraga oppositifolia*), budovatel hrází – tvoří trsy nebo polštáře s mohutným kořenovým systémem bránící pohybu sutě (např. *Carex sempervirens*, *Sesleria albicans*, *Helictotrichon parlatorei*, *Ranunculus glacialis*), (podle Reisinger et Keller 1994 a Kubíková 1999).

Klíčivost druhů obsazujících tento typ biotopu je dobrá, přesto jen málo vyklíčených rostlin dosáhne dospělosti. Většině jedinců se totiž nepodaří nalézt vhodné podmínky pro vyklíčení nebo vlivem nepříznivých podmínek zahynou ve stadiu klíčící rostliny. Jak je patrné, při kolonizaci sutí hraje náhoda velkou úlohu a druhy, které nejsou pro tento typ biotopu přizpůsobeny, zde selhávají úplně. Jakmile se jednou podaří rostlině vyrůst, využívá velmi často i vegetativního způsobu šíření. Při pohybu sutí může být s pohybujícím se substrátem dokonce pasivně přesunut celý polykormon po svahu dolů. Na sutích nechybí živiny, protože se zde shromažďují nečistoty zachycené na sněhovém povrchu.

U druhů rostoucích na suťoviscích lze rozlišit nejméně pět růstových strategií (obr. 5.5). Řada rostlinných druhů dokáže během času suť stabilizovat. Po povrchu se plazící druhy dokážou vytvářet i vrstvu humusu, což nakonec vede k vytvoření formace suťové rendziny (na vápencovém podkladu) nebo suťového rankeru (na silikátovém podkladu). Závěrečnou fází tohoto procesu může být trávník. Avšak sukcese k travinným společenstvům je možná

pouze při zastavení procesu padání kamenů a ukončení pohybu suti. Důsledky takové stabilizace je možné vidět např. ve „stínu“ velkého balvanu, který chrání podélný pruh suti před pohybem dolů a dopadem nového materiálu.

SUKCESE NA MLADÝCH MORÉNÁCH V ALPÍNSKÉM A SUBALPÍNSKÉM STUPNI

Nikde nebylo o sukcesi získáno tolik údajů jako v údolích pod čely ledovců. Půdní série před čelem ledovce nabízejí vědcům studujícím vegetaci nebo vývoj půdy rozsáhlý prostor pro přirozené experimenty. Porovnáním záznamů z morén v různých časových obdobích je možné získat dobrý přehled o rychlosti sukcese. Vývoj vegetace a půdy na morénách se může odehrávat různými způsoby a různou rychlostí v závislosti na klimatických podmínkách, velikosti ledovce a jiných okolnostech. Sukcese vždycky začíná pionýrským stadiem připomínajícím flóru suti, dokonce i v místech, kde morény zasahují do subalpínského stupně. Po krátké iniciaci se více či méně řídká vegetace téměř vždy vyvíjí do stadia trávníku, který v některých případech připomíná alpínské louky a v jiných zase sněhová pole či společenstva pramenišť. To je také případ sukcese v hlubších údolích, tj. v teplejších podmínkách, zde ale brzy nastupují dřeviny a flóra se vyvíjí směrem k subalpínským vřesovištím či lesům. V prostoru pod čelem ledovců se běžně vyskytuje většina subalpínských a alpínských společenstev z oblasti morén.

Podmínkou sukcesních procesů na morénách je jejich obohacení živinami. K obohacení humusem může docházet relativně rychle především v montánním a subalpínském stupni, kde jsou schopny přispět stromy, zakrslé keře a lesní mechy. Organický materiál se na mladých morénách hromadí i bez jejich přispění. Materiál pochází částečně od cévnatých i stélkatých druhů, které zde vyrůstají z organického prachu, jenž ulpěl na sněhu. Postupně se množství cirkulujících prvků zvyšuje, dokud není dosaženo místního optima (klimaxu), které závisí na klimatu a původu půdy. Vlastní proces sukcese není závislý pouze na dostupnosti živin, ale souvisí i se vzájemnými interakcemi druhů. Tento biotický faktor dále ovlivňuje selekci mezi nově přicházejícími jedinci ať již je jejich původ jakýkoliv.

SPOLEČENSTVA SKAL A ŠTĚRBIN

S výškou přibývá v horách ukloněných ploch, srázných skalních útvarů. Čím vyšší útesy a příkřejší skály, tím jsou méně obsazovány rostlinami a méně se na nich usazuje sníh. Takové biotopy jsou doménou především lišejníků, kterým tyto podmínky vyhovují. Cévnaté rostliny jsou schopné obsadit pouze skalní štěrby a pouze několik jedinců nemnoha druhů je schopno dosáhnout nejvyšších vrcholů. Překvapivě existuje řada rostlinných druhů nalézáných i v těchto biotopech. Všechny tyto druhy uspokojuje malé množství jemnozeme uložené ve štěrbině několik cm nebo mm široké.

Chasmoftyty (rostliny rostoucí ve štěrbinách) od subalpínského k niválnímu stupni obsazují slunné stěny a využívají výhodných tepelných podmínek takovýchto plně ozářených biotopů. Již v květnu mohou skály nad hranicí stromů dosahovat teplot nad 35 °C a často přesahují 20 °C i během několika následujících měsíců. Kompaktní skály mají vyšší teplotní kapacitu, proto jsou během noci teplejší než okolní vzduch. Vertikální skalní stěny s jižní expozicí navíc získávají na jaře a na podzim přímější radiaci než v létě a jedná se o velmi výhřevné biotopy. Nikde jinde nad hranicí stromů se nelze s podobnou situací setkat. Naopak v zimě nejsou rostliny štěrbin pokryty sněhem, proto musí být schopny přežít velmi nízké teploty i značné teplotní výkyvy během dne a noci. Štěrbiny na stíněných místech

a ve vyšších polohách niválního stupně jsou stále zaledněny, a z toho důvodu nevhodné pro život vyšších rostlin.

Extrémní podmínky na skalách snášejí lišejníky, na bazických podkladech jsou to např. rody *Caloplaca*, *Collema*, *Dermatocarpon* a na silikátech *Umbilicaria*, *Lecanora*, *Lecidea*. Stélka těchto symbiotických organismů dokáže prorůst svými rhizoidy jemné praskliny a jsou proto označovány za rhizolitofyty na rozdíl od exolitofytů, tj. řas, které jsou pouze přichyceny k povrchu minerálního podkladu.

Na vápencích i na silikátových skalách žije v humusu štěrbin řada živočichů živících se detritem, jako jsou larvy hmyzu, červi a stínky, kteří se podílejí svými exkrementy a posléze i odumřelými těly na tvorbě půdy. Množství takto vzniklé půdy je velmi omezené, proto mezi kořeny chasmodyfitů často dochází k silné konkurenci. Ani rostliny skal nejsou izolovány natolik, aby u nich v důsledku nízké konkurence nedocházelo k selekci. Tato možnost připadá do úvahy pouze v podmínkách niválního stupně, kde je konkurence malá nebo neprůkazná

Způsobem růstu nejsou rostliny skal nijak zvlášť přizpůsobeny jejich exponovanému biotopu. Téměř všechny druhy rostoucí v sousedství skal mohou obsadit kamenité útesy, ale jen některé zde dokážou vydržet delší dobu. Husté polštářovité rostliny jako pochybek švýcarský (*Androsace helvetica*) a mnoho druhů mechů jsou nejlépe schopné vypořádat se s extrémním průběhem teplot v kombinaci se střídáním period sucha typickými pro tento biotop. Přitom jsou často doprovázeny dalšími druhy, které dosahují stejných biotopů bez zjevných přizpůsobení. Jedná se o rostliny tvořící růžici (např. *Draba* sp., *Kernera saxatilis*) i graminoidy (*Poa nemoralis*, *Poa laxa*, *Carex rupestris*, *Carex mucronata*, *Molinia coerulea*). Některé druhy jsou polosukulentní a dokážou lépe hospodařit s vodou, např. *Sedum dasyphyllum*, *Saxifraga paniculata*, *Primula auricula*.

Většina z ekologických charakteristik uvedených pro rostliny sutí platí i pro chasmodyfyty. Biotop je nejčastěji obsazován druhy anemochorními. Jen několik štěrbinových specialistů je šířeno hmyzem, především mravenci, ale to platí spíše pro nižší výškové vegetační stupně od subalpínského níže. Dokud skály zůstávají neměnné, vytvářejí rostliny štěrbin stabilní společenstva. Jejich kořeny brzy vytvoří chomáč prostupující dostupnou jemnozem, ve které noví jedinci najdou nové místo jen stěží. Prudké skalní stěny s výjimkou malých rostlinných polštářů nezadržují humus. Za těchto podmínek trvá každý další vývoj tisíce let. Společenstva štěrbin lze považovat za relativně neměnná. Přitom i v tomto typu prostředí může docházet k nahodilým událostem a narušováním, jež souvisejí s rozrušováním hornin v důsledku mrazových procesů (kogelifrakce).

VEGETACE NIVÁLNÍHO STUPNĚ

Za hranici mezi alpínským a niválním stupněm je považována **klimatická** hranice sněhu, tj. imaginární hranice, nad kterou převládá více sněhových srážek než tání (box XXV).

V subniválním stupni, který svého času nebyl odlišován od niválního, již nevznikají kompaktní trávníky. Avšak je zde mnoho malých plošek vegetace, především trávníků, pokrývajících plochu do velikosti několika málo čtverečních metrů, na kterých je druhové složení podobné společenstvům alpínského stupně. Lze je pak považovat za fragmenty těchto společenstev. Ve většině případů jde o stabilní stádia, jejichž druhové složení zůstává po staletí vyrovnané. Na mozaiku travinných plošek a holého substrátu lze nahlížet jako na klimax, podobně jako na porosty lišejníků a dalších společenstev bezcévných rostlin na kamenech.

S přibývajícím nadmořskou výškou se počet travinných druhů snižuje a přibývá dvouděložných ve formě hemikrypofytů a chamaefytů. Všechny tyto druhy se vyskytují v alpínském stupni, a proto neexistuje druh vyšší rostliny, který by byl omezen pouze na

nivální polohy, a bylo by jej možné striktně označit za druh nivální. Tam, kde je půda dostatečně hluboká a nesesouvá se či není odnášena erozí, vytváří polštářovité chamaefyty výlučný typ vegetace. Běžně vytvářejí nezapojený koberec, v němž nacházejí útočiště jedinci jiných druhů. Tyto koberce dvouděložných jsou typické pro nižší nivální stupeň.

Box XXV. Hranice sněhu

Nad dolní výškovou hranicí sněhu by měl na horizontálním povrchu bez výjimečně suchých či horkých let ležet sníh po celý rok. Poněvadž takto určená místa jsou v oblastech vysokých a strmých hor velmi vzácná, stává se v některých částech hor poměrně obtížným vyznačit hranici sněhu přímo v terénu. Ve skutečnosti je dolní hranice trvalého sněhu velice proměnlivá linie v závislosti na orientaci, sklonu a typu povrchu. Orografická neboli místní hranice sněhu se může místo od místa lišit řádově o 100 výškových metrů. Dokonce i na nejvyšších alpských vrcholech vznikají sněhu prosté plochy. Nicméně je ekologicky ospravedlnitelné vycházet z klimatické hranice sněhu, poněvadž přinejmenším ve střední Evropě tak začíná oblast s výrazně nepříznivým klimatem pro existenci rostlin. Dolní výšková hranice sněhu má často paralelní průběh jako hranice stromů, tyto dvě pomyslné linie vzájemně odděluje 800–900 m (700–1000 m) a vykazují téměř přesnou rovnoběžnost.

Ve středním niválním stupni vzrůstá pro rostliny obtížnost vytvářet skupiny. Speciálně přizpůsobené a některé polštářovité druhy rostlin se objevují pouze jednotlivě a nejsou zde žádné fragmenty trávníků. Velké plochy s jemnozemí mohou pokrývat mechy, ale jedná se o místa vystavená stálému riziku soliflukce. Polštáře mechů spíše obsazují skalní štěrby a skalní římsy.

V horním niválním stupni, kde polštáře dvouděložných chybí, se vyskytuje pouze několik více či méně izolovaných cévnatých rostlin a brzy dosahují svého absolutního limitu (box XXVI). Tam, kde nejsou plochy s věčným sněhem, začíná říše korovitých a foliózních lišejníků s nízkými požadavky na podmínky prostředí. Proto je horní nivální stupeň často nazýván stupněm lišejníků. Je tomu tak pouze proto, že se jedná o životní formy pro člověka viditelné. Z niválního stupně Alp je například známo více než 100 druhů jednobuněčných řas, které jsou přichyceny k podkladu nebo osidlují substrát.

Box XXVI. Výškoví rekordmani

Přestože nemají na první pohled žádné zjevné adaptace, dosahují nejvyšších poloh v evropských pohoří dvouděložné druhy *Ranunculus glacialis*, *Androsace alpina*, *Saxifraga bryoides*, *S. exarata*, *S. oppositifolia* a trávy *Poa laxa*, *Festuca halleri* (cca 3600 m n.m.). Držitel absolutního maxima je chrpovník *Saussurea gnaphalodes* (čel. Asteraceae), který je herbářově doložen z výšky 6400 m n.m. v oblasti centrálních Himálají. Jedná se o vytrvalou růžicovitou rostlinu kompaktního vzrůstu pokrytou hustou vrstvou bílých trichomů. Podobných výšek dosahují i druhy rodů *Arenaria*, *Stellaria* a *Ermania* (čel. Caryophyllaceae).

6. Vliv člověka na horské ekosystémy

Hory patří mezi významná střediska biologické diverzity. Uplatňují se zde ve zvýšené míře přirozené i člověkem ovlivněné procesy fragmentace ekotopů, rozrůzněnost sukcese, vysoké zastoupení polopřírodních a přírodních ekosystémů. Z pohledu ostrovní biogeografie se jedná o jedny z nejlepších příkladů „ekologických ostrovů“ se všemi souvislostmi (mikroevoluční centra, zdroje a refugia genomů atd.). Vysoký význam horských území pro ochranu kulturního a přírodního dědictví a trvale udržitelný rozvoj lidské populace byl již vícekrát shrnut. Jejich relativně velmi vysoká zachovalost a všestranný význam vedly k vyhlášení řady horských chráněných území po celém světě, Českou republiku nevyjímaje.

Horské oblasti zaujímají ve světovém měřítku jen několik procent terestrického povrchu. I takto malý prostor se stává refugiem celých ekosystémů, které zde často pozůstávají z období zalednění. Celá řada druhů je zde koncentrována do reliktních izolovaných oblastí. Bohužel v důsledku globálních změn prostředí a nejrůznějších lidských aktivit se tyto biogeografické horské ostrovy stále zmenšují. Uvedený trend může být potenciálně velmi závažný v alpském prostředí našich Vysokých Sudet, kde je z důvodu malé rozlohy pohoří a bezprostřední blízkosti polohy alpské hranice lesa k vrcholovým partiím značně snížena rozloha alpského bezlesí.

HLAVNÍ ANTROPOGENNÍ VLIVY

Střední Evropa je územím, které je dlouhodobě osídleno a využíváno člověkem. Stopy vlivu člověka jsou dlouhodobě patrné i v nejvyšších polohách Sudetských pohoří. K přírodním řídicím faktorům, které určují kompozici a rozsah vegetačních jednotek nejvyšších poloh jako je topografie, vlastnosti půdy a substrátu, se tak postupně připojuje narůstající vliv přímých a v poslední době pak i nepřímých antropogenních faktorů. Z lidského pohledu se jedná o změny, které jsou často relativně pomalé. V porovnání s přírodními procesy je však projev člověkem indukovaných změn významně rychlejší.

Antropogenní vlivy na horské ekosystémy lze obecně rozdělit na přímé a nepřímé. Přímé antropogenní vlivy se projevují zpravidla ve změnách rostlinných společenstev na lokální úrovni, často pod vlivem mechanické disturbance či zastavení části biotopů, zatímco nepřímé vlivy vedou ke změnám chemických, geochemických a biologických procesů a cyklů (CO_2 , eutrofizace, kyselý dešť, populační dynamika) na rozsáhlých prostorových škálách. Právě během posledních dekad se změny klimatu a zvýšený vstup sloučenin dusíku produkovaných lidskou činností staly důležitým vlivem, který se odráží ve změnách přírodního prostředí celé střední Evropy, hory nevyjímaje.

Nejvýznamnějším činitelem ovlivňujícím biodiverzitu terestrických ekosystémů v celosvětovém měřítku v průběhu 21. století bude podle stávajících předpokladů změna způsobů využití krajiny člověkem, jež bude následována globálními klimatickými změnami, antropogenní depozicí sloučenin dusíku, zvyšující se koncentrací CO₂ v ovzduší, záměnou druhů (invazemi nepůvodních druhů), změnami v rozšíření druhů a jejich společenstev.

VLIVY ZVÝŠENÉ TEPLoty

Jak vyplývá z klimatických pozorování za posledních několik desítek let, jsme svědky trendu zvyšující se teploty vzduchu, který se pochopitelně projevuje i v prostředí evropských pohoří. Za posledních 100 let vzrostla celosvětová průměrná teplota o 0,6 °C, přičemž míra oteplování za posledních 50 let je téměř dvakrát vyšší ve srovnání s předchozím obdobím ($0,13 \pm 0,03$ °C proti $0,07 \pm 0,02$ °C za desetiletí). Příkladem ze střední Evropy může být pohoří Alp, které může v nejbližší budoucnosti čelit drastickým změnám vyvolaných globální změnou teploty. Zcela zřetelným důsledkem pokračujícího klimatického oteplování, které od 19. stol. činí okolo 2 K, je pokles plošného zalednění o ½ od roku 1850.

Na základě porovnání historických a recentních údajů z Alp je možné dojít k závěru, že v 70 % případů dochází k průkaznému nárůstu druhové bohatosti v důsledku invazí/expanzí rostlin z nižších poloh. V důsledku souhry klimatických změn a některých antropogenních vlivů jsou masivními invazemi/expanzemi dotčeny i pohoří Vysokých Sudet. Srovnání údajů z analýzy vegetace 30 alpských vrcholů z let 1992–1993 a jejich srovnání s daty z let 1913–1958 konstatuje zvýšení druhové bohatosti až u 90 % případů.

Studie provedená na přechodu mezi zapojenými trávníky a nezapojenou nivální vegetací (Schrangkogel, Tyrolsko) prokázala, že rostliny v blízkosti jejich výškové hranice vykazují nenáhodnou distribuci. Obvykle sledují různé ekologické gradienty (např. gradient výšky sněhové pokrývky). Tento trend vykazují především společenstva trávníků. Při migraci jednotlivých rostlinných druhů do vyšších nadmořských výšek tedy lze očekávat, že tento proces bude probíhat podle určitého schematu a jednotlivé druhy budou využívání vhodných míst, tzv. nášlapných kamenů (stepping stones).

Pod vlivem teplotních změn bude zřejmě docházet k rozdrobení flóry extrémních stanovišť. Populace alpských druhů rostlin na horských hřebenech s omezenou dostupností vhodných stanovišť tak mohou v důsledku nárůstu průměrné roční teploty o 2 °C a více projít výrazným procesem fragmentace až úplné ztráty jejich stanovišť.

V důsledku pomalého charakteru růstových procesů většiny alpských druhů, především druhů alpských trávníků, je nutné očekávat značný časový posun mezi oteplením klimatu a migrační odezvou rostlin. Z hlediska biologie ochrany a managementu tak zdánlivě není v nejbližších dekádách ohrožena biodiverzita nejvyšších poloh. Z hlediska monitoringu změn je proto vhodnější sledování fenologických, růstových či produkčních projevů, jak bylo prokázáno např. v rámci rozsáhlého projektu ITEX. Navíc je dobře známo, že arktické (alpské) rostliny mohou vykazovat odezvy již ke krátkodobým změnám klimatu.

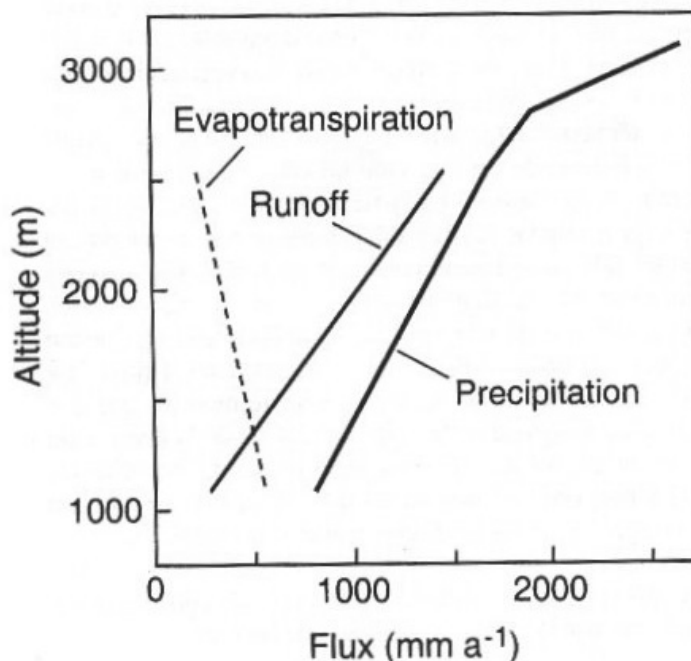
VLIVY ZMĚN SRÁŽKOVÉ ČINNOSTI

Předpovědi vývoje chodu srážek během roku pro alpský stupeň ve střední Evropě není jednoznačná. Může se opírat o trendy ve vývoji klimatu na základě historických údajů, případně je možné budoucí změny modelovat. Na jedné straně dochází k posunům směrem k sušším podmínkám a na straně druhé k extrémním srážkovým událostem. Navíc existuje určitý vztah mezi změnou průměrných teplot a chodem srážek. Nárůst četnosti výskytu

intenzivních srážek nad většinou pevninských oblastí souvisí s nárůstem teploty a zvýšením obsahu vodní páry v atmosféře. Srážky by se mohly lokálně zvýšit o 15 %, ačkoliv předpovědi, týkající se srážkových změn jsou méně jisté než teplotní. Vzrůst průměrné teploty o 2 °C může vyvolat nárůst extrémních srážek v pohoří Alp místy až o 30 %.

Výsledkem globálních změn klimatu bude zvýšení variability v obsahu půdní vlhkosti se zásadními důsledky pro terestrické ekosystémy. Změny ve srážkové činnosti se mohou výrazně projevit na nadzemní produkci rostlinné biomasy. Obsah vody v půdě je klíčovým řídicím faktorem, který hraje rozhodující úlohu v půdních procesech a produktivitě jednotlivých rostlinných druhů i společenstev. Jakékoliv (globální) změny, které vedou k posunům v distribuci a dynamice obsahu vody v půdě a tím i mikrobiologických procesů, budou mít zákonitě průkazný vliv na společenstva i procesy na ekosystémové úrovni.

Zároveň se změnami srážkového režimu dané oblasti se může měnit i časo-prostorová distribuce sněhu, který je řídicím faktorem pro výskyt řady alpínských společenstev. Mezi vlhkostními podmínkami a sněhovou pokrývkou však nepanuje zcela kauzální závislost. K dalším významným parametrům patří v horském prostředí topografie terénu a vítr. Kombinací výše uvedených vlivů vznikají zásadní rozdíly v obsahu vody v prostředí, které ovlivňují produkci nadzemní biomasy.



Obr. 6.1 Znázornění charakteristik odtokových poměrů v horských ekosystémech. S rostoucí nadmořskou výškou přibývá srážek, avšak zároveň klesá schopnost evapotranspirace ekosystému. To vede ke zvyšování obsahu vody v systému, která se z něj následně nevyužitá ztrácí odtokem, jenž má v horských polohách značný erozní význam. Právě přebytek vody v alpínských ekosystémech je proto jednou z příčin jejich značné křehkosti (podle Körner 2003).

VLIVY ATMOSFERICKÉ DEPOZICE

Řada horských ekosystémů severní polokoule je dotována depozicemi sloučenin dusíku, jež několikanásobně převyšují míru depozice v pre-industriální periodě. Alpínská vegetace přitom velmi dobře reaguje na přísun dusíkatých látek, zejména rychle rostoucí druhy.

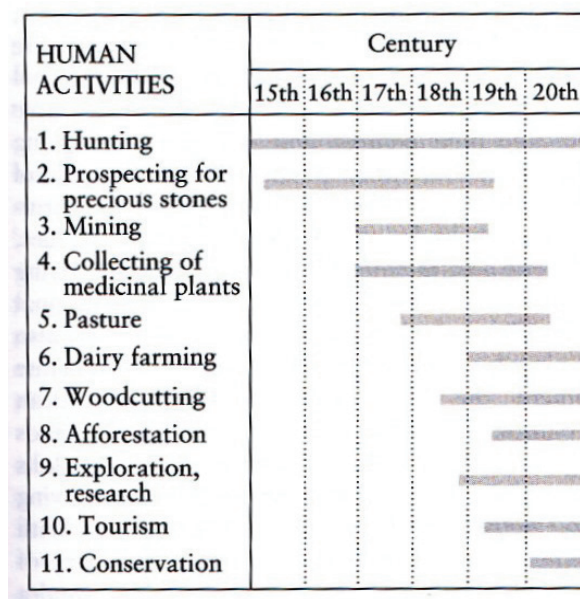
Například pozdně sukcesní přirozené alpské louky v nadmořské výšce cca 2500 m n.m. zdvojnásobily svou biomasu po přidání 40 kg dusíku na hektar během vegetační sezóny, zároveň byl zaznamenán pokles počtu druhů rostlin. Míra depozice dusíku, která je uváděna z některých částí Alp již přesahuje přirozenou mineralizaci dusíku v prostředí.

VLIVY DLOUHODOBÝCH ZMĚN VE VYUŽÍVÁNÍ ÚZEMÍ

Přestože patří horské oblasti z hlediska přirozenosti ekosystémů mezi jedny z nejzachovalejších území, je jejich dnešní podoba významně spoluutvářena člověkem. Prostřednictvím lovu a později pastvy ovlivňuje člověk alpskou vegetaci v mírném pásmu již více než 7 tisíc let. V teplejších oblastech je tomu pravděpodobně ještě déle. Dnešní struktura vegetace v blízkosti horní hranice lesa je proto často zásadně ovlivněna lidským působením, zejména přítomností extensivní pastvy.

V posledních desetiletích byl však tento tradiční management v řadě evropských pohoří opouštěn či nahrazován jinými, méně vhodnými postupy (např. pasení těžkými hospodářskými zvířaty – zejména skotem, aj.). Tyto náhlé změny ve využívání území mohou představovat významný zásah do stávajících konkurenčních vazeb v ekosystému a v důsledku vést k poklesu druhové rozmanitosti vegetace, často na úkor vzácných rostlinných druhů. Důležitým průvodním jevem těchto změn je rovněž narušení stability půdy a zvýšené riziko erozních procesů.

V České republice v současné době vzrůstá snaha ochrany přírody o návrat tradičního managementu na původní horské pastviny (např. pokusné pastvy na hřebenech Krkonoš či Jeseníků).



Obr. 6.2 Přehled lidských aktivit ovlivňujících biodiversitu v nejvyšších polohách Vysokých Sudet (podle Jeník et Hampel 1992).

V současné době je velmi aktuální také další problém, související se změnou využívání horského území. Jedná se o cílené vysazování dřevin (především borovice kleče – *Pinus mugo*) v území nad horní hranicí lesa z důvodů jejího zvýšení a předpokládanému zamezení erozních pochodů v horních částech horských svahů. Za tímto účelem byly od poloviny 19. století prakticky až do 90. let 20. století jen v pohoří Hrubého Jeseníku vysázeny statisíce

sazenic kleče, limby a smrku. Obdobné rozsahy zalesňování nad horní hranicí lesa jsou však známy také např. z Krkonoš, Králického Sněžníku či z Nízkých Tater. Kleč se v horském prostředí projevila jako schopný kolonizátor – její výsadby zde nejen dobře prospívaly, ale prostřednictvím vegetativního rozmnožování se začaly rovněž agresivně šířit a obsazovat nová stanoviště, především subalpínského stupně.

Rozsáhlé a často i relativně rychlé šíření klečových porostů ve vrcholových partiích horských pohoří nelze z hlediska ochrany zdejších biotopů vnímat jinak než problematicky. V současnosti je již prokázán negativní vliv kleče na celou řadu cenných složek subalpínských ekosystémů – na geobiodiverzitu vysokohorského prostředí. Její vliv na tyto složky se často projevuje přímo - např. formou destrukce půdních kryoforem (např. thufurů) kořenovým systémem, mechanickým narušováním mrazem tříděných půd či zábořem biotopů rostlinných a živočišných druhů. Aktuální výzkumy však zdůrazňují také význam nepřímých dopadů šíření kleče, projevujících se pozměňováním přirozené dynamiky v dotčených ekosystémech (ovlivňování mikroklimatu stanovišť, sněhových poměrů, chemismu půd, atd.).

VLIVY TURISMU

Horské oblasti svou zachovalostí a atraktivností patří celosvětově mezi krajinné typy nejvíce vyhledávané pro rekreaci a turismus. Vzhledem k tomu, že horské ekosystémy jsou zároveň velmi citlivé a zranitelné nevhodně realizovanou lidskou činností, je patrné, že zde zákonitě dochází ke střetům mezi ochranou přírody a krajiny na jedné straně a snahou o provozování nejrozličnějších lidských aktivit na straně druhé. Jeden z nejvýznamnějších vlivů turismu představuje rozšiřování turistické a rekreační infrastruktury. Vzhledem k tomu, že se většinou jedná o rozsahem nevelké zásahy, spočívá významnost jejich dopadu zejména v následných, kumulativních ovlivněních horských biotopů. Mezi ně řadíme například šíření antropofytů podél zbudovaných horských komunikací, které je způsobeno především zvýšeným transportem semenných částí těchto rostlin dopravními prostředky či turisty. Šíření těchto nežádoucích druhů (lemové vegetace) na úkor stávající vegetace napomáhá rovněž změna chemismu půd v okolí těchto objektů, která bývá způsobena výluhy z komunikací zpevněných materiálem nevhodného geologického složení. Např. v národním parku Krkonoše je přirozené podloží tvořeno kyselými metamorfity, čemuž by mělo odpovídat také složení podkladu horských komunikací. Protože zde však při výstavbě těchto horských cest bylo v minulosti využíváno především dolomitického vápence a posypových drtí melafyrového typu, dochází v okolí takto zbudovaných komunikací již po řadu let k eutrofizaci půd a následnému nežádoucímu ovlivnění přirozené vegetace. Z dalších negativních dopadů, které souvisí nejen s budováním cestní sítě v horském prostředí, ale s rozvojem turistické a rekreační infrastruktury obecně, je důležité zmínit rostoucí fragmentaci biotopů, rušení některých druhů živočichů (např. tetřívka obecný, jeřábek lesní, aj.), znečištění okolního prostředí a v neposlední řadě také sešlap vegetace a akcelerovaná antropogenní eroze.

LITERATURA

- Billings W.D. (1973): Arctic and alpine vegetations: similarities, differences, and susceptibility to disturbance. *Bioscience* 23: 697–391.
- Billings W.D. (1974): Adaptations and origins of alpine plants. *Arctic and Alpine Research* 6: 129–142.
- Bingham R.A., Orthner A.R. (1998): Efficient pollination of alpine plants. *Nature* 391: 238–239.
- Birky C.W., Jr Fuerst P., Maruyama T. (1989): Organelle gene diversity under migration, mutation and drift: equilibrium expectations, approach to equilibrium, effects of heteroplasmic cells, and comparison to nuclear genes. *Genetics* 121: 613–627.
- Braun-Blanquet J. (1948/1950): Übersicht der Pflanzengesellschaften Rätians. *Vegetatio* 1: 29–41, 129–146, 285–316; 2: 20–37, 214–237, 341–360.
- Carlsson, B.Å., Callaghan, T.V. (1991): Effects of flowering on the shoot dynamics of *Carex bigelowii* along an altitudinal gradient in Swedish Lapland. *Journal of Ecology* 78: 152–165.
- Carlsson, B.Å., Callaghan, T.V. (1991): Positive plant interactions in tundra vegetation and the importance of shelter. *Journal of Ecology* 79: 973–983.
- Comes H.P.; Kadereit J.W. (1998): The effect of Quaternary climatic changes on plant distribution and evolution *Trends in Plant Science* 3: 432–438.
- Crawley M. J. (1986): *Plant ecology*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 496 pp.
- Czudek T. (1997): Reliéf Moravy a Slezska v kvartéru. Sursum, Tišnov. 213 s.
- Diggle P.K. (1997): Extreme preformation in alpine *Polygonum viviparum*: An architectural and developmental analysis. *American Journal of Botany* 84: 154–169.
- Ehlers J., Gibbard P.L. (2004): Quaternary glaciations extend and chronology. Part I: Europe. Elsevier.
- Eliáš M. (1989): Základy geologie pro 4. ročník gymnázií. SNTL Praha. 104 pp.
- Ellenberg, H. (1988): *Vegetation ecology of central Europe*. Fourth edition. Cambridge University Press, Cambridge. 731 pp.
- Engel Z. (2004): Pleistocenní ledovce na území Česka. *Geografické rozhledy* 14(2): 32–33.
- Erschbamer B., Kneringer E., Niederfriniger-Schlag R. (2001): Seed rain, soil bang, seedling recruitment, and survival of seedlings on a glacier foreland in the central Alps. *Flora* 196: 304–312.
- Evette A., Bédécarrats A., Bornette G. (2009): Environmental Constraints Influence Clonal Traits of Herbaceous Plant Communities in an Alpine Massif. *Folia Geobotanica* 44: 95–108.
- Evju M., Halvorsen R., Rydgren K., Austrheim G., Myrsterud A. (2011): Effects of sheep grazing and temporal variability on population dynamics of the clonal herb *Geranium sylvaticum* in an alpine habitat. *Plant Ecology* 212: 1299–1312.
- Firbas F. (1949): Spät und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen I, II.: Verlag Gustav Fischer, Jena. I. Bd. 480 pp., II. Bd. 256 pp.
- Funes G., Basconcelo S., Diaz S., Cabido M. (2003): Seed bank dynamics in tall-tussock grasslands along an altitudinal gradient. *Journal of Vegetation Science* 14(2): 253–158.
- Hejcman M., Nežerková P., Pavlů V., Gaisler J. (2004): Krkonošské hřebeny praktickým pohledem zemědělce. *Úroda* 52 (10): 32–34.
- Huntley B., Birks H.J.B. (1983): *An Atlas of Past and Present Pollen Maps for Europe: 0–13000 Years Ago*. Cambridge University Press.
- Hülber K., Bardy K., Dullinger S. (2011): Effects of snowmelt timing and competition on the performance of alpine snowbed plants. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13: 15–26.
- Chytrý M. (2007): Vegetace České republiky. 1, Travná a keříčková vegetace. Academia, Praha. 528 pp.
- Chytrý M., Kučera T., Kočí M., Grulich V., Lustyk P. (2010): Katalog biotopů České republiky. AOPK ČR, Praha, 445 pp.
- Chytrý M., Pyšek P., Tichý L., Knollová I., Danihelka J. (2005): Invasions by alien plants in

- the Czech Republic: a quantitative assessment across habitats. *Preslia*, Praha, 77: 339–354
- Jankovská V. (1997): Vývoj vegetačního krytu střední Evropy od konce poslední doby ledové do současnosti. *Lesnická práce* 76/11: 409–412.
- Jeník J. (1958): Geobotanická studie lavinového pole v modrém dole v Krkonoších. *Acta Univ. Carolinae - Biol.* 5 (1): 49–95.
- Jeník J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Hrubého Jeseniku a Králického Sněžníku. ČSAV, Praha. 409 pp.
- Jeník J. (1973): Zařazení Krkonoš v klasifikačních systémech pohoří. *Opera Corcontica* 10: 93–99.
- Jeník J. (1978): Život v afrických velehorách. *Živa* 26: 46–49.
- Jeník, J. (1997): Anemo-orographic systems in the Hercynian Mts. and their effects on biodiversity. Wrocław, *Acta Universitas Wratislaviensis* No 1950, Prace Instytutu Geograficznego, Seria C. Meteorologia i Klimatologia, Vol. IV: 9–21.
- Jeník J. (1998): Ekosystémy – úvod do organizace zonálních a azonálních biotů. Karolinum, Praha. 135 p.
- Jeník J., Hampel R. (1992): Die Waldfreien Kammlagen des Altwatergebirges: Geschichte und Ökologie. Mährisch-Schlesischer Sudetengebirgsverein, Kirchheim/Teck. 104 pp.
- Jones H.G., Pomeroy J.W., Walker D.A., Hoham R.W. (2001): Snow ecology. Cambridge University Press.
- Klanderud K. (2010): Species recruitment in alpine plant communities: the role of species interactions and productivity. *Journal of Ecology* 98: 1128–1133.
- Kubíková J. (1999): Ekologie vegetace střední Evropy. Díl I. Karolinum, Praha. Univerzita Karlova v Praze.
- Kučera T. (2000): Výškové vegetační stupně používané v české botanické literatuře. *Zprávy České Botanické Společnosti* 35: 109–112.
- Kettner R. (1956): Všeobecná geologie. I – IV. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha.
- Körner C. (2003): Alpine plant life. Functional plant ecology of high mountain ecosystems. Springer. 344 pp.
- Körner C. (2007): The use of “altitude” in ecological research. *Trends in Ecology and Evolution* 22: 569–574.
- Körner Ch., Allison A., Hilscher H. (1983): Altitudinal variation in leaf diffusive conductance and leaf anatomy in heliophytes of montane New Guinea and their interrelation with microclimate. *Flora* 174: 91–135.
- Körner C., Pelaez Menendez-Riedl S. (1989): The significance of developmental aspects in plant growth analysis. In: Lambers H., Cambridge M.L., Konings H., Pons T.L. (eds.) Causes and consequences of variation in growth rate and productivity of higher plants. SPB Academic Publishers. The Hague, pp. 141–157.
- Körner C., Sphen E.M. (2002): Mountain biodiversity. A global assessment. The Parthenon Publishing Group. 336 pp.
- Krahulec F. (1985): The chorologic pattern of European *Nardus*-rich communities. *Vegetatio* 59: 119–123.
- Krahulec F., Štursa J., Pecháčková S., Balátová – Tuláčková E., Fabšičová M., Blažková D. (1996): Louky Krkonoš: rostlinná společenstva a jejich dynamika [Grasslands of the Krkonoše Mts: plant communities and their dynamics]. *Opera Corcontica* 33: 3–250.
- Kubíková J. (1999): Ekologie vegetace střední Evropy. Díl I. Karolinum, Praha. Univerzita Karlova v Praze. 129 pp.
- Kudo G. (1992): Performance and phenology of alpine herbs along a snow-melting gradient. *Ecological Research* 7: 297–304.
- Lagercrantz U., Ryman N. (1990): Genetic structure of Norway spruce (*Picea abies*): concordance of morphological and allozymic variation. *Evolution* 44 (1): 38–53.
- Larcher W. (2003): Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups. Springer. 513 pp.
- Ložek V. (1973): Příroda ve čtvrtohorách. Academia, Praha. 372 pp.
- Ložek V. (2001): Přirozené změny podnebí. Život se přizpůsoboval i drastickým výkyvům klimatu. *Vesmír* 80: 146–152.
- Ložek V. (2007): Zrcadlo minulosti. Česká a Slovenská krajina v kvartéru. Dokořán, Praha. 198 pp.
- Ložek V. (2011): Po stopách pravěkých dějů. O silách, které vytvářely naši krajinu. Dokořán, Praha. 181 pp.

- Marchand P. J. (1996): Life in the cold: An introduction to winter ecology. University Press of New England, Hanover and London. 304 pp.
- Molau U. (1993): Relationships between flowering phenology and life history strategies in tundra plants. *Arctic and Alpine Research* 25: 391–402.
- Moore E.M., Fairbridge R.W. (eds.) (1998): Encyclopedia of European and Asian Regional Geology. Encyclopedia of Earth Sciences Series, London. 825 pp.
- Nagy L., Grabherr G. (2009): The biology of alpine habitats. Oxford University Press. 376 pp.
- Nagy L., Grabherr G., Körner C., Thompson D.B.A. (2003): Alpine biodiversity in Europe. Springer. 483 pp.
- Pinceel J., Jordaens K., Pfenninger M., Backeljau T. (2005): Rangewide phylogeography of a terrestrial slug in Europe: evidence for Alpine refugia and rapid colonization after the Pleistocene glaciations. *Molecular Ecology* 14: 1133–1150.
- Prach K., Štech M., Říha P. (2009): Ekologie a rozšíření biomů na Zemi. Scientia, Praha. 151 p.
- Preston, C.D., Hill, M.O. (1997): The geographical relationships of British and Irish vascular plants. *Botanical Journal of the Linnean Society* 124: 1–120.
- Reid A.M., Lamarque L.J., Lortie C.J. (2010): A systematic review of the recent ecological literature on cushion plants: champions of plant facilitation. *Web Ecology* 10: 44–49.
- Reisigl H., Keller R. (1994): Alpenpflanzen im Lebensraum. 2. Edition, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, Jena, New York. 151 pp.
- Rybníček K., Rybníčková E. (2004): Pollen analyses of sediments from the summit of the Praděd range in the Hrubý Jeseník Mts (Eastern Sudetes). *Preslia* 76: 331–347.
- Sekyra J. (1960): Působení mrazu na půdu: kryopedologie se zvláštním zřetelem k ČSR. Nakladatelství ČSAV, Geotechnica, sv. 27. 164 pp.
- Schönschwetter P., Stehlik I., Holderegger R., Tribsch A. (2005): Molecular evidence for glacial refugia of mountain plants in the European Alps. *Molecular Ecology* 14: 3547–3555.
- Schütz W. (2002): Dormancy characteristics and germination timing in two alpine *Carex* species. *Basic Appl. Ecol.* 3: 125–134.
- Smith W.K., Geller G.N. (1979): Plant transpiration at high elevations: theory, field measurements, and comparisons with desert plants. *Oecologia* 41: 109–122.
- Soukupová L., Kociánová M., Jeník J., Sekyra J. (eds.) (1995): Arctic-alpine tundra in the Krkonoše, the Sudetes. *Opera Corcontica* 32: 5–88.
- Stewart J.R., Lister A.M. (2001): Cryptic northern refugia and the origins of the modern biota. *Trends in Ecology and Evolution* 16(11): 608–613.
- Stöcklin J., Bäumler E. (1996): Seed rain, seedling establishment and clonal growth strategies on a glacier foreland. *J. Veg. Sci.* 7: 45–56.
- Štursa J., Jeník J., Kubíková J., Rejmánek M., Sýkora T. a kol. (1973): Sněhová pokrývka Západních Krkonoš v abnormální zimě 1969/1970 a její ekologický význam. *Opera Corcontica* 10: 111–146.
- Welling P., Laine K. (2002): Regeneration by seeds in alpine meadow and heath vegetation in sub-arctic Finland. *J. Veg. Sci.* 13: 217–226.
- Wiens D. (1984): Ovule survivorship, brood size, life history, breeding systems, and reproductive success in plants. *Oecologia* 64: 47–53.
- Wielgolaski F.E. (1997): Ecosystems of the world 3: Polar and alpine tundra. Elsevier, Amsterdam. 920 pp.
- Zeidler M., Banaš M., Duchoslav M. (2008): Carbohydrate reserve changes in below-ground biomass of subalpine grasslands as a result of different snow conditions (Hrubý Jeseník Mts., Czech Republic). *Polish Journal of Ecology* 56(1): 75–83.
- Zeidler M., Banaš M., Duchoslav M., Lešková M. (2010): Vliv vysazených klečových porostů na alpskou vegetaci v Hrubém Jeseníku. *Příroda, Praha*, 27: 39–52.
- Zeidler M., Banaš M., Ženatá M. (2009): Ecological conditions and the distribution of alpine juniper (*Juniperus communis* subsp. *alpina*) in the Hrubý Jeseník Mts. *Biologia* 64(4): 687–693.
- Zlatník A., Kavinová A. (1966): Květiny a hory. SPN, Praha. 101 pp.

RNDr. Miroslav Zeidler, Ph.D.

RNDr. Marek Banaš, Ph.D.

Vybrané kapitoly z ekologie horských ekosystémů

Určeno pro výuku VŠ studentů

Výkonný redaktor prof. RNDr. Tomáš Opatrný, Dr.

Odpovědná redaktorka Mgr. Jana Kreiselová

Technická redakce autoři

Návrh obálky Jiří Jurečka

Tato publikace neprošla redakční jazykovou úpravou.

Vydala a vytiskla Univerzita Palackého v Olomouci

Křížkovského 8, 771 47 Olomouc

www.vydavatelstvi.upol.cz

www.e-shop.upol.cz

vup@upol.cz

1. vydání

Olomouc 2013

Edice – Skripta

ISBN 978-80-244-3457-5

Neprodejná publikace

Součástí publikace je CD

VUP 2013/073