

Hřížení smrku v ekotonu horní hranice lesa



Ekoton horní hranice lesa představuje z mnoha pohledů významný předěl v horském reliéfu (biogeografický, ekologický, fytoecologický atd.). V rámci nejvyšších pohoří České republiky v současné době tvoří horní hranici lesa převážně smrk ztepilý (*Picea abies*). V těchto podmínkách je generativní reprodukce smrku limitována – šišky obsahují méně semen, jejichž klíčivost je v podmínkách subalpínských holí nízká. Vegetativní reprodukce – zakořeňování spodních poléhavých větví (hřížení) představuje adaptaci smrku na růst v extrémních horských podmínkách pod vlivem vrcholového fenoménu. Prostřednictvím hřížení vznikají polykormony – skupiny jedinců klonálního původu (obr. 1). V příspěvku seznámíme s výsledky výzkumu hřížení a ekologie smrkových polykormonů z oblasti ekotonu horní hranice lesa v Hrubém Jeseníku v rámci tří odlišných témat: struktura polykormonů a dynamika hřížení, redistribuce vody mezi rodičovským a dceřiným jedincem a vliv borovice kleče na klonální smrkové skupiny. Prof. Jan Jeník, jakožto významná osobnost horské ekologie, realizoval pověstný Zimní kurz ekologie na Přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy, ve kterém se studenti účastnili výzkumných projektů a prováděli náročné terénní sběry dat v oblasti horní hranice lesa v Krkonoších. Tímto jeho přístupem jsme se inspirovali a zorganizovali letní období kurzu v Hrubém Jeseníku. Velká část terénních výzkumů byla realizována v rámci předmětu Letní kurz ekologie, který je vyučován na Lesnické a dřevařské fakultě Mendelovy univerzity v Brně. Bylo nám velkou ctí, že v letech 2009 a 2011 se našeho kurzu zúčastnil i Jan Jeník a formou odpoledních přednášek obohatil nejen studenty, ale i nás vyučující. Rádi rovněž vzpomínáme na bohaté diskuze o rozmanitých tématech horské ekologie.

Pro fenomén přechodu lesa do bezlesí v důsledku rostoucí nadmořské výšky se používá termín horní hranice lesa. Tento prostor bývá často oddělován jako širší přechodový pás – ekoton. Jeho horní hranice

je přitom vymezena horní hranicí stromů vzpřímeného růstu o různě definované minimální výšce (např. 2–5 m) a spodní hranice ekotonu je dána horní hranicí zapojeného lesa s různě definovaným mini-

málním zápojem a minimální výškou stromů. Pásmo mezi horní hranicí zapojeného lesa a horní hranicí stromů bývá rovněž označováno jako pásmo boje.

Klíčovým a jediným globálně platným faktorem zapříchujícím vznik hranice lesa jsou teplotní podmínky (Körner 2012), kdy kvůli nedostatečnému zabudování asimilátů vzniklých fotosyntézou do rostlinných pletiv a krátkému vegetačnímu období není možný růst stromů. Poloha hranice lesa a struktura dřevin budujících ekoton horní hranice lesa je však ovlivněna řadou dalších faktorů – např. klimatem daného biomu, topografickými vlastnostmi nebo mohutností horského masivu. Klíčové stanovištní faktory s rozhodujícím vlivem pro formování hranice lesa jsou ty, které působí jako stresové. Krátká vegetační sezona způsobuje nižší produkci a klíčivost semen stromů blízko limitu jejich výskytu. Častým jevem je mrazové poškození asimilačního aparátu. Rovněž zimní vysychání může negativně ovlivňovat především jehličnaté stromy, které si uchovávají jehličnatý aparát přes zimu. Jsou-li exponovány (nejsou-li chráněny sněhem), mohou při slunečných dnech transpirovat, ale protože je půda zmrzlá, nedokážou vyrovnat ztrátu vody prostřednictvím kořenového systému. Naopak negativní efekt sněhu spočívá ve zkracování vegetační sezony, což nepříznivě postihuje růst kořenů a klíčení semen. Padání sněhových lavin limituje výskyt stromů v lavinových oblastech. Vítr rovněž působí negativně na dřeviny na horní hranici lesa, a to zejména prostřednictvím mechanického poškození – abraze asimilačního aparátu a korunových zlomů. Podstatným faktorem ovlivňujícím polohu hranice lesa je kompetice s keři, v jejímž důsledku se stromy nemohou při pozitivních teplotních anomáliích šířit do

1 Horní hranice lesa v Hrubém Jeseníku. Typické je postupné uvolňování zápoje a polykormony smrku ztepilého (*Picea abies*) vystupující nad horní hranici lesa. U plošně největších polykormonů byly zaznamenány až tři generace kmenů klonálního původu.



vyšších poloh. Významnou roli také hrají živočiškové, kteří mohou okusem bránit výškovému růstu dřevin a tak omezovat jejich odrůstání. Důležitým a ve středoevropských pohořích klíčovým faktorem, který měnil pozici hranice lesa, jsou antropogenní vlivy. Především šlo o pastvu dobytka a s ní související vypalování dřevin, travaření, těžbu dříví, zalesňovací práce a v neposlední řadě imise. Komplexní popis faktorů působících na hranici lesa je uveden např. v monografii Friedricha-Karla Holtmeiera (2009).

Morfologické a fyziologické adaptace sehrávají rozhodující roli při přizpůsobení dřevin extrémním ekologickým faktorům horní hranice lesa. Rozsáhlé popisy adaptací jsou uvedeny ve specializovaných monografiích (např. Körner 2012). Vzhledem k omezené schopnosti generativního rozmnožování dřevin na horní hranici lesa představuje schopnost vegetativní reprodukce jednu z klíčových adaptací pro růst a přežití v tomto ekotonu. U jehličnatých dřevin pak nejčastější formou vegetativní reprodukce bývá hřížení. Typicky se vyskytuje v pásmu boje nad zapojenou hranicí lesa, kde již nejsou stromy vyvětvené v hustém zápoji a mají proto korunu nasazenou nízko u země. Podmínkou hřížení je, aby spodní větve byly v kontaktu se zemí a mohly zakořenit. Strom, který založil klonální skupinu, bývá nazýván rodičovský. Vegetativně vzniklý strom bývá označován jako dceřiný – hříženec nebo rameta. Pro větev, z níž dceřiný strom vznikl a která mezi těmito stromy zprostředkovává klonální spojení, se obvykle používá termín spojovací větve. Polykormon se chová z hlediska zásobování vodou a živinami jako jednotný celek, a to až do té doby, než se dceřiný jedinec stane nezávislým na vodních zásobách a živinách rodičovského stromu. Tvar polykormonů závisí na prostředí, v němž se šíří, a obecně platí, že převažuje šíření směrem od nejsilnějšího stresového faktoru. Z tohoto důvodu se na prudkých svazích klonální skupiny rozrůstají ve směru ze svahu a na místech exponovaných vytrvalému větru se pak výhradně šíří v jeho převládajícím směru (obr. 2). Na stanovištích, která nejsou výrazně svažité ani pod vlivem silnějšího větru, formují klonální skupiny pravidelný kulovitý tvar. Výskyt klonálních skupin smrků není vázán pouze do poloh nad horní hranicí lesa, občas je popisován i z nižších lokalit (Jeník 1976). V následujících kapitolách shrnujeme výsledky tří dílčích studií zmíněných v úvodu.

● Struktura polykormonů a dynamika hřížení

V rámci této studie, s jejímiž detailními výsledky se můžete seznámit v publikaci M. Šenfeldra a P. Maděry (2011), jsme se zabývali detailním výzkumem příbuzenských vztahů a intenzity hřížení u smrkových polykormonů na transektu vedoucím od spodní části ekotonu při horní hranici lesa až po horní část ekotonu – při stromové hranici. Příbuzenské vztahy byly rekonstruovány pomocí dochovaných spojovacích (hřízicích) větví, u nichž byla změřena jejich výška nasazení na rodičovském stromu a vzdálenost zakořenění. Studované



2

charakteristiky jsme srovnávali v rámci uvedeného výškového gradientu.

Zastoupení stromů v jednotlivých klonálních generacích v polykormonech nám poskytuje velmi specifický pohled na věkovou strukturu populace (obr. 3–5). Ve spodní části ekotonu vyprodukovalo celkem 11 rodičovských stromů 49 dceřiných stromů první generace, tyto dále vytvořily 23 dceřiných stromů druhé generace, které daly dokonce vzniknout pěti stromům třetí generace. V horní části ekotonu bylo zaznamenáno o jednu generaci dceřiných stromů méně, což bylo způsobeno nižším věkem rodičovských stromů, souvisejícím s postupnou expanzí stromů do vyšších poloh. Jejich nižší věk je důkazem postupného přirozeného návratu stromů tam, kde rostly před zásahy člověka – pastvou, vypalováním a travařením.

V horní části ekotonu vyprodukovalo celkem pět rodičovských stromů 64 dceřiných jedinců první generace, kteří pak vytvořili 10 stromů druhé generace. Byl zaznamenán významný rozdíl v počtu dceřiných stromů první generace připadajících na jeden rodičovský strom mezi horní (průměr = 12,8 ± 4,2) a spodní částí ekotonu (4,5 ± 1,1). Rovněž byla zjiště-

2 Smrkový polykormon při horní hranici výskytu stromů o výšce 2 m. Je zřetelné vegetativní šíření ve směru převládajícího větru.

3 Dceřiné stromy první generace vzniklé hřížením větví rodičovského smrku při horní hranici zapojeného lesa

na delší vzdálenost zakořenění hřízicích větví od rodičovského stromu mezi spodní (93,0 ± 4,6 cm) a horní částí ekotonu (43,9 ± 3,1 cm). Stejný trend se projevil i ve výšce nasazení zahřížené větve na rodičovském stromě mezi spodní (25,9 ± 2,8 cm) a horní částí ekotonu (7,8 ± 0,7 cm). Kratší vzdálenost hřížení spolu s nižším nasazením hřízicích větví a větším množstvím klonálních jedinců připadajících na jeden rodičovský strom poukazuje na trend zvýšení intenzity klonální reprodukce s rostoucí intenzitou stresu v důsledku nadmořské výšky a vrcholového fenoménu. Stromy ve větších nadmořských výškách jsou více poškozovány zlomy, což je aktivací proces pro rozvoj spodních poléhavých větví a formování adventivních kořenů. Intenzita hřížení smrků tedy úzce souvisí s mírou odezvy na působení stresových podmínek na daném stanovišti.



3



4 Kmen rodičovského stromu (vlevo) a odrostlí hříženci první generace

5 Typicky zbytnělá část kořenového náběhu u hřížence s pozůstatkem spojovací větve. Tento jedinec se již plně osamostatnil, protože došlo k přerušení spojovací větve.

● Redistribuce vody mezi rodičovským a dceřiným jedincem

Klonální skupiny skládající se ze vzájemně propojených kmenů jsou charakterizovány fyziologickou integrací, která umožňuje přerozdělování uhlovodíků (sacharidů), minerálních prvků a vody. V této kapitole přiblížíme výsledky fyziologické studie (Šenfeldr a kol. 2016) zaměřené na přerozdělování vody mezi vzájemně propojeným rodičovským (53 let) a dceřiným (23 let) stromem u smrkového polykormonu. Po dobu jednoho vegetačního období jsme měřili kvantitu a časovou dynamiku transpiračního proudu (resp. množství proteklé vody) v rodičovském a dceřiném kmeni, ve spojovací zahřížené větvi a u kontrolní nehřížící větve v rámci polykormonu rostoucího v ekotonu hranice lesa v Hrubém Jeseníku. Hodnoty transpiračního proudu byly zaznamenávány v desetiminuto-

vých intervalech. Použili jsme přístrojovou metodu měření transpiračního proudu, která pracuje na principu tepelné bilance kmene (obr. 6–9).

Výsledky odhalily velmi zajímavý způsob redistribuce vody mezi mateřským a dceřiným jedincem. V ranních a dopoledních hodinách transpirační tok v hřížící větvi směřoval k dceřinému stromu, zatímco kolem poledních hodin docházelo k obrácení toku a jeho proudění směrem k rodičovskému stromu. Vzhledem k tomu, že transpirační tok je pasivní proces řízený dynamikou vodních potenciálů v kontinuu půda–rostlina–atmosféra, byla dvousměrná denní dynamika toku vysvětlena změnami hodnot vodních potenciálů v koruně rodičovského a dceřiného stromu během dne. Vodní zásoby rodičovského a dceřiného stromu byly v průběhu noci dosycovány. Po východu slunce začaly oba stromy transpirovat. Dceřiný strom měl výrazně menší a kratší kmen a byl vystaven přímému slunečnímu záření (orientací k východu), tudíž velmi brzy po začátku transpirace v koruně došel transpirační požadavek do spodní části kmene. V té době byl kmen rodičovského stromu dosycený vodou, tento strom transpiroval

v koruně, a než došel gradient vodního potenciálu do spodní části kmene (zpravidla v poledních hodinách), mohl dceřiný jedinec využívat jeho vodních zásob prostřednictvím hřížící větve. Jakmile se v poledních hodinách snížil vodní potenciál u báze kmene rodičovského stromu na hodnotu nižší než v dceřiném stromu, docházelo ke změně a tok se obrátil k rodičovskému stromu.

Uvedené vysvětlení bylo podpořeno měřením změn vodních potenciálů v koruně rodičovského a dceřiného stromu v průběhu dne prostřednictvím Scholanderovy bomby. V ranních hodinách byly naměřeny nižší hodnoty v koruně dceřiného stromu ($-1,9 \pm 0,1$ MPa) oproti rodičovskému stromu ($-1,6 \pm 0,1$ MPa), krátce po poledni byl naopak zaznamenán nižší vodní potenciál v koruně rodičovského stromu (dceřiný $-1,6 \pm 0,1$, rodičovský $-2,1 \pm 0,1$ MPa) a tento poměr vydržel až do pozdní odpoledních hodin (dceřiný $-1,2 \pm 0,1$, rodičovský $-1,6 \pm 0,1$ MPa). Průměrná denní suma transpiračního toku za sledované období (99 dní) činila pro rodičovský strom $8,3 \pm 4,6$ kg vody, zatímco pro dceřiný $0,23 \pm 0,1$ kg. Denní hodnota toků v hřížící větvi ve směru k dceřinému stromu dosahovala průměrně $0,013 \pm 0,09$ kg, ve směru k rodičovskému pouze $0,006 \pm 0,001$ kg. V kontrolní nezakořeněné větvi jsme zjistili průměrnou denní hodnotu transpiračního toku $0,05 \pm 0,02$ kg vody.

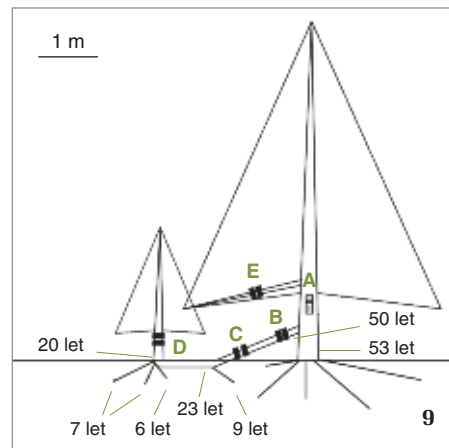
Po vypočtení sumárních hodnot transpirace za celé období měření se ukázalo, že 66 % z celkového množství vody proteklo v zahřížené větvi ve směru k dceřinému stromu. Z vody, kterou vytranspiroval dceřiný strom za sledované období, bylo 5,3 % dotováno rodičovským stromem, prostřednictvím hřížící větve (resp. šlo o míru závislosti dceřiného stromu na rodičovském). Na druhou stranu dceřiný jedinec dotoval rodičovský strom skrz spojovací větev pouze v množství menším než 0,1 %. Naše výsledky popsaly kompletně nový typ přerozdělování vody mezi stromy prostřednictvím zahřížené větve. Tento způsob redistribuce umožňuje zvýšit efektivitu vodního transportu v rámci polykormonu.

● Vliv borovice kleče na klonální smrkové skupiny

Se zvyšujícím se stresem v důsledku nízkých teplot ve vegetační sezoně dochází v ekotonu hranice lesa ke snížení kompetiční výhody stromů oproti keřům. Keře mohou díky poléhavému růstu profitovat z ohřátého povrchu půdy, což je oproti stromům zvýhodňuje. Právě kompetiční tlak keřů může blokovat teplotně podmíněnou expanzi stromů v ekotonu hranice lesa směrem vzhůru.

Vliv nepůvodních porostů borovice kleče (*Pinus mugo*) na populační dynamiku smrkových polykormonů v oblasti ekotonu horní hranice lesa jsme studovali v Hrubém Jeseníku (obr. 10). Detailní výsledky jsou obsaženy v publikaci M. Šenfeldra a kol. (2014), zde uvedeme jen hlavní poznatky. Sledovali jsme vliv tří kategorií porostů kleče – podle pokrývnosti jsme definovali husté porosty (70–100 %), rozvolněné (20–70 %) a volnou plochu (bez





6 až 8 Přístrojové měření redistribuce vody mezi rodičovským a dceřiným kmenem prostřednictvím metody tepelné bilance kmene. Čidlo instalované na kmeni rodičovského stromu (obr. 6), čidlo na kmeni dceřiného stromu (7) a dvojice čidel v radiacním krytu na spojovací větví (8)

9 Schéma zapojení čidel pro měření přerozdělování vody mezi rodičovským a dceřiným jedincem a stáří jednotlivých částí nadzemní a podzemní biomasy. Čidlo na měření kvantity a časové dynamiky transpiračního proudu: A – na kmeni rodičovského jedince, B – na zahřízené větví směrem k rodičovskému stromu, C – na zahřízené větví směrem k dceřinému stromu, D – na kmeni dceřiného stromu, E – na kontrolní větví, která nehřívá. Upraveno podle: M. Šenfeldr a kol. (2014)

10 Ostrůvkovitě se vyskytující polykormony smrku v zapojeném porostu borovice kleče (*Pinus mugo*). Snímky M. Šenfeldra



kleče) – na věkovou strukturu, intenzitu hřížení a výškový růst smrkových polykormonů. Naše výsledky poukázaly, že se zvyšujícím se zápojem klečových porostů zanikají hřížící větve u smrkových polykormonů následkem mechanického tlaku a zastínění klečí (medián, tedy prostřední hodnota v řadě naměřených hodnot uspořádaných podle velikostí, počtu hřížících větví v polykormonu: hustá kleč 0, volná plocha 2,8). To vede k postupné absenci mladých hříženců (medián počtu hříženců v polykormonu: hustá kleč 1,8, volná

plocha 0) a snížení počtu kmenů v polykormonech (hustá kleč 3, volná plocha 8). Smrkové skupiny v klečových porostech byly následkem zamezení vegetativní reprodukce významně starší ve srovnání s volnou plochou (medián průměrného věku kmenů v polykormonu: hustá kleč 64 let, volná plocha 38 let). Rozvolněné porosty kleče tvořily z hlediska sledovaných ukazatelů přechod mezi kategoriemi hustá kleč a volná plocha. Na rozdíl od negativního ovlivnění vegetativní reprodukce působily porosty kleče pozitivně

na výškový růst smrků, protože snižovaly negativní vliv abraze a okusu zvěří. Vliv kleče na smrk v ekotonu hranice lesa tedy zahrnuje negativní i pozitivní efekty.

Podle našich zjištění bude zvyšování pokryvnosti smrků vegetativního původu v důsledku oteplení souvisejícího se změnou klimatu významně blokováno na lokalitách s hustými porosty kleče. Na druhou stranu v oblastech bez souvislých a hustých porostů kleče může docházet k expanzi smrku do vyšších poloh. Tento druh šíření závisí na úspěšnosti generativní reprodukce – uchycování semenáčků. Semenáčky smrku jsme zaznamenali na většině výzkumných ploch v Hrubém Jeseníku, a to i v nejvyšších polohách při horní hranici výskytu stromů. Na základě rozdílů ve věkové struktuře smrků mezi horní hranicí lesa a horní hranicí stromů byla rekonstruována expanze stromů v ekotonu horní hranice lesa směrem vzhůru. Podle Václava Tremly a kol. (2016) došlo za posledních 120 let v ekotonu hranice lesa ke dvěma výrazným vlnám generativního zmlazování smrků, které souvisely zejména s ukončením pastvy a travení v nejvyšších polohách Hrubého Jeseníku.

Seznam použité literatury uvádíme na webové stránce Živa.

