

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa



Diplomová práce

**Růstové vlastnosti rodu *Empetrum* L. v oblastech
arktické a krkonošské arкто-alpinské tundry**

Autor: Bc. František Trkal

Vedoucí práce: Ing. Vojtěch Čada, Ph.D.

© 2020 ČZU v Praze

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

Bc. František Trkal

Lesní inženýrství

Lesní inženýrství

Název práce

Růstové vlastnosti rodu Empetrum (L.) v oblastech arktické a krkonošské arкто-alpínské tundry

Název anglicky

Growth traits of genus Empetrum (L.) in areas of Arctic and Krkonoše arcto-alpine tundra.

Cíle práce

Cílem práce je shrnout dosavadní znalosti o ekologii růstu keřů rodu Empetrum (L.) v oblastech tundry. Dále pak vlastní výzkumnou prací porovnat růstové vlastnosti tohoto rodu v oblastech arktické tundry a krkonošské arкто-alpínské tundry.

Metodika

Budou odebrány vzorky Empetrum (L.) v oblastech arktické a krkonošské arкто-alpínské tundry. Následně proběhne laboratorní analýza s cílem zjistit růstové vlastnosti na úrovni buněčné anatomie. Výsledky budou zhodnoceny vhodnými statistickými metodami a diskutovány v souvislostech aktuální odborné literatury.

Doporučený rozsah práce

40 – 50 stran

Klíčová slova

Ekologie, Arktida, Krkonoše, dendrochronologie, klimatická změna

Doporučené zdroje informací

- BÄR, Annette; BRÄUNING, Achim; LÖFFLER, Jörg. Dendroecology of dwarf shrubs in the high mountains of Norway—A methodological approach. *Dendrochronologia*, 2006, 24.1: 17-27.
- BÄR, Annette; BRÄUNING, Achim; LÖFFLER, Jörg. Ring-width chronologies of the alpine dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* from the Norwegian mountains. *Iawa Journal*, 2007, 28.3: 325-338.
- BÄR, Annette, et al. Growth-ring variations of dwarf shrubs reflect regional climate signals in alpine environments rather than topoclimatic differences. *Journal of Biogeography*, 2008, 35.4: 625-636.
- BOUDREAU, Stéphane; ROPARS, Pascale; HARPER, Karen Amanda. Population dynamics of *Empetrum hermaphroditum* (Ericaceae) on a subarctic sand dune: evidence of rapid colonization through efficient sexual reproduction. *American Journal of Botany*, 2010, 97.5: 770-781.
- LIANG, Eryuan, et al. Annual increments of juniper dwarf shrubs above the tree line on the central Tibetan Plateau: a useful climatic proxy. *Annals of botany*, 2011, 109.4: 721-728.
- RAYBACK, Shelly A.; HENRY, Gregory HR. Dendrochronological potential of the Arctic dwarf-shrub *Cassiope tetragona*. *Tree-Ring Research*, 2005, 61.1: 43-53.
- WEIJERS, Stef; BROEKMAN, Rob; ROZEMA, Jelte. Dendrochronology in the High Arctic: July air temperatures reconstructed from annual shoot length growth of the circumarctic dwarf shrub *Cassiope tetragona*. *Quaternary Science Reviews*, 2010, 29.27-28: 3831-3842.
- WILD, Jan; WINKLER, Eckart. Krummholz and grassland coexistence above the forest-line in the Krkonoše Mountains: grid-based model of shrub dynamics. *ecological modelling*, 2008, 213.3-4: 293-307.
- WILMKING, M., et al. Continuously missing outer rings in woody plants at their distributional margins. *Dendrochronologia*, 2012, 30.3: 213-222.
-

Předběžný termín obhajoby

2017/18 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Vojtěch Čada, Ph.D.

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Konzultant

Mgr. Ing. Jiří Lehejček, Ph.D.

Elektronicky schváleno dne 6. 3. 2019

prof. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 13. 3. 2019

prof. Ing. Marek Turčáni, Ph.D.

Děkan

V Praze dne 05. 04. 2020

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci na téma „Růstové vlastnosti rodu Empetrum L. v oblastech arktické a krkonošské arkto-alpínské tundry“ vypracoval samostatně pod vedením Ing. Vojtěcha Čady, Ph.D a Mgr. et Ing. Jiřího Lehejčka, Ph.D a použil jen prameny, které uvádím v příloženém seznamu použitých zdrojů.

Jsem si vědom, že zveřejněním diplomové práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne: 1. 6. 2020

Podpis:

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval vedoucímu své diplomové práce Ing. Vojtěchu Čadovi, Ph.D. za jeho konzultace a cenné rady. Chci poděkovat rovněž Mgr. et Ing. Jiřímu Lehejčkovi, Ph.D. za jeho odbornou pomoc, vstřícný přístup a také za jeho trpělivost. Dále bych rád poděkoval České arktické vědecké infrastruktuře Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích - stanici Josefa Svobody na Svalbardu (Projekt CzechPolar2 LM2015078 podpořený Ministerstvem školství, mládeže a tělovýchovy České republiky), díky které mi byl umožněn sběr vzorků na souostroví Svalbard, a všem, kteří mi zde se sběrem pomáhali. Děkuji také ostatním lidem, kteří mi jakkoli pomohli a věnovali mi čas při tvorbě této diplomové práce.

Abstrakt

Empetrum L., česky šicha, je rod nízkých poléhavých keřů, patřící do čeledi vřesovcovitých (*Ericaceae*). V chladných podmínkách na chudých půdách, tvoří husté koberce téměř monokulturní vegetace. Šicha se zdá být rezistentní proti atmosférickému znečištění a je tolerantní k těžkým kovům. Přežívá dokonce i na silně znečištěných chudých půdách v blízkosti hutí. Je velmi citlivá k mechanickým disturbancím a k ohni.

Praktická část této práce srovnávala růstové charakteristiky rodu *Empetrum* v oblastech arktické tundry na Svalbardu a arкто-alpínské tundry v Krkonoších. Cílem práce bylo stanovit rychlost primárního růstu. Finální analýzu se podařilo provést na relativně velkém vzorku 30 jedinců *E. hermaphroditum* ze Svalbardu a 33 jedinců *E. hermaphroditum* a *E. nigrum* z Krkonoš. Z kmene každého jedince bylo uděláno několik preparátů (metoda sériových řezů). První řez byl proveden v kořenovém krčku, další potom ve vyšších částech kmene. Vždy byla změřena vzdálenost mezi jednotlivými řezy. Tímto postupem bylo možné zmapovat delší časové období primárního růstu šichy než v předchozích studiích. Jedinci z Krkonoš rostou v průměru několikanásobně rychleji (\varnothing 6,73 cm/rok) než jedinci ze Svalbardu (\varnothing 1,43 cm/rok). Vedlejším cílem práce bylo zjistit průměrnou šířku letokruhů a věk. Letokruhy na bázi kmene u jedinců z Krkonoš byly téměř dvojnásobné (\varnothing 0,109 mm) oproti těm ze Svalbardu (\varnothing 0,064 mm). Nejvyšší, resp. průměrný věk krkonošských šich byl naopak výrazně nižší a to 24, resp. 13 let, oproti svalbardským 75, resp. 38 roků. Potvrdila se tedy spojitost mezi náročnými podmínkami k růstu a dlouhověkostí, která byla u zakrslých keřů již několikrát popsána.

Zdá se, že rychlejší primární růst v Krkonoších není zapříčiněn čistě vyššími letními teplotami vzduchu, jako tomu je u jiných keřů tundry, ale spíše silnějším vlivem konkurence dalších druhů. Vliv konkurence na rychlost primárního růstu šichy popsali také další studie tohoto rodu. Vyšší rychlost primárního růstu u krkonošských šich je tedy spíše adaptací na lokální podmínky, podmíněná především silnější konkurencí ostatních druhů rostlin.

Klíčová slova: Ekologie, Arktida, Krkonoše, dendrochronologie, klimatická změna

Abstract

Empetrum L. (crowberry) is a genus of recumbent dwarf shrubs belonging to the family *Ericaceae*. In cold conditions, on poor soils, dense carpets of *Empetrum* form almost monocultural vegetation. Crowberry appears to be resistant to atmospheric pollution and is tolerant to heavy metals. It survives even on heavily polluted poor soils near smelters. It is very sensitive to mechanical disturbances and fire.

The practical part of this work compared the growth characteristics of the genus *Empetrum* in the areas of the Arctic tundra in Svalbard and the arcto-alpine tundra in the Krkonoše Mountains. The main goal was to determine the rate of primary growth. A relatively large sample of 30 individuals of *E. hermaphroditum* from Svalbard and 33 individuals of *E. hermaphroditum* and *E. nigrum* from the Krkonoše Mts. was examined. Several cuts were made from the stem of each individual (serial sectioning method). The first cut was made in the stem base, the next ones in the upper parts of the stem. The distance between individual sections was always measured. By this procedure, it was possible to analyze a longer period of primary growth of the crowberry than in previous studies. Individuals from the Krkonoše Mts. grow on average several times faster (\varnothing 6.73 cm / year) than individuals from Svalbard (\varnothing 1.43 cm / year). The secondary goal was to determine the average width of annual rings and age. The annual rings on the stem base of individuals from the Krkonoše Mts. were almost double (\varnothing 0.109 mm) compared to those from Svalbard (\varnothing 0.064 mm). The highest, resp. average age of the crowberries from Krkonoše Mts. was significantly lower, than from Svalbard, namely 24 resp. 13 years, compared to 75 resp. 38 years. Thus, the connection between harsh environment and longevity, which has already been described several times for dwarf shrubs, was confirmed.

It seems that the faster primary growth in the Krkonoše Mts. is not caused mainly by higher summer air temperatures, as in other species of tundra dwarf shrubs, but rather by a stronger influence of competition as has also been described by previous studies of this genus. Faster primary growth in the Krkonoše Mts, is thus rather an adaptation to local conditions, caused mainly by competition of other plant species.

Keywords: Ecology, Arctic, Krkonoše Mts., dendrochronology, climate change

Obsah

1 Úvod.....	10
2 Literární rešerše	12
2. 1 Srovnání polární a arkto-alpínské tundry na Svalbardu a v Krkonoších	12
2. 1. 1 Arkto-alpínská tundra Krkonoš.....	13
2. 1. 2 Polární tundra na Svalbardu.....	15
2. 1. 3 Hlavní rozdíly mezi polární a alpínskou tundrou	17
2. 2 Rod <i>Empetrum</i>	18
2. 3. Dendrochronologický výzkum keřů tundry	22
2. 3. 1 Metodologický přístup.....	23
2. 3. 2 Dendrochronologický výzkum rodu <i>Empetrum</i> L.	26
2. 3. 3 Vliv industriálního znečištění na věkovou strukturu šichy černé	26
2. 3. 4 Populační dynamika šichy oboupohlavné.....	28
2. 3. 5 Závislost šířky letokruhů na klimatu u šichy oboupohlavné	30
2. 4 Faktory ovlivňující primární růst u rodu <i>Empetrum</i> L. a dalších keřů tundry	31
3 Materiál a metody	34
3. 1 Zkoumaná oblast.....	34
3. 1. 1 Svalbard	34
3. 1. 2 Krkonoše	35
3. 2 Sběr dat	37
3. 3 Laboratorní práce	39
3. 3. 1 Příprava preparátů.....	39
3. 3. 2 Měření šířky letokruhů.....	39
3. 3. 3 Křížové datování a zjištění primárního růstu.....	40
4 Výsledky	42
5 Diskuze	45

5. 1 Primární růst.....	45
5. 2 Sekundární růst	47
5. 3 Věk.....	48
6 Závěr	51
7 Seznam literatury a použitých zdrojů	52

1 Úvod

Biom tundry pokrývá přibližně 2,3 % rozlohy souší. Přírodní podmínky v tundře, především pak nízké teploty, jsou nepříznivé pro růst dřevin. Tundra je proto trvale bezlesou krajinou. Rozšířena je především v polárních oblastech, kde je specifikována jako polární tundra. Je ohraničena přibližně izotermou 10 °C průměrné denní teploty v nejteplejším měsíci (obr. 2). Obdobou polární tundry je na hřebenech vysokých hor alpská tundra. Tam, kde se oba typy tunder prolínají, hovoříme o arкто-alpské tundře. K té patří i biom na nejvyšších hřebenech a hřbetech Krkonoš, „krkonošská tundra“.

Oblasti arktické i alpské tundry jsou zvláště citlivé na klimatické změny (Beniston and Innes, 1998; Myers-Smith et. al., 2011). Abychom mohli tyto změny zkoumat a pochopit, potřebujeme dostatečně přesná data o jejich vývoji.

Život v tundře je po všech stránkách dokonalým svědectvím složitých adaptací k přežití v extrémních životních podmínkách. Zakrslé keře pokrývají rozsáhlé plochy území nad hranicí lesa. Přitahují výzkumný zájem díky velkému počtu druhů vhodných pro dendrochronologickou analýzu. Studie byly prováděny například na druzích *Salix arctica* Pall. (Schmidt et al., 2006; Buchwal et al., 2013; Le Moullec et al., 2018) nebo *Cassiope tetragona* L. (Johnstone a Henry, 1997; Rayback a Henry, 2005, 2006).

Zakrslý keř *Empetrum nigrum ssp. hermaphroditum* Hagerup byl poprvé zkoumán Bär et al. (2006, 2007, 2008). V těchto studiích z horských lokalit centrálního Norska se podařilo úspěšně zkonstruovat chronologickou řadu podle šířek letokruhů a ukázat tak potenciál tohoto cirkumboreálně rozšířeného druhu pro dendrochronologickou analýzu.

Jiné výzkumy se zabývaly primárním růstem tohoto rodu. Byly to například práce Shevtsova et al., (1997), Wada et al., (2002) nebo Zverev et al., (2007). Ty sledovaly primární růst v horizontu několika málo let. Dlouhodobější studii publikovali Campioli et al., (2012), jejichž měření probíhalo po dobu více než 20 let. U všech těchto studií byl primární růst zjišťován opakovaným měřením. Měření probíhala na

experimentálních plochách, kdy byla zkoumána odezva primárního růstu na různé podněty.

S pomocí dendrochronologické analýzy je možné zpětně zjistit primární růst během celého života rostliny. Většinou sice není možné určit přesnou hodnotu v každém roce a pracuje se zde s průměry z určitých úseků, na druhou stranu časová řada je dlouhá desítky let a mapuje celý životní cyklus rostliny. Takový postup by tedy mohl doplnit již dříve zjištěné poznatky v dlouhodobějším horizontu.

Cílem této diplomové práce je shrnout dosavadní znalosti o ekologii růstu keřů rodu *Empetrum* (L.) v oblastech tundry. Dále pak vlastní výzkumnou prací porovnat růstové vlastnosti tohoto rodu v oblastech arktické tundry, přesněji na Svalbardu, a v krkonošské arкто-alpínské tundře.

Cílem praktické části diplomové práce je především zjistit růstové charakteristiky *Empetrum nigrum* L. a *Empetrum nigrum* L. ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher. Konkrétně je hlavním předmětem zájmu této diplomové práce stanovení rychlosti primárního růstu těchto zakrslých keřů. Mezi vedlejší cíle patří porovnání dalších parametrů růstu, jako průměrnou šířku letokruhů nebo věk zkoumaných jedinců.

2 Literární rešerše

2. 1 Srovnání polární a arкто-alpínské tundry na Svalbardu a v Krkonoších

Dolním omezením alpínské a arкто-alpínské tundry je alpínská hranice lesa (Tremel, 2003). Přírozená alpínská hranice lesa má na zeměkouli velmi rozmanité podoby, probíhá v různých nadmořských výškách podle rozlehlosti hor a místního klimatu a její vzhled tvoří nejrozličnější dřeviny. Spolu s polární hranicí lesa představují citlivé a dynamické prostředí, které reaguje i na probíhající klimatické změny (Kociánová et al., 2015). Stejně jako u dalších ekotonů nejde ve skutečnosti o ostrou hranici, ale o širší přechodovou zónu (Tremel, 2003).

Nad touto hranicí se nachází bezlesá krajina, tundra. Je ohraničena přibližně izotermou 10 °C v nejteplejším měsíci (Svoboda, 2017). Tundrové společenstvo cévnatých rostlin je tvořeno trávami, ostřicemi a dalšími vytrvalými bylinami, které tvoří podrost křovinám a vřesovištím. Vyskytují se zde také bohatá společenstva mechorostů a lišejníků, vytvářející velmi hustě zapojený vegetační koberec.

Nejrozšířenější je tundra v polárních oblastech, kde je specifikovaná jako polární tundra. Na jižní polokouli pokrývá polární tundra malé nezaledněné plochy subantarktických ostrovů, jako jsou např. Falklandy, Jižní Georgie nebo Jižní Sandwichovy ostrovy. Na severní polokouli se rozprostírá v Arktidě a to od severní hranice lesa až po severní okraje euroasijského a severoamerického kontinentu. Mimo pevninu zahrnuje také Island, Grónsko, Svalbard (Špicberky) a další arktické ostrovy a souostroví (Kociánová et al., 2015). Arktida se zpravidla dělí na oblasti vysoké a nízké Arktidy. Nízká Arktida navazuje na severní hranici lesa. Přechod tajgy v tundru tvoří relativně úzká zóna s bohatou křovinatou vegetací (lesotundra). Se vzrůstající zeměpisnou šířkou je terén pokryt přízemními, ale souvislými rostlinnými společenstvy (Svoboda, 2017). Mezi těmito tundrovými společenstvy se často vyskytují různá tekoucí i stojatá mokřadní stanoviště. Vysoká Arktida se rozkládá v severní části území a vyznačuje se nízkými srážkami a nízkými teplotami v průběhu celého roku. Nadzemní biomasa se zde vyskytuje jen sporadicky. Průměrné letní teploty zde nepřesahují 5 °C (Svoboda, 2017).

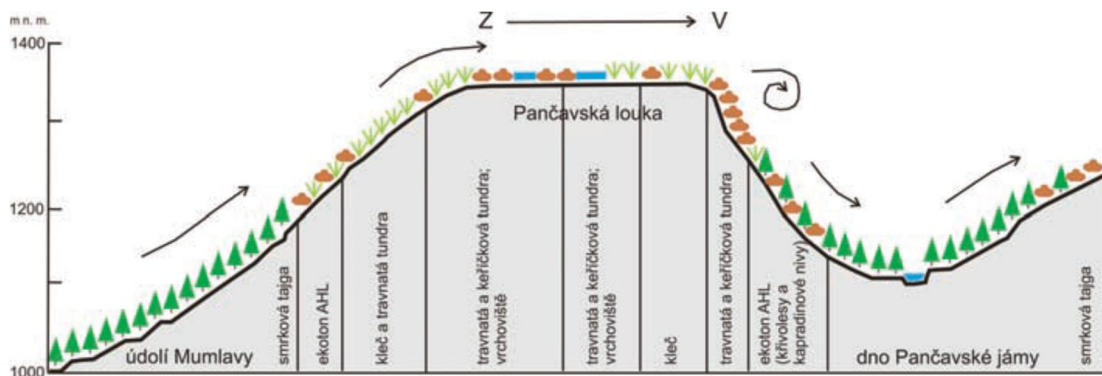
Alpínská tundra se nachází ve vysokých pohořích celého světa včetně tropických oblastí. Mezi hercynskými pohořími střední Evropy mají nejlépe diferencovaný alpínský stupeň právě Krkonoše (Tremel, 2003). Protože se zde prolínají vlivy arktické i alpínské tundry, hovoříme zde o arкто-alpínské tundře (Soukupová et al., 1995).

2. 1. 1 Arkto-alpínská tundra Krkonoš

Krkonoše jsou výrazně strukturovaným hercynským pohořím, které v nevelkém výškovém rozmezí vytváří výraznou výškovou stupňovitost se širokým spektrem meteorologických, geomorfologických, biologických a ekologických procesů (Jeník, 2000). Na jejich vzhledu se odrážejí geohistorická, georeliéfová a klimatická specifika tohoto nevelkého horského systému, ale i několik staletí trvající osidlování člověkem, především éra budního hospodářství v 18. a 19. století (Štursa et al., 2010). Mají postglaciální vývojovou spjitost jednak se severskou tundrou ve Skandinávském pohoří, jednak se subalpínsko/alpínským bezlesím ve francouzském Předalpí, Juře, Alpách a Západních Karpatech (Jeník, 2000)

Krkonoše jsou velmi přehledné v uspořádání reliéfu, horninového podloží i klimatických podmínek. Tundrová oblast je vyvinuta odděleně v jejich západní a východní části (Kociánová et al., 2015). Na přirozeném kolísání alpínské hranice lesa se projevuje jak makroklimatický gradient (více oceanický charakter západní části pohoří oproti kontinentálněji laděné východní části), tak topoklimatické rozdíly. Hlavně pak mnohem členitější a pozvolnější reliéf na jižních svazích oproti strmým severním svahům (Štursa et al., 2010). Obě části (západní a východní) mají shodný geologicko-geomorfologický základ: dva souběžné hřbety – Český a Pohraniční – protažené ve směru západ-východ, oddělené říčním údolím a propojené reliéfem náhorních plošin (v západních Krkonoších v okolí Labské boudy, ve východních v okolí Luční boudy). Na ně navazují uzávěry závětrných údolí, které byly v minulosti vyplněné ledovci. Toto uspořádání koresponduje s převládajícím JZ až Z větrným prouděním a srážkami, a to v důsledku atmosférické cirkulace mezi 30° a 60° severní šířky. Výsledkem je specifické rozložení sněhu, činnost sněhových lavin, drsné klima a tomu odpovídající rozmanitost společenstev rostlin a živočichů (Kociánová et al., 2015).

Pro Krkonoše jsou typické anemo-orografické systémy (Jeník, 1961), které jsou zde vyvinuty asi nejvýrazněji z celé Evropy (Kociánová et al., 2015). Ty mají za následek nerovnoměrné rozložení sněhové pokrývky, tím i velkou akumulaci sněhu, což v závětrí podmiňuje vznik lavin. Dále vyšší rychlosti větru na zarovnaných površích a návětrných vodících údolích, a naopak turbulentní proudění vzduchu a ukládání větrem unášených částic v závětrných prostorech (Jeník, 1961). Tundra je vázána především na hřebeny a závětrí A-O systémů (Kociánová et al., 2015).



Obr. 1: Uspořádání vegetace a profilu v A-O systému Mumlavy. Pančavská louka je jednou ze zkoumaných lokalit (Štursa et al., 2010).

Průměrná roční teplota v Krkonoších osciluje mezi $+6\text{ }^{\circ}\text{C}$ na úpatí hor až po $+0,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ na vrcholu Sněžky (Štursa, 2013). Průměrná letní teplota ve vertikálním gradientu podhůří – vrcholy se pohybuje v rozmezí $+14\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $+8,3\text{ }^{\circ}\text{C}$; průměrná lednová teplota nabývá hodnot $-4,5\text{ }^{\circ}\text{C}$ až $-7,2\text{ }^{\circ}\text{C}$ (Štursa, 2013). Nejteplejší měsíc je v Krkonoších červenec, nejstudenější pak leden.

Krkonoše jsou jednou ze srážkově nejbohatších oblastí Česka. Průměrné roční srážky zde dosahují hodnot 800 mm na úpatí až po více než 1400 mm ve vrcholových partiích, zejména pak v (severo) západní části pohoří (Štursa, 2013). Ve vrcholových partiích tvoří pevné srážky více než 50 % z celkového úhrnu srážek (Kociánová et al., 2013).

Průměrná doba, kdy ve vrcholových partiích leží souvislá sněhová pokrývky, činí až 180 dní s výškou 100-200 cm, v mimořádně bohatých zimách až 400 cm (Spusta a Kociánová, 1998). Sněhová pokrývky je rozložena nestejně s gradientem návětrí – závětrí (Spusta et al., 2003). Délka trvání a mocnost sněhové pokrývky mají spolu se svahovými pochody zásadní vliv na utváření a vývoj zdejší vegetace (Jeník, 1961).

Průměrná nadmořská výška alpínské hranice lesa je v Krkonoších 1230 m n. m. (Tremel a Banaš, 2000). Krkonošská tundra zabírá relativně malou plochu 47 km², což je pouze 7,4 % z celkové rozlohy Krkonoš (32 km² na české a 15 km² na polské straně hor). I přes malou rozlohu se zde nachází bohatý soubor kryogenních tvarů a široká mozaika vysokohorských a severských ekosystémů (Štursa, 2013).

Detailněji je Soukupová et al. (1995) rozčlenili na 3 zóny. Kryo-eolickou (lišejníková tundra), kam patří nejvyšší vrcholy a hřbety s kamennými moři a alpínskými vyfukovanými trávníky. Jedná se o klimaticky nejdrsnější oblast Krkonoš, kde se průměrná roční teplota pohybuje jen okolo +1 °C. Vegetaci tvoří společenstva rostlin nesnášející vyšší a déletrvající sněhovou pokrývku. Rostou zde také vzácné severské a alpínské lišejníky.

Druhou je zóna kryo-vegetační (travnatá tundra), kam patří třetihorní vrcholové plochy s vyrovnaným terénem, severskou vegetací, subarktickými mokřady a vysokými srážkovými úhrny. Jsou zde běžná jarní a letní sněhová pole a průměrná teplota se zde pohybuje kolem 1,6 °C. Mnohé zde rostoucí rostliny jsou běžné na severu Evropy, např. ostružiník moruška. V této zóně byly odebírány vzorky *Empetrum* L.

Třetí je zóna niveo-glacigenní (květnatá tundra), kam patří ledovcové kary a nivační deprese na závětrných svazích s vysokostébelnou travinnou a křovinnou vegetací (Soukupová et al., 1995; Kociánová et al., 2015).

2. 1. 2 Polární tundra na Svalbardu

Svalbard je souostroví pod norskou správou. Nachází se v Severním ledovém oceánu, severně od evropské pevniny. Tato skupina ostrovů leží mezi 76° (Bjørnøya) až 81° (Sjuøane) severní šířky a 10° až 28° východní délky. Největším ostrovem je ostrov Spitsbergen (česky Špicberk), na kterém byl prováděn i tento výzkum. Celková rozloha ostrovů je 62450 km². Přibližně 60 % povrchu souostroví je pokryto ledovci.

Vzhledem k poloze souostroví Svalbard, se jev polární noci a polárního dne vyskytuje po většinu roku. Jednotlivé ostrovy jsou značně členité vlivem glaciálních

a periglaciálních procesů. Nejvyšší vrchol Newtontoppen dosahuje výšky 1713 m n. m. Horské hřbety jsou často odděleny hlubokými fjordy, z nichž nejdelší jsou Wijdefjorden dlouhý 108 km a Isfjorden s délkou 107 km (Statistics of Norway, 2005).



Obr. 2: Arktida je zeměpisně vymezena polárním kruhem ($66^{\circ} 33' 46''$, modrá kružnice) a ekologicky opisuje severní hranici lesa, která přibližně sleduje průměrnou desetistupňovou červencovou izotermu (červená linie). Svalbard je na mapě zvýrazněn černou šipkou (dle Svoboda, 2017, upraveno).

Zdejší klima je dáno vysokou zeměpisnou šířkou. Západní pobřeží souostroví je ovlivněno doznívajícím teplým Gofským proudem, který se v této zeměpisné oblasti nazývá Severoatlantský proud. Společně s oceánským typem klimatu zmírňuje zdejší nízké teploty, především pak v zimě, kdy jsou zde teploty vyšší než v podobných zeměpisných šířkách kontinentální Kanady nebo Ruska. Průměrná letní teplota se pohybuje mezi 3 a 7 °C v červenci, zimní teplota v lednu pak mezi -13 až -20 °C (Norwegian Meteorological Institute, 2010). Průměrné roční srážky se na většině území pohybují mezi 200 mm až 400 mm (Aune, 1993).

Protože byl Svalbard během poslední doby ledové kompletně zaledněn, téměř všechny recentní druhy rostlin sem migrovaly v poměrně nedávné době. Podle genetického výzkumu mají zdejší rostliny předky jak v Grónsku, tak na americkém kontinentu a v Rusku. Jsou zde tedy zástupci amphi-atlantických, cirkumpolárních a euroasijských druhů, dohromady tvořících rozrůzněnou flóru. Nachází se zde také několik endemických druhů rostlin. Celkově je na Svalbardu známo 184 druhů cévnatých rostlin (svalbardflora.no, 2019).

2. 1. 3 Hlavní rozdíly mezi polární a alpínskou tundrou

V polární tundře hraje významnou roli polární den a noc, kdy v zimě až několik měsíců nevyjde slunce a letní slunce pak několik měsíců vůbec nezapadá. V nižších zeměpisných šířkách se tma a světlo střídají každodenně. Roční versus denní rytmus života je základním rozdílem mezi polární a alpínskou tundrou. Vegetační období je ve všech tundrových oblastech obecně krátké a limituje ho zejména rychlost odtávání sněhové pokrývky. V polárních oblastech mohou ovšem rostliny celé týdny nepřetržitě asimilovat a růst, celodenní slunce navíc snižuje nebezpečí nočních mrazů (Kociánová et al., 2015).

Díky přítomnosti permafrostu v polární tundře jsou zde daleko častější podmáčené a zrašeliněné půdy a tomu odpovídající společenstva rostlin a živočichů. V alpínské tundře vysokých pohoří se naopak někdy vyskytuje tzv. alpínský permafrost – zmrzlé skalní podloží a zvětralinový plášť, jehož tání ovlivňuje různé druhy skalních sesuvů (Kociánová et al., 2015). V Krkonoších není přítomnost permafrostu momentálně známa.

2. 2 Rod *Empetrum*

Empetrum (L.), česky šicha, je rod nízkých poléhavých keřů podobných vřesovci. Patří do čeledi vřesovcovitých (*Ericaceae*). Do tohoto rodu patří celkem šest druhů – *Empetrum asiaticum* (Nakai ex H. Itô), *Empetrum atropurpureum* (Fernald a Wiegand), *Empetrum eamesii* (Fernald a Wiegand), *Empetrum nigrum* L., česky šicha černá, *Empetrum nigrum* L. ssp. *hermaphroditum* (Hagerup.) Böcher, česky šicha oboupohlavná a *Empetrum rubrum* (Vahl. ex Willd.) (Příspěvatelé BioLibu, 2019).

V České republice, stejně jako na celém území Evropy, rostou dva druhy tohoto rodu, šicha černá a šicha oboupohlavná (Čvančara, 1990). Svalbard je na severním okraji areálu šichy oboupohlavné (Bay, 1992). Jiné druhy rodu *Empetrum* L. na Svalbardu nerostou.

Tyto dva druhy, někdy považované jen za poddruhy (Zverev et al., 2007), se liší areálem rozšíření a také sekundárním chemismem, nicméně mají velmi podobnou morfologii a charakteristiku růstu (Nilsson et al., 2000) a v environmentálních studiích se často kombinují (Tybirk et al., 2000; Uhlig, 2001). Spolehlivě se od sebe poznají pouze podle stupně ploidie (š. černá je diploid $2n=26$, š. oboupohlavná je tetraploid $2n=52$). Na společných lokalitách v Krkonoších se navíc mohou křížit za vzniku triploidního sterilního hybridu (Suda et al., 2002).

V obou případech se jedná o drobný keřík dorůstající výšky kolem 20 cm. Dřevnatějící větvičky jsou větvené, plazivé, až 1 m dlouhé (Grulich, 2011), dle zkušeností autora mohou mít větve délku i kolem 150 cm (jedinci š. oboupohlavné ze Svalbardu). Listy jsou střídavé, přisedlé, jehlicovité, 4,5-6 mm dlouhé a 1-1,2 mm široké, po stranách rovnoběžné, podvinuté, na spodní straně pouze s úzkou štěrbinou (Grulich, 2011). Květy bývají u *E. hermaphroditum* (Hagerup.) Böcher oboupohlavné (Eliáš, 2007) u *E. nigrum* L. jsou květy povětšinou jednopohlavné (Grulich, 2011). Plody jsou kulovité, lehce zploštělé černomodré peckovičky, mající 5-8 mm v průměru, s 8-10 peckami (Grulich, 2011).

Oba druhy rostou na severní polokouli (Evropa, Asie a Severní Amerika) v arktickém a subarktickém pásmu, v horách se vyskytují i více k jihu (Grulich,

2011). V jižních částech Arktidy se jedná o běžné druhy, v severních částech boreální zóny tvoří vřesoviště (Elvebakk a Spjelkavik, 1995).

Genetická analýza na vzorcích *Empetrum nigrum* L. prokázala, že vzorky vzdálené až 40 metrů od sebe mohou být klony jednoho jedince, což by mohlo naznačovat věk jednoho klonu okolo 1000 let (Szmidt et al., 2002). Nejstarší jednotlivé kmeny jedinců šicha (*E. hermaphroditum*) analyzované dendrochronologicky dosahovaly věku až 100 let (Schweingruber et al., 2013). Nejstarší hlášený věk pro jeden kmen je potom 140 let (Good, 1927). Jakmile se druh prosadí v ekosystému, hraje sexuální reprodukce pouze malou roli a klonální růst se stává hlavní strategií pro expanzi tohoto druhu (Tybirk et al., 2000; Szmidt et al., 2002).

V chladných podmínkách mohou být oba druhy dominantní a tvořit vřesoviště. Stává se tak na živinami chudých půdách, které nejsou příliš často postihovány disturbancemi. Šicha zde tvoří husté koberce téměř monokulturní vegetace, která je jen někdy narušována jehličnany jako *Pinus sylvestris* L. a *Picea abies* L. nebo různými druhy bříz (*Betula* spp.) které tvoří rozvolněné horní patro (Tybirk et al., 2000).

Šicha je dominantní v mnoha ekosystémech nemorálního, boreálního, subarktického a arktického pásma (Bell, 1973). V Dánsku se jedná o důležitý pozdně sukcesní druh, který spolu se vřesem dominuje na neobdělávaných vřesovištích a rozšiřuje se na plantáže borovice lesní (Riis-Nielsen et al., 1991). Na severu Skandinávie, v severozápadním Rusku a v Pobaltí je šicha důležitou složkou podrostu boreálních lesů. V arktické a subarktické zóně nebo na alpínských vřesovištích často tvoří dominantní druh společně s dalšími keři z čeledi vřesovcovitých, např. s druhy rodu *Cassiope* a *Vaccinium* (Haapasaari, 1989; Fremstadt, 1992).

Šicha se zdá být rezistentní proti atmosférickému znečištění, pravděpodobně z důvodu preference kyselých půd (Dalby, 1961), a je tolerantní k těžkým kovům (Monni et al., 2000). Přežívá dokonce i na silně znečištěných chudých půdách v blízkosti hutí (Zvereva a Kozlov, 2004), ale je velmi citlivá k mechanickým disturbancím a k ohni (Tybirk et al., 2000).

Tybirk et al. (2000) popsal několik zásadních vlastností šichy, které vysvětlují její schopnost potlačit většinu dalších druhů na mnoha živinami chudých stanovištích v oblastech vysoké zeměpisné šířky na severní polokouli.

- *Empetrum* L. tvoří husté koberce skládající se z vodorovných výhonů a kořenů, ve kterých se dokáže uchytit jen několik málo dalších druhů. Takovýto klonální růst je hlavní strategií pro expanzi poté, co se druh uchytí v daném ekosystému.
- Vzhledem k vysokému obsahu fenolických látek v opadu vytváří šicha organický horizont, kde se živiny uchovávají v organických sloučeninách, které jsou k dispozici pro erikoidní mykorhizu. Díky tomu má rostlina lepší přístup k zásobám dusíku a fosforu.
- Pomocí listových exudátů konkuruje usazování mladých jedinců dalších druhů rostlin tím, že brání jejich klíčení a růstu.
- S tímto druhem je spojeno jen málo živočichů a spásání je obecně nízké. Plody jsou navíc rozptylovány ptačími výměšky (Bell, 1973) a daří se jim uchytit na různých stanovištích, od suchých horských oblastí po rašeliniště
- Toleruje jak chladné oceánské klima, tak kontinentální klima se zimní sněhovou pokrývkou.

Tybirk et al., 2000 sepsal také několik faktorů, které výskyt šichy významně limitují.

- *Empetrum* L. je velmi citlivé na požáry. Ty můžou hrát důležitou roli jak v ekosystémech boreálních lesů, tak nemorálních vřesovišť.
- Je velmi citlivá na sešlapávání a sečení, kdy v kobercích šichy vznikají ostrůvky holé půdy, ve kterých se mohou uchytit další druhy rostlin.
- Je slabá v kompetici o světlo
- Její pohlavní rozmnožování je v porovnání s jinými vřesovcovitými druhy pomalé
- Je relativně citlivá na sucho a preferuje oceánské nebo suboceánské klima v nemorálních a boreálních oblastech.
- V arktických a subarktických oblastech je její výskyt podmíněn sněhovou pokrývkou během zimy, která ji chrání proti mrazu a mrazovému vysychání.

V České republice se *Empetrum nigrum* L. vyskytuje na Šumavě, v Českém lese, v Chebské pánvi, Krušných horách, v Českém Švýcarsku, Jizerských horách, Adršpašsko-teplických skalách a v Krkonoších. Najdeme ji převážně na rašeliništích vrchovištního charakteru, méně často na živinami chudých půdách na kyselých podkladech (Grulich, 2011). *Empetrum nigrum* L. ssp. *hermaphroditum* (Hagerup.) Böcher v ČR roste jen na Šumavě, v Jeseníkách a v Krkonoších. Především na vysokohorských holinách, skalách a rašeliništích (Eliáš, 2007). Oba taxony jsou v ČR řazeny mezi ohrožené druhy (C3) podle Červeného seznamu IUCN.



Obr. 3: *Empetrum nigrum* ssp. *Hermaphroditum* (Hagerup.) Böcher na Svalbardu. (Foto: autor)

Rozšíření šichy oboupohlavné na Svalbardu a blízkém ostrově Jan Mayen se věnovali Elvebakk a Spjelkavik, 1995. Je to druh na Svalbardu vzácný, vázaný na acidofilní, křemičité substráty. Chybí v oblastech s velmi nízkými teplotami, jako

jsou místní hory, jižní a východní části Svalbardu, jeho západní a severní pobřeží a většiny Nordaustlandet. Nejlepší klimatické podmínky pro *Empetrum* se zdají být v nižších částech jižně orientovaných svahů na ostrově Jan Mayen, kde je díky delší vegetační době relativně vyšší teplota. V lokalitách, kde se *Empetrum* nachází na Svalbardu, je vegetační doba kratší, nicméně červencové teploty jsou o něco vyšší, a to spolu s půdami bohatými na křemík zdá se poskytuje dostatečně vhodné podmínky pro rozšíření tohoto druhu i zde. Kratší vegetační doba na Svalbardu umožňuje pouze výjimečně pohlavní rozmnožování, nicméně jedinci jsou zde dlouhověcí. Dle dendrochronologických analýz se mohou dožít až 80 let.

2. 3. Dendrochronologický výzkum keřů tundry

V extrémních podmínkách arktické a alpínské tundry jsou keře jedinou dřevnatou formou rostlin, která dokáže prosperovat. Tyto ekosystémy patří na Zemi k oblastem nejcitlivějším ke změnám klimatu (Beniston a Innes, 1998; Chapin et al., 2005). Takové změny je důležité zkoumat. Proto jsou rozdíly v produkci biomasy a míra růstu těchto keřů předmětem zájmu výzkumníků (Bär et al., 2006).

Keře tundry se zdají být vhodným proxy archivem jak pro získávání paleoklimatických a paleoenvironmentálních informací, tak i pro výzkum změn probíhajících ve zdejších ekosystémech. Společným jmenovatelem je většinou změna klimatu. Rychlé oteplování tundry zde má za následek zvyšující se dominanci keřů (Tape et al., 2006; Myers-Smith et al., 2011). Tato expanze následně ovlivňuje zdejší klima změnou povrchového albeda, změnou energetické a vodní bilance a ovlivňováním permafrostu (Chapin et al., 2005; Blok et al., 2010; Myers-Smith et al., 2011; Pearson et al., 2013). Expanze keřů probíhá především v nízké Arktidě, tedy v nižších zeměpisných šířkách, kde je dostatek srážek a půdní vlhkosti (Forbes et al., 2010). Výše položené oblasti vysoké Arktidy bývají velmi chudé na srážky a nárůst teplot zde má často za následek snížení populace keřů vlivem sucha (Boulanger-Lapointe et al., 2014). Kvůli rozdílnému chování druhů na jednotlivých stanovištích je nutné získaná data porovnávat s přímo naměřenými klimatickými proměnnými, které by měly pokrývat alespoň část časové řady. Jinak hrozí nesprávné vyhodnocení růstových trendů (Schmidt et al., 2006; Buras et al., 2017; Trkal, 2017).

Dendroklimatický potenciál je omezený vzhledem k jeho krátké délce a menší sensitivitě oproti chronologiím z nižších zeměpisných šířek (Cooper a Fritts, 1981). Navíc jsou roční letokruhy tvořeny pouze několika či jen jedinou řadou buněk (Zalatan a Gajewski, 2006). I s těmito překážkami se již podařilo dosáhnout mnoha výborných výsledků, např. Bär et al., (2008); Hallinger et al., (2010); Wijers et al., (2010); Myers – Smith et al., (2015); Buras et al., (2017).

Keře arktické tundry jsou stále poměrně neprozkoumaný archiv, který se ovšem již dnes dá využívat pro tvorbu klimatických a environmentálních rekonstrukcí a stejně tak pro studium dopadů klimatické změny. Je ovšem potřeba nejprve porozumět ekologii vhodných druhů pomocí vytváření pokusných ploch a laboratorní práce. I když nejvíce studií prokázalo silnou korelaci mezi šířkou letokruhů a letní teplotou vzduchu, je potřeba znát ekologii druhu na dané lokalitě. Rozdíly totiž nejsou výjimečné. Jako plnohodnotný proxy archiv mohou keře sloužit pouze v případě, že jejich ekologii dostatečně chápeme (Lehejček, 2015).

2. 3. 1 Metodologický přístup

Keře rostoucí v tundře mají výrazně ztížené podmínky k růstu. Jak nehostinné prostředí, tak častý jednostranný mechanický tlak nebo lokální odumírání kambia způsobuje, že u nich často nacházíme chybějící letokruhy, asymetrický růst s různými vadami tvaru kmene nebo extrémně tenké letokruhy, které může tvořit třeba i jen jedna řada buněk (Kolischuk, 1990; Woodcock a Bradley, 1994; Schweingruber, 2001; Bär et al., 2008; Lehejček, 2015). Oproti běžnému výzkumu letokruhů u stromů, je tedy zapotřebí, provádět letokruhovou analýzu s daleko větší precizností (Lehejček, 2015).

Protože jsou tundrové ekosystémy křehké, při sběru vzorků by se vždy mělo brát jen takové množství jedinců, které je nezbytně nutné a které neohrozí zdejší populaci druhu. Vzorky jsou zkoumané s velkou precizností, proto jejich množství nemusí být příliš veliké (Zalatan a Gajewski, 2006). V potaz je ovšem nutné vzít i to, že často až třetina vzorků nemůže být pro konečnou chronologii použita (Zalatan a Gajewski, 2006; Blok et al., 2011). Běžně bývá z jedné oblasti sbíráno několik desítek (15 až 50) jedinců (Zalatan a Gajewski, 2006; Bär et al., 2008; Blok et al., 2011).

Sbíraní jedinci by vždy měli být rovnoměrně rozloženi po celé zkoumané ploše a ve větších shlucích by měl být vždy odebrán pouze jeden jedinec. Tím se eliminuje možnost, že dva vzorky budou klony toho samého jedince (Hallinger et al., 2010). Přestože jsou často odebírány vzorky s tendencí najít co nejstarší jedince, je nutné podchytit co nejširší spektrum věkových skupin pro vytvoření co nejširšího a nejrozmanitějšího základu pro další zkoumání (Lehejček, 2015). V případě, že chceme podchytit co nejvíce možností kombinací ekologických faktorů, je nutné uvažovat takové druhy, které se vyskytují po celé zkoumané oblasti (Bär et al., 2006).

Při výběru stanoviště by se měly brát v potaz potenciální vlivy tvaru mikrostanoviště, mikroklimatu, sněhových a povětrnostních podmínek, vlastností půdy, dostupnosti vody, dostupnosti živin v půdě, mykorhizních schopností, houbových chorob, defoliace hmyzem, spásání a lidského využití půdy (Bär et al., 2008; Büntgen a Schweingruber, 2010). Se sběrem vzorků by se nemělo začínat příliš brzy na začátku vegetační sezóny, v tu dobu totiž může být kvůli absenci listů složité rozpoznat živé jedince od uhynulých (Zalatan a Gajewski, 2006).

Sběr a způsob sběru by měl být vždy přizpůsoben cíli výzkumu, a proto by se k němu mělo přistupovat do jisté míry individuálně.

Pokud chceme vytvořit věrohodnou časovou řadu, je nutné u analýzy keřů tundry aplikovat větší množství kroků, než je u letokruhové analýzy běžné (Kolischuk, 1990). V případě zakrslých keřů se často využívá metoda sériových řezů. Díky ní je snazší přesné roční datování jednotlivých letokruhů, ale práce je časově velmi náročná. Popsal ji poprvé Kolischuk (1990). Důležitá je především v případech, kdy jsou letokruhy špatně viditelné a těžko se měří (Schweingruber a Dietz, 2001). Při této metodě je z jedince odebráno 2 až 10 řezů rovnoměrně rozmístěných po celé rostlině. Počet jednotlivých řezů by měl záviset na míře předpokládaných potíží při křížovém datování (Woodcock a Bradley, 1994). Pokud máme z jednoho jedince více preparátů, můžeme je porovnávat mezi sebou a tím snáz odhalit případné nesrovnalosti v letokruhové analýze.

Jednotlivé řezy se dělají pomocí mikrotomu. Obvykle mají tloušťku 10 až 30 mikrometrů (Schweingruber a Poschlod, 2005). Řez je následně nutné nabarvit.

Metody barvení jsou různé. Časté je použití barviv Astra blue a safraninu. Další možností je například použití drcené křídý (Schweingruber a Poschlod, 2005; Lehejček, 2015). Preparáty jsou trvalé, na mikroskopovacích sklíčkách, zalité nejčastěji v kanadském balzámu.

Letokruhy se měří pod mikroskopem, resp. nejdříve se preparáty pod mikroskopem vyfotí pomocí digitálního fotoaparátu a následně jsou změřeny pomocí softwarů k tomu určených, např. ROXAS, WINCELL nebo TSAPWin (Bär et al., 2006; Zalatan a Gajewski, 2006; Hallinger et al., 2010). Šířka letokruhů se měří v nejdélší ose, pro zpřesnění měření je někdy nutné přidat další osy. Je dobré, aby mezi sebou tyto osy svíraly úhel alespoň 90° (Hallinger et al., 2010). Preferovány by měly být osy s co nejmenším množstvím jizev či neúplných letokruhů (Bär et al., 2006).

Abychom si byli jistí, že je ke každému letokruhu přiřazen správný rok, je třeba křížového datování (Speer, 2010). Pro křížové datování jsou rozšířeny programy jako COFECHA nebo PAST5. Jednotlivé vzorky by měly být prověřeny také vizuálně, pro odhalení případných chybějících letokruhů (Schwiengruber, 1990). Při metodě sériových řezů se kombinuje měření v několika směrech v rámci jednoho řezu (1. stupeň), v různých částech keře (2. stupeň) a mezi různými jedinci (3. stupeň) za účelem správného nadatování letokruhů (Schwiengruber, 1990). V případě, že je odhalen chybějící letokruh, je vložen do časové řady a v programu mu je přidělena co nejnižší hodnota (Bär et al., 2006).

V případě klimatologických rekonstrukcí je potřeba provést ještě standardizaci. Je to postup, při kterém se z časové řady letokruhové analýzy odstraňují jiné než požadované faktory ovlivňující růst letokruhu. Klimatické faktory totiž nejsou to jediné, co ovlivňuje růst keřů. Tyto ostatní faktory je tedy nutné identifikovat a odstranit, aby nedocházelo ke zkreslení klimatického signálu (Cook a Kairukustis, 1990).

Tyto trendy jsou od hlavní časové řady většinou odděleny podle sofistikovaného odhadu důležitosti těchto trendů (Weijers et al., 2010). To se provádí nejčastěji v programu ARSTAN (Rayback a Henry, 2005; Zalatan a Gajewski, 2006). Typickým příkladem trendu, který se odstraňuje při standardizaci, je juvenilní růst. Vliv juvenilního růstu se zvyšuje kvůli tomu, že kambium začíná být aktivní od

terminálu rostliny a růst tu tedy probíhá po delší dobu, než je tomu v basální části kmene (Kolischuk, 1990).

Křivky, které nenaznačují korelaci s finální časovou řadou, např. z důvodu extrémního mikrostanoviště nebo selektivní disturbance, mohou být vyřazeny (Li et al., 2013). Po křížovém datování, standardizaci a vytvoření průměrné časové křivky pro každý řez, je možné tyto křivky zprůměrovat pro celého jedince (Bär et al., 2006; Halliger et al., 2010; Blok et al., 2011) a posléze většinou i pro všechny jedince na stanovišti, čímž se vytvoří hlavní chronologie (Lehejček, 2015).

2. 3. 2 Dendrochronologický výzkum rodu *Empetrum* L.

Keře *E. nigrum* a *E. nigrum* ssp. hermaphroditum jsou vhodné pro takovýto výzkum hned z několika důvodů. Mají dobře viditelné, počítatelné a měřitelné letokruhy (Bär et al., 2006). Jedná se o druhy hojně rozšířené po cirkumboreální oblasti (Eliáš, 2007; Grulich, 2011) a to i v různých environmentálních gradientech (Bär et al., 2006). Jedná se také o relativně dlouhověké druhy. Nejstarší zkoumaní jedinci dosahovali věku okolo 100 let (Schweingruber et al., 2013). Protože doposud bylo provedeno jen málo studií, které by se zabývaly dendrochronologií tohoto rodu, jsou zde existující studie představovány ve velkém detailu.

2. 3. 3 Vliv industriálního znečištění na věkovou strukturu šichy černé

Zverev et al., 2008 zkoumal vliv industriálního znečištění na věkovou strukturu, růst a reprodukci *Empetrum nigrum* L. Tato studie byla prováděna na severu Evropy okolo měst Harjavalta (jihozápad Finska), Nikel a Monchegorsk (obojí na severozápadu Ruska). Hutě na měď a nikl v Harjavalte a Monchegorsku jsou situovány v oblasti boreálního lesa, zatímco v Nikelu v březových lesích poblíž severní hranice lesa. Všechny tři hutě začaly fungovat přibližně ve stejném období (v letech 1932 až 1945) a jsou totožné ve složení vypouštěných znečišťujících látek. Primárně je to SO₂, nikl a měď. Emise dosahovaly nejvyšších hodnot na konci 80. let, poté v okolí všech tří zkoumaných lokalit jejich množství postupně klesalo. Dlouhodobé znečišťování vedlo v těchto oblastech k extrémnímu zhoršování

životního prostředí a tato místa nyní můžeme klasifikovat jako industriální pustiny (Kozlov a Zvereva, 2007).

V každé ze tří oblastí byly vybrány dvě silně znečištěné a dvě neznečištěné lokality, z nichž ani v jedné nedošlo v posledních padesáti letech k výraznější disturbanci. Jedinci byli vždy odebíráni z otevřených mikrostanovišť. Na každé lokalitě bylo odebráno minimálně 15 jedinců šichy černé. Vždy byla změřena celá rameta od kořenového krčku po špičku nejdelší větve. Věk byl zjištěn spočítáním letokruhů v kořenovém krčku (v nejširším místě) pod mikroskopem. Dále byl odhadnut procentuální podíl mrtvého a rozloženého dřeva na kořenovém krčku. Pokud byla na rametě alespoň jedna peckovička, byla rameta oklasifikována jako generativní. Nakonec bylo na každém jedinci vybráno 10 apikálních výhonů a byla změřena rychlost jejich růstu (Zverev et al., 2008).

Již dříve bylo prokázáno, že znečištění má vliv na populace *E. nigrum* L. V silně znečištěných oblastech se pokryvnost tohoto druhu snižuje jen na několik málo procent oproti neznečištěným oblastem (Zvereva a Kozlov; 2004). Zverev et al. (2008) navíc demonstrovali, že rostliny sbírané na silně znečištěných lokalitách byly v průměru dvakrát starší než rostliny z neznečištěných lokalit. Jejich habitus je také jiný. V industriálních pustinách tvoří šicha nízké kompaktní koberce s krátkými internodii a s bočními větvemi nepřichycujícími se k půdě. Naproti tomu jedinci v čistých prostředích jsou rozvolnění, pokroucení, s dlouhými internodii a s mnoha kořeny přichycujícími poléhavé větve k půdě.

Ve znečištěných oblastech nebylo pozorováno snížení produkce semen (Zvereva a Kozlov, 2004; Zverev et al., 2008). Ta semena, která dokázala přežít v silně znečištěném prostředí, si zachovala životaschopnost po velmi dlouhou dobu, s možností obnovení populace v budoucnu (Komulainen et al., 1994). Přirozená obnova vegetace ve znečištěných oblastech neprobíhá, protože se semena, příp. mladé rostlinky nedokážou ujmout z důvodů půdní toxicity nebo drsného abiotické prostředí (nebo z obou těchto důvodů). Půdní toxicita brzdí i vegetativní šíření šichy tím, že brání zakořeňování postranních větví keře (Zverev et al., 2008).

Primární růst měřený na apikálních výhonech šichy se snižuje se zvyšujícím se věkem rostliny. I přesto je možné tvrdit, že ve znečištěných oblastech je růst výhonů

pomalejší (Zverev et al., 2008). Nemusí to ovšem být pouze přímým vlivem toxicity znečišťujících látek, ale i znečištěním vyvolanými změnami prostředí (Zvereva a Kozlov, 2004).

Zverev et al., 2008 navrhuje dva další faktory:

1. Snížená dostupnost dusíku, jež limituje růst *Empetrum nigrum* L. (Tybirk et al., 2000)
2. Znečištěním podnícené změny ve struktuře a složení přízemní vegetace. Růst šichy je pozitivně ovlivňován přítomností dalších druhů zakrslých keřů a jejich odstranění podmiňuje zpomalení růstu výhonů šichy (Shevtsova et al., 1995). Ve znečištěných oblastech jsou shluky šichy izolovány od další vegetace, kde rostou samostatně a nemusí tedy soupeřit o světlo a prostor (Zvereva a Kozlov, 2004).

2. 3. 4 Populační dynamika šichy oboupohlavné

V nehostinných prostředích tundry je primární produkce často limitována teplotou a délkou vegetační sezóny. V takovém prostředí je sexuální reprodukce často příliš náročná a není tedy překvapující, že více než 90 % druhů rostlin se zde rozmnožuje vegetativně (Bliss, 1971). Nicméně zatímco klonální růst umožňuje rostlině udržet se na stanovišti, kolonizace na větší vzdálenosti je závislá především na semenech a jejich zdárném uchycení (Eriksson, 1989).

Důležitostí sexuální reprodukce u šichy oboupohlavné se zabývali Boudreau et al. (2010). Navzdory velkému množství semen, která běžně šicha plodí, vidíme její semenáčky jen velmi zřídka a má se za to, že pro udržení populace využívá především vegetativní rozmnožování.

Studie byla prováděna na pobřežních písečných dunách na východním pobřeží Hudsonova zálivu v severním Quebecu v subarktické oblasti. Zdálo se totiž, že výskyt semenáčků je zde daleko vyšší, čímž dochází rapidnímu nárůstu populace šichy na této lokalitě. To naskytlo příležitost pro výzkum raně sukcesní populační dynamiky u typicky klonálního druhu (Boudreau et al., 2010).

V obdélníku 300 m x 200 m byli zmapováni všichni jedinci *E. hermaphroditum*, byl změřen průměr a zapsán tvar koruny každého jedince. Pro odhadnutí věku

jednotlivců byli odebráni reprezentativní jedinci, byl změřen průměr koruny a pomocí letokruhů určen věk. Pomocí těchto údajů byl určen alometrický vztah mezi velikostí koruny a věkem rostliny. Velikost koruny byla následně použita pro odhadnutí věku všech jedinců a tím i pro odhadnutí populační expanze na zkoumané lokalitě (Boudreau et al., 2010).

Téměř polovina jedinců byla mladších než 10 let, což naznačuje rychlou expanzi druhu na lokalitě. Mladí jedinci šichy byli asociováni především s mechy a lišejníky. Růst semenáčků na jiných substrátech často pozorovaný nebyl (Boudreau et al., 2010).

Výsledky studie ukazují, že šicha oboupohlavná má schopnost kolonizovat území v horizontu několika desítek let pomocí sexuální reprodukce. To je v rozporu s předchozími studiemi (Bell a Tallis, 1973; Eriksson, 1989), které předpokládaly, že vývoj semenáčků je vzácný a že vegetativní množení je nejdůležitější pro přežití populace. Nicméně zmiňované studie probíhaly na pozdně sukcesních stanovištích, kde hustá vegetační vrstva na úrovni půdy a konkurence mezi keři, případně i stromy, může bránit ve vývoji semenáčků.

Šicha se na zkoumané lokalitě v posledních 55 letech rozšířila o 220 metrů blíž k pobřeží. Semena se na lokalitě nejpravděpodobněji šířila z několika starších jedinců, kteří zde už rostli. Kolonizace ovšem neprobíhala postupně, ale bylo kolonizováno více částí najednou (Boudreau et al., 2010).

Genetickou variabilitu v zapojených ekosystémech zkoumali Szmidt et al. (2002) na třech lokalitách v severním Švédsku. Ve všech třech populacích byla významná genetická variabilita mezi jedinci. Stupeň diverzity byl vyšší než je běžné u dalších klonálních druhů (Ellstrand a Roose, 1987). To naznačuje, že ani na těchto zkoumaných lokalitách nehrálo hlavní roli vegetativní rozmnožování, ale sexuální reprodukce. A že kolonizace šichou oboupohlavnou a vývoj těchto lokalit probíhal především pomocí semen (Szmidt et al., 2002).

Obě tyto studie naznačují, že *Empetrum nigrum* L. ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher je druh, u kterého vegetativní množení nenahrazuje sexuální reprodukci, ale spíše slouží jako prostředek pro horizontální rozšiřování jedince a jeho zachování na lokalitě.

2. 3. 5 Závislost šířky letokruhů na klimatu u šichy oboupohlavné

Dendroklimatologická data slouží jako zdroj informací pro klimatické rekonstrukce, a to hlavně v oblastech s řídkou nebo s žádnou sítí meteorologických měření (Beniston, 2002). Nad hranicí lesa je třeba využít další dřevnaté formy rostlin, jako jsou zakrslé keře. Využitím *E. nigrum ssp. hermaphroditum* pro tyto účely, se ve svých studiích zabývali Bär et al. (2006, 2007, 2008).

Tyto výzkumy probíhaly v alpínských oblastech Norska v nadmořské výšce cca 1400 m n. m, poblíž horní altitudiální hranice rozšíření druhu. Pro co nejlepší odhadnutí vlivů mikroklimatu na rostliny, byly vzorky šichy odebírány jak z jižních, tak ze severních svahů a z hřebenů, (Bär et al., 2006, 2007).

Rozdíly mezi mikrostanovišti jsou způsobeny především odlišnými režimy sněhové pokrývky a rozdílnými mikroklimatickými podmínkami. V zimě jsou rostliny na jižních i severních svazích chráněny sněhovou pokrývkou, která na těchto lokalitách leží do půlky května, resp. června. Naproti tomu rostliny rostoucí na hřebenech jsou celoročně přímo vystaveny nepříznivým vlivům prostředí. V létě, poté co zde odtaje sníh, jsou jižní svahy a hřebeny vystaveny velkému množství slunečního záření (Bär et al., 2007).

Pro letokruhovou analýzu byl použit standardní postup (viz kapitolu 2. 3. 2) s použitím metody sériových řezů. Hlavním problémem pro správně provedené křížové datování byla vysoká odlišnost v růstových křivkách na úrovni rostliny (Bär et al., 2006). Metoda sériových řezů také ukázala, že chybějící letokruhy se sice vyskytují napříč celou rostlinou, ale ne vždy ve stejných letech. Tím pádem není možné říct, která část rostliny vypovídá nejlépe o jejím růstu z pohledu nejmenšího množství chybějících letokruhů (Bär et al., 2007).

Stejně jako u dalších zakrslých keřů v podobných podmínkách i zde byl jako hlavní limitující faktor pro růst letokruhů identifikován vliv teploty během vegetační sezóny a to na všech třech mikrostanovištích (Bär et al., 2007). Srážky neměly na šířku letokruhů významnější vliv, kromě hřebenové lokality, kde zářijový úhrn srážek vykazoval pozitivní korelaci s růstem. Dalším zajímavým zjištěním je, že ani délka

vegetační sezóny, ani doba roztátí sněhové pokrývky nevykazují žádné signifikantní korelace se šířkou letokruhů (Bär et al., 2008).

Mimořádně teplé dny limitují vývoj letokruhů na jižně orientovaných svazích, zatímco keře v severních svazích a na hřebenech mají z těchto dní stále užitek. Vliv letních teplot na šířku letokruhů se mění se zvyšující se teplotou. Zatímco při nízkých teplotách je vztah mezi teplotou a šířkou letokruhu lineární, tento trend přestává platit při zvyšujících se letních teplotách. Tento jev je nejvíce patrný na jižně orientovaných svazích. Je pak spojen s tím, že ty nejteplejší roky se nutně nevyznačují výrazně největšími šířkami letokruhů (positive pointer years). Tyto nejširší letokruhy se navíc nemusí objevovat na všech mikrostanovištích ve stejných letech. Ty roky, kdy nastala kombinace vysokých letních teplot a současně nízkých srážek, byly výrazně široké letokruhy nalezeny jen na hřebenech a severních svazích. Ovšem v letech, kdy se vysoké teploty a vysoké srážky vyskytovaly současně, byl pozorován největší pozitivní efekt na růst letokruhů u keřů na jižních svazích (Bär et al., 2008).

Větší vliv mikroklimatu na růst těchto keřů je ovšem také možný. Zkoumaní jedinci nebyli odebráni v lokalitě, kde by byla šicha oboupohlavná na svém teplotním limitu. Ten je na 5-6 °C průměrné červencové teploty (Karlsen a Elvebakk, 2003; Bär et al., 2008). V takových podmínkách by mohla začít hrát roli pro růst rostliny např. perioda, kdy na stanovišti neleží sníh, jak bylo pozorováno u jedinců *Salix arctica* Pall v Grónsku. (Schmidt et al., 2006) Na svém teplotním limitu růstu je *E. hermaphroditum* redukováno pouze na nejvhodnější stanoviště, jako např. na Svalbardu, kde je její růst omezen na relativně teplé, jižně orientované svahy (Elvebakk a Spjelkavik, 1995). V takto extrémních podmínkách pak mikrotopografické podmínky absolutně kontrolují rozšíření tohoto druhu (Bär et al., 2008).

2. 4 Faktory ovlivňující primární růst u rodu *Empetrum* L. a dalších keřů tundry

Problematikou primárního růstu u zakrslých keřů rodu *Empetrum* L. se v minulosti zabývalo několik studií. Jednalo se o různě dlouhé experimenty, simulující změny

podmínek na stanovištích, většinou související s globální změnou klimatu. Zkoumány byly vlivy teploty (Shevtsova et al., 1997; Wada et al., 2002; Campioli et al., 2012), srážek a kyselých dešťů (Shevtsova et al., 1997), industriálního znečištění (Zverev et al., 2008), hnojení a stínění (Campioli et al., 2012). Dále byl zkoumán vliv konkurenční vegetace na růst (Shevtsova et al., 1997; Wada et al., 2002; Campioli et al., 2012). Rychlost primárního růstu byla u všech těchto studií zjišťována opakovaným měřením rostlin.

Vliv zvýšení teploty byl zkoumán pomocí tzv. open top chambers (OTC). Malých otevřených skleníčků, které zvyšují teplotu vzduchu a půdy (Chapin III a Shaver, 1996). Ve studii Svetsova et al., 1997 byl pozorován pozitivní vliv zvýšené teploty na primární růst pouze v případě, že šicha rostla na smíšeném stanovišti s dalšími druhy keřů (zmiňována je zde brusnice brusinka). Nicméně ve chvíli, kdy šicha rostla osamoceně, mělo zvýšení teploty na růst spíše negativní vliv. Měření probíhalo po dobu dvou let a absolutní hodnoty růstu se v těchto letech mezi sebou výrazně lišily. Wada et al., 2002 pozorovali pozitivní vliv zvýšené teploty na rychlost růstu na všech stanovištích. Na stanovištích, kde šicha rostla s dalšími druhy keřů, byl ovšem tento jev ještě výraznější. V tomto případě byly prezentovány výsledky z tříletého pozorování. Obě tyto studie se zabývaly druhem *Empetrum nigrum* L. První ze zmiňovaných studií probíhala v Laponsku v oblasti Subarktidy, druhá pak v horských oblastech Japonska.

S dlouhodobějším měřením přišli Campioli et al. (2012), kteří zkoumali *Empetrum nigrum* L. ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher v oblasti subarktického vřesoviště poblíž Abisko v severním Švédsku. Výsledky byly prezentovány po 22 letech měření. Navzdory všeobecnému konsensu, že teplota má přímý pozitivní vliv na růst arktických keřů, nebyl v této studii takový jev pozorován. Autoři studie předpokládají, že důvodem mohou být fyziologické procesy limitující produkci biomasy, které se dlouhodobě adaptují. Nicméně autoři navrhuje i další faktory, které by mohly hrát roli. Například nedostatek živin vzniklý zvýšenou kompeticí na stanovišti. Šicha se také zdá být citlivá k tepelnému stresu, jelikož při zvýšení teploty o 2,5 °C u ní došlo k pozitivní odezvě, kdežto při zvýšení teploty o 4 °C už ne. K podobným výsledkům došli i Bär et al., 2008, kdy výrazně teplé roky na jižních svazích negativně ovlivňovaly růst letokruhů.

Z dalších faktorů byl pozorován pozitivní vliv srážek v případě kombinace se zvýšenou teplotou. Pouhé zvýšení množství srážek mělo naopak negativní vliv (Shevtsova et al., 1997). Stínění mělo na jedince *E. hermaphroditum* negativní efekt v prvních deseti letech experimentu, potom ovšem tento faktor přestal mít vliv (Campioli et al., 2012).

Hnojení mělo na šichu pozitivní vliv jen v prvních několika letech pozorování. V pozdějších letech přestal být vliv hnojení znatelný z důvodu paralelního pozitivního vlivu na traviny, které keřům začaly konkurovat. Autoři ovšem zdůrazňují, že ani po více než 20 letech přihnojování nedošlo k potlačení keřů travinami. Hnojení mělo vliv také na morfologii keře. Poléhaví jedinci se začaly napřimovat, pravděpodobně z důvodů kompetice o světlo s bujnou travní vegetací. To mělo za následek také vyšší sekundární růst, zajišťující dostatečnou pevnost kmene (Campioli et al., 2012).

Další autoři také pozorovali pozitivní vliv konkurence na rychlost růstu šichy. Ta jako boreální druh, který se často vyskytuje v lesním podrostu v prostředí s velkou kompeticí o světlo, může být kompetičně silnější, adaptovaná na rychlé prodloužení výhonů pro zachycení slunečního záření. Jiné druhy zakrslých keřů Arktidy a Subarktidy tuto schopnost mít nemusí, protože se nevyskytují v oblastech s výraznější kompeticí o světlo (Wada et al., 2002).

3 Materiál a metody

3. 1 Zkoumaná oblast

3. 1. 1 Svalbard

Výzkum probíhal ve dvou různých oblastech. První série vzorků *Empetrum nigrum* (L.) ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher byla odebrána na konci srpna roku 2018 na souostroví Svalbard v Norsku, v údolí Colesdalen (78° 6' N; 15° 5' E), v centrální části největšího z ostrovů, Západní Špicberk (norsky Spitsbergen). Údolí se nachází mezi hlavním městem souostroví Longyearbyen (cca 18 km) a osadou Barentsburg (cca 20 km).

Tato oblast patří k nejteplejším na Svalbardu. Průměrně zde spadne 190 mm srážek ročně, z toho většina ve formě sněhu (Førland a Hanssen-Bauer, 2003). Průměrná roční teplota je -6,7 °C. Nejstudenější měsíc je únor s průměrnou teplotou -16,2 °C a nejteplejší červenec s 5,9 °C. Jedná se o průměrné teploty v letech 1969–1990 na letišti v Longyearbyenu, které se nachází cca 18 km severně od lokality (Norwegian Meteorological Institute, 2010).



Obr. 4: Okolí Colesdalen. Červený obdélník ohraničuje zkoumanou oblast (<https://toposvalbard.npolar.no/> - upraveno).

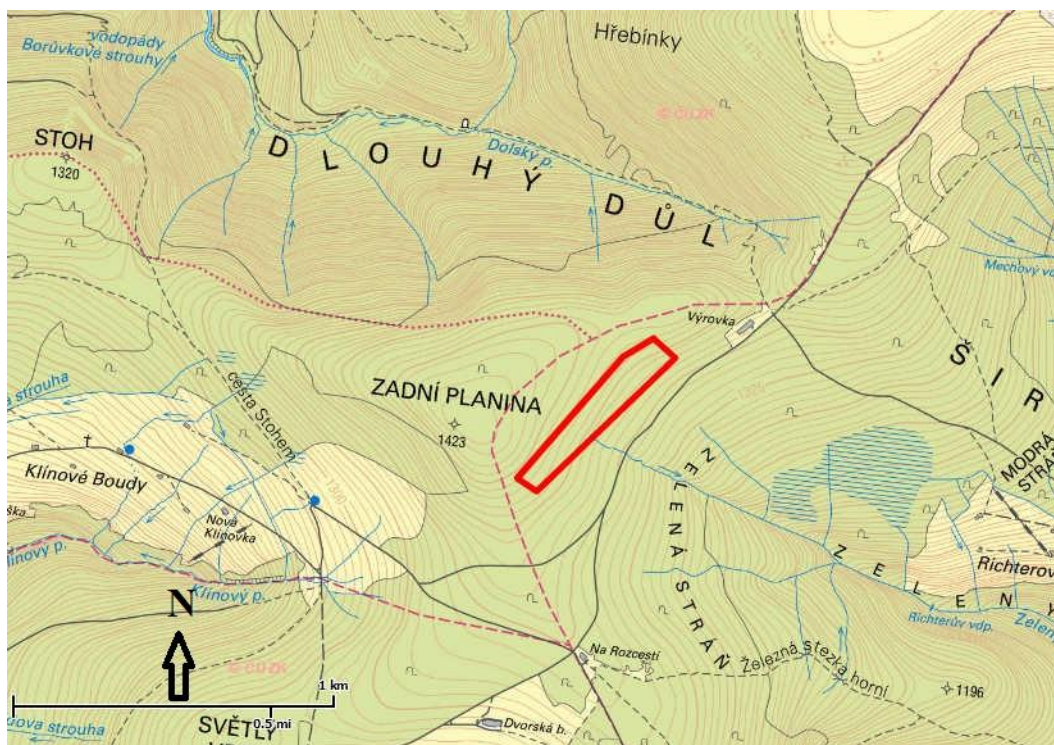
Colesdalen je široký ledovcový trog, obklopený kopci, stoupajícími do výšky od 400 do téměř 1000 m n. m. Na severozápadní straně údolí pokračuje do moře, kde

přechází ve fjordovou zátoku Colesbukta. Samotné vzorky byly odebírány v nadmořské výšce od 40 do 80 m n. m., na jižně orientovaném svahu se sklonem od 10 do 20 %. V kontextu souostroví je toto údolí relativně teplé. Zároveň je to jedno z největších nezaledněných údolí na Svalbardu. Území momentálně není obydleno, ale v zátocce v minulosti fungoval přístav, kde se na lodě nakládalo uhlí z nedalekých dolů. Žili zde lidé a z dolů do zátoky vedla úzkokolejná železnice. Poté, co byly doly opuštěny, zde zůstala jen chátrající infrastruktura.

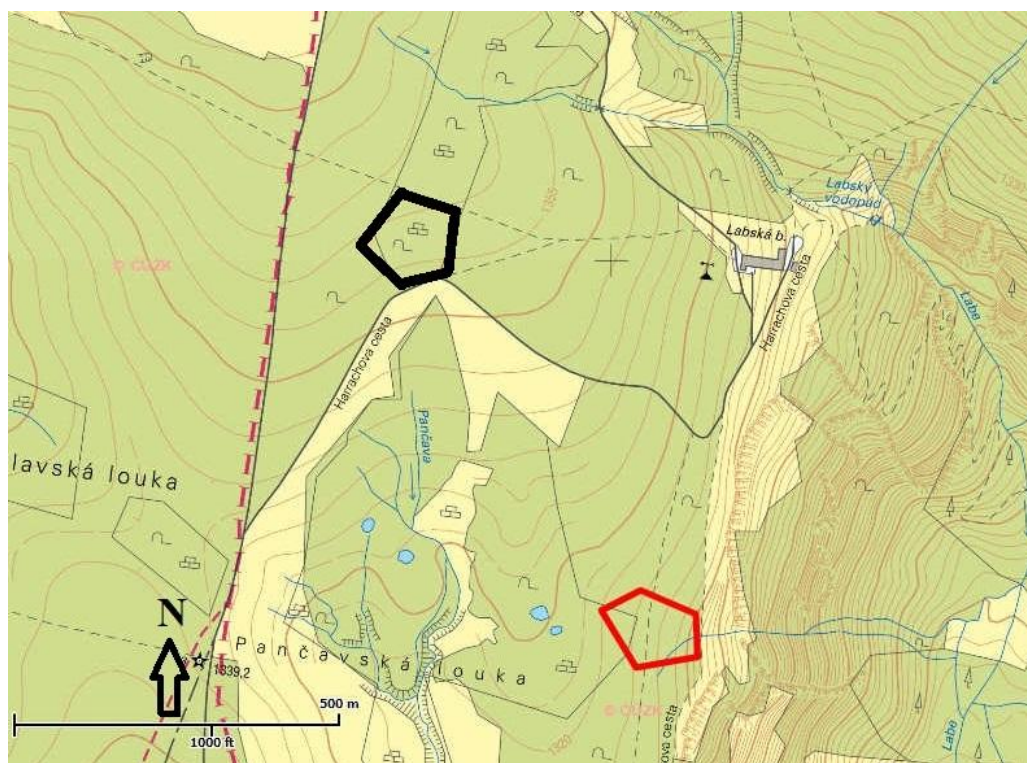
3. 1. 2 Krkonoše

Druhá série vzorků byla odebírána na přelomu července a srpna 2019 na třech lokalitách v Krkonoších v České republice. Zde byly odebírány jak vzorky *Empetrum nigrum* L., tak *Empetrum nigrum* L. ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher. Jejich rozlišení zde totiž nebylo možné. Vzorky byly odebírány na svazích Zadní Planiny poblíž chaty Výrovka, dále v okolí Labské boudy, na Pančavské louce a Labské louce. Všechny tři lokality se nachází v 1. zóně Krkonošského národního parku.

Průměrná roční teplota v Krkonoších se pohybuje od + 6 °C na úpatí hor po + 0,2 °C na vrcholu Sněžky. Průměrná letní teplota ve vertikálním gradientu podhůří – vrcholy se pohybuje v rozmezí +14 °C až +8,3 °C; průměrná lednová teplota nabývá hodnot -4,5 °C až -7,2 °C. Nejteplejší měsíc je v Krkonoších červenec, nejstudenější pak leden. Průměrné roční srážky ve vrcholových partiích dosahují více než 1400 mm (Štursa, 2013).



Obr. 5: Lokalita sběru na Zadní Planině je vyznačena červeným polygonem. (<http://gis.knap.cz/map/>)



Obr. 6: Lokality sběru na Pančavské louce (červený polygon) a na Labské louce (černý polygon) (<http://gis.knap.cz/map/>)

Zadní Planina se nachází v centrální části Krkonoš, šicha zde byla odebírána v nadmořské výšce okolo 1370 m n. m. na jihovýchodně orientovaném svahu se sklonem 20 %. Souřadnice lokality jsou 50° 42'49 N; 15° 40'35 E. Pančavská louka (50° 45'56 N; 15° 32'38 E) a s ní sousedící Labská louka (50° 46'12 N; 15° 32'20 E) jsou náhorní plošiny v západní části Krkonoš, ležící v nadmořské výšce přibližně 1300 až 1400 m n. m. Kromě kosodřeviny se zde nachází rašeliniště a vzácná krkonošská květena včetně glaciálních reliktvů, mezi které patří i šicha. Pančavské rašeliniště je nejrozsáhlejším vrcholovým rašeliništěm v západních Krkonoších. Pramení zde řeky Labe a Pančava. Zadní Planina se nachází přibližně 12 km jihovýchodně od Pančavské a Labské louky.

3. 2 Sběr dat

Na Svalbardu byly vzorky *Empetrum nigrum* L. ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher odebírány na konci srpna 2018, tedy na úplném konci vegetační sezóny. Bylo zde odebráno 40 celých jedinců včetně kořenů, protože v terénu nelze určit, kde se nachází kořenový krček a začíná kmen šichy (Bär et al., 2006). Jedinci byli odebíráni v rámci třech menších podlokalit.

Každý jedinec byl před vyjmutím ze země vyfocen, byla zaznamenána jeho poloha ke svahu, popsán jeho habitus a vitalita. Dále bylo popsáno bezprostřední okolí rostliny, příp. další druhy rostlin, rostoucí pospolu s jedincem. Častý byl další zakrslý keř *Cassiope tetragona* L. Ani jeden ze 40 jedinců neplodil, ani pod ním nebyly stopy, že by plodil dříve v tomto roce.

Po odebrání z půdy, byl každý jedinec očištěn a dán do označeného uzavíratelného plastového sáčku, kde byl následně zalit 40% alkoholem.

V Krkonoších byli jedinci šichy odebíráni na přelomu července a srpna 2019. Tedy v průběhu vegetační sezóny. Vzhledem k nemožnosti odlišit *E. nigrum* a *E. nigrum* ssp. *hermaphroditum* byli jedinci odebíráni bez rozdílu. Opět byli odebíráni celé jedinci i s kořeny, nicméně časté bylo prorůstání dalšími keři, kdy bylo velmi obtížné odebrat opravdu celého jedince. Dohromady bylo odebráno 41 vzorků. Z toho 15 vzorků na Zadní Planině, 14 na Pančavské louce a 12 na Labské louce.

I zde byl každý jedinec vyfocen, byl popsán jeho habitus a vitalita a v případě, že jedinec ležel u země, i jeho poloha ke svahu. Dále bylo zaznamenáno, zda plodí nebo ne, jak vypadá okolí rostliny a které další druhy zde rostou. Jednotlivé rostliny *Empetrum* zde tvořily smíšené polštáře s dalšími rostlinami, časté byly brusnicovité – *Vaccinium myrtillus* L., *Vaccinium uliginosum* L., *Calluna vulgaris* (L.) Hull, dále *Pinus mugo* Turra.

Po vyjmutí ze země byl jedinec opět očištěn a uložen do označeného uzavíratelného plastového sáčku, kde byl zalit 40% alkoholem.

3. 3 Laboratorní práce

3. 3. 1 Příprava preparátů

Pro vytvoření věrohodné časové řady a zároveň pro zjištění rychlosti primárního růstu bylo nutné provést metodu sériových řezů (Kolischuk, 1990). První řez byl vždy proveden v místě odhadnutého kořenového krčku (nejstarší a zpravidla nejsilnější části kmene). Následoval 1–10 dalších řezů, rovnoměrně rozmístěných po kmeni, příp. několika kmenech rostliny. Počet řezů závisel na velikosti rostliny, množství větví a předpokládané míře obtíží při následném křížovém datování (Woodcock a Bradley, 2004). Mezi jednotlivými řezy byla vždy změřena vzdálenost pro pozdější zjištění rychlosti primárního růstu rostliny (Trkal a Lehejček, 2017).

Jednotlivé řezy byly prováděny pomocí sáňkového mikrotomu. Požadovaná tloušťka řezu byla 20 μm . Vzhledem k malému průměru kmenů bylo možné řezat plochu celého kmene. Uříznutý plátek byl následně obarven barvivy safranin a Astra blue v poměru 1:1. Přebytečné barvivo, voda a případné nečistoty byly vypláchnuty pomocí etanolu v rostoucích koncentracích 70 %, 96 % a 100 % a nakonec ještě pomocí xylenu, ten také ověřil, že v preparátu už není žádná voda (Schwiengruber et al., 2013). Takto připravený preparát byl na označeném mikroskopovacím sklíčku zalit do kanadského balzámu. Aby balzám ztvrdnul, bylo nutné preparáty sušit při teplotě 80 °C nejméně 24 hodin. Následovalo očištění sklíčka od přebytečného kanadského balzámu a preparát byl připraven k mikroskopování.

3. 3. 2 Měření šířky letokruhů

Preparáty byly mikroskopovány pomocí sestavy NIS – Elements (Nikon corp.), která se sestává z mikroskopu, digitálního fotoaparátu a ze softwaru pro jejich ovládání. Preparáty byly foceny pod stonásobným zvětšením a ukládány do počítače jako soubory tiff. Focena byla celá plocha řezu, aby bylo možné měřit letokruhy ve více osách a následně bylo co nejjednodušší odhalení částečně chybějících letokruhů a dalších vad růstu, které by mohly ovlivňovat křížové datování (Bär et al., 2006).

Letokruhy byly měřeny z pořízených digitálních fotografií. K měření byl použit software pro zpracování obrazu ImageJ (NIH). Každý řez byl měřen ve dvou osách. První měření bylo vždy provedeno v nejdelší ose daného řezu. Druhé měření mělo za

cíl odhalit částečně chybějící letokruhy. Osy spolu svíraly úhel alespoň 90° (Bär et al., 2006). Rozdíl v počtu letokruhů mezi jednotlivými osami nebyl neobvyklý. Nicméně díky tomu, že na fotografii byl vidět celý řez, se poloha částečně chybějících letokruhů i dalších vad dala poměrně dobře vizuálně určit.



Obr. 7: Řez kořenovým krčkem šichy oboupohlavné ze Svalbardu. Na obrázku je vidět nepravidelná geometrie kmene. Šipka ukazuje na částečně chybějící letokruhy (Foto: autor)

3. 3. 3 Křížové datování a zjištění primárního růstu

Pro křížové datování byl použit software PAST5 (SCIEM). Nejdříve byly mezi sebou porovnány osy v rámci jednoho řezu. Díky tomu bylo možné odhalit částečně chybějící letokruhy. V dalším kroku se z obou os na řezech vytvořila průměrná křivka a ta byla srovnávána s křivkami další řezů na jedinci a s průměrnou křivkou růstu jedince. Kvůli nepříliš dlouhým časovým řadám, častým chybějícím letokruhům a častému velmi individuálnímu růstu jednotlivých částí kmene nebylo možné spoléhat pouze na statistiky softwaru, ale bylo nutné křivky porovnávat především vizuálně.

Posledním krokem při křížovém datování metodou sériových řezů by bylo srovnání průměrných růstových křivek mezi jedinci na stanovišti (Kolischuk, 1990). Tím by bylo možné odhalit chybějící letokruhy v rámci celého jedince a vytvořit finální chronologii lokality. Pro zjištění rychlosti primárního růstu jedince je tento krok zbytečný . Proto nebyl i vzhledem k vysoké časové náročnosti uskutečněn.

Posledním krokem bylo zjištění rychlosti primárního růstu. Průměrná rychlost primárního růstu mezi sériovými řezy byla zjištěna vydělením rozdílu věku těchto řezů změřenou vzdáleností mezi nimi. Průměrná rychlost primárního růstu jedince byla následně spočítána pomocí váženého průměru, kdy jako váha daného úseku byl přidělen počet let, po které jedinec touto rychlostí rostl.

4 Výsledky

Do celkových výsledků bylo zahrnuto 30 jedinců ze Svalbardu a 33 jedinců z Krkonoš. U zbylých jedinců nebylo možné provést měření z důvodu množství vad na kmeni nebo špatné kvality preparátů. Díky letokruhové analýze bylo možné porovnat nejen průměrný primární růst rostlin, ale i další vlastnosti šichy na těchto dvou lokalitách.

Průměrná rychlost primárního růstu šichy na Svalbardu byla 1,43 cm za rok, při směrodatné odchylce 0,78. Keř s nejvyšší naměřenou rychlostí průměrného primárního růstu rostl rychlostí 3,33 cm za rok a keř s nejnižší změřenou rychlostí rostl průměrně 0,29 cm ročně. Několikrát byl zaznamenán rychlý nárůst v průběhu jednoho až několika málo let. Nejrychlejší zaznamenaný primární růst byl 15 cm za jeden rok. Průměrný věkový interval mezi sériovými řezy byl 9,86 let, maximální potom 44 let a minimální 1 rok.

V Krkonoších byla průměrná rychlost primárního růstu u zkoumaných keřů 6,73 cm za rok, při směrodatné odchylce 5,39. Nejrychlejší zaznamenaný nárůst byl 26 cm během jediného roku. Nejpomaleji rostoucí jedinec přirůstal průměrně 1,93 cm ročně. Průměrný věkový interval mezi sériovými řezy zde byl 3,68 let, maximální pak 11 let a minimální opět 1 rok.

Závislost rychlosti primárního růstu na věku jedince je znázorněna v grafu 1. Jedná se o průměrné hodnoty primárního růstu ve středním věku jednotlivých řezů. Graf mezi sebou srovnává řezy ve stejném věku. Pro obě zkoumané oblasti byla hodnotami proložena lineární spojnice trendu. Směrnice přímký dat z Krkonoš měla zápornou hodnotu -0,5531, data ze Svalbardu měla kladnou směrnici přímký 0,0036.

Průměrný roční nárůst (sekundární růst) v nejdelší ose (od kůry po dřev) co nejbližší kořenovém krčku (bazální části) se na Svalbardu pohyboval kolem 0,06 mm, v Krkonoších pak okolo 0,1 mm, při směrodatné odchylce 0,02 resp. 0,04. Sekundární růst v průměru nejpomaleji rostoucích jedinců v Krkonoších i na Svalbardu se pohybuje kolem 0,04 mm ročně. U jedince s největším průměrným přírůstem v Krkonoších se tento přírůst blížil 0,2 mm ročně a na Svalbardu lehce přesáhl 0,1 mm ročně.

Křížové datování bylo provedeno na úroveň jedinců a bylo tedy možné vytvořit chronologie pro jednotlivé keře. V Krkonoších i na Svalbardu připadal na nejdelší osu bazální části v průměru 1 chybějící nebo částečně chybějící letokruh. Na všech řezech bylo dohromady nalezeno 23 chybějících a 126 částečně chybějících letokruhů u jedinců z Krkonoš a 92 chybějících a 232 částečně chybějících letokruhů u jedinců ze Svalbardu. V průměru na rostlinu připadalo 0,7 chybějících a 3,8 částečně chybějících letokruhů v Krkonoších a 3,1 chybějících a 7,7 částečně chybějících letokruhů na Svalbardu.

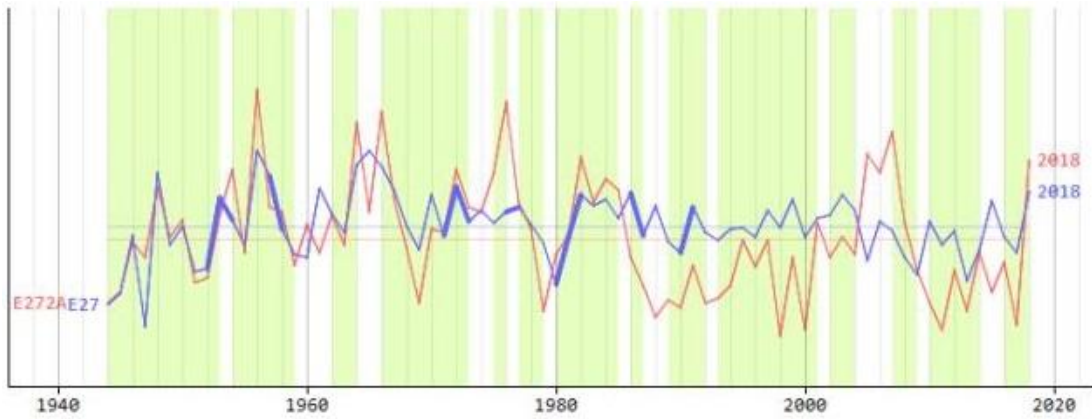
Nejstarší měřený jedinec pocházel ze Svalbardu a byl starý 75 let. Nejstarší měřený jedinec z Krkonoš byl starý 24 let. Průměrný věk keřů šichy na Svalbardu byl 38 let, v Krkonoších 13 let při směrodatné odchylce 15,98, resp. 5,36.

Tabulka 1: Tabulka shrnuje naměřené hodnoty růstu šichy oboupohlavné na Svalbardu. Průměrná velikost letokruhu v kořenovém krčku a počet letokruhů v kořenovém krčku jsou hodnoty počítané před křížovým datováním.

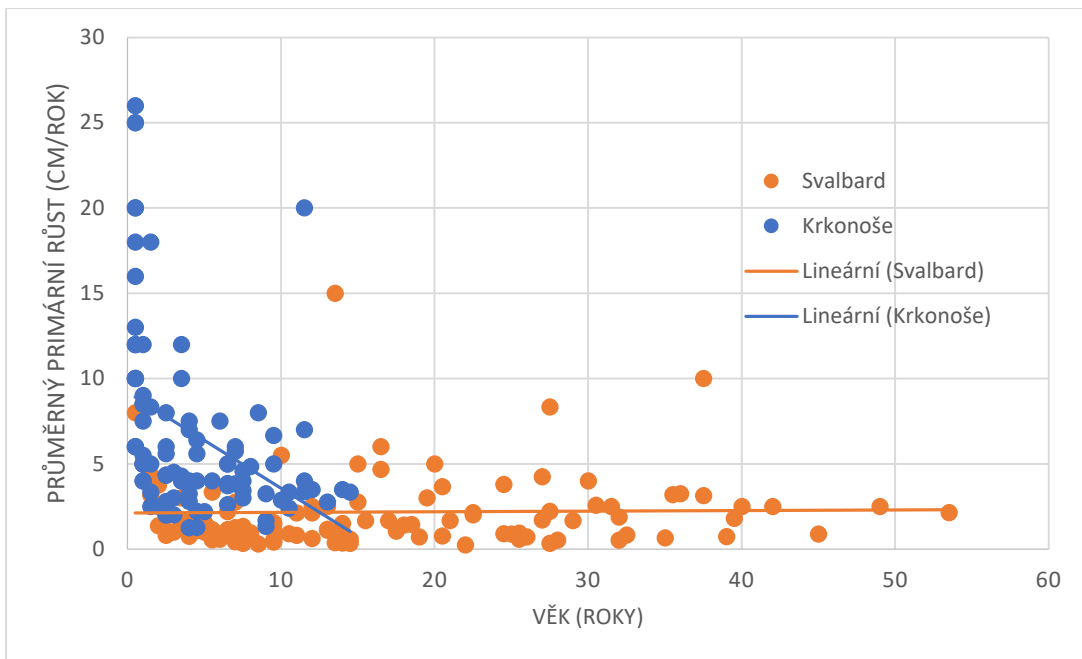
		Svalbard (30 jedinců)		
Primární růst	Průměr	Nejvyšší hodnota	Nejnižší hodnota	SD
Průměrný primární růst keře (cm/rok)	1,43	3,33	0,29	0,78
Intreval mezi sériovými řezy (v letech)	9,86	44,00	1,00	7,71
Letokruhá analýza				
Délka nejdelší osy v kořenovém krčku (0,01/mm)	220,69	470,80	81,60	83,34
Průměrný roční nárůst nejdelší osy v kořenovém krčku (0,01/mm)	6,25	12,62	3,75	2,22
Průměrná velikost letokruhu v kořenovém krčku (0,01/mm)	6,43	12,62	3,75	2,24
Počet letokruhů v kořenovém krčku	36,93	75,00	9,00	15,67
Věk po křížovém datování (roky)	38,03	75,00	9,00	15,98

Tabulka 2: Tabulka shrnuje naměřené hodnoty růstu šichy černé a šichy oboupohlavné v Krkonoších. Průměrná velikost letokruhu v kořenovém krčku a počet letokruhů v kořenovém krčku jsou hodnoty počítané před křížovým datováním.

		Krkonoše (33 jedinců)		
Primární růst	Průměr	Nejvyšší hodnota	Nejnižší hodnota	SD
Průměrný primární růst keře (cm/rok)	6,73	26,00	1,93	5,39
Intreval mezi sériovými řezy (v letech)	3,68	11,00	1,00	2,46
Letokruhá analýza				
Délka nejdelší osy v kořenovém krčku (0,01/mm)	126,77	259,00	42,00	59,03
Průměrný roční nárůst nejdelší osy v kořenovém krčku (0,01/mm)	10,21	18,63	4,20	3,81
Průměrná velikost letokruhu v kořenovém krčku (0,01/mm)	10,91	18,63	4,20	3,57
Počet letokruhů v kořenovém krčku	12,06	21,00	5,00	4,95
Věk po křížovém datování (roky)	13,09	24,00	5,00	5,36



Obr 8: Srovnání chronologie jedince E27 (modrá křivka) s jeho nejdelší osou na kořenovém krčku (červená křivka) v PAST5 (SCIEM).



Graf 1: Porovnání závislosti věku keřů na rychlosti primárního růstu v Krkonoších (modrá) a na Svalbardu (oranžová). Body představují průměrné rychlosti primárního růstu na úrovni sériových řezů, ne celých jedinců. Data jsou proložena lineárními spojnicemi trendu.

5 Diskuze

Tato diplomová práce se zabývala zakrslými keři rodu *Empetrum* L. Cílem literární rešerše bylo shrnout dosavadní poznatky o ekologii tohoto rodu. Praktická část pak srovnávala růstové vlastnosti šichy v podmínkách arktické tundry na Svalbardu a krkonošské arko-alpínské tundry.

Cílem praktické části diplomové práce bylo především zjistit, jak rychlý je primární růst těchto zakrslých keřů na zkoumaných lokalitách za pomoci dendrochronologických postupů. Díky provedené letokruhové analýze bylo možné porovnat i další parametry, jako například šířku letokruhů nebo věk zkoumaných jedinců.

Výzkum probíhal na dvou druzích tohoto rodu, *Empetrum nigrum* L. a *Empetrum nigrum* L. ssp. *hermaphroditum* (Hagerup) Böcher.

5. 1 Primární růst

Tato studie není první, která sledovala primární růst rodu *Empetrum* L. Touto problematikou se zabývali např. Shevtsova et al. (1997), Wada et al. (2002) nebo Zverev et al. (2007). Nicméně všechny tyto studie sledovaly primární růst pouze v horizontu několika málo let. Dlouhodoběji se touto problematikou zabývali Campioli et al. (2012), jejichž výzkum probíhal déle než 20 let. U všech těchto studií byl primární růst zjišťován opakovaným měřením. Měření probíhala na experimentálních plochách, kdy byla zkoumána odezva primárního růstu na různé podněty.

Při způsobu zjišťování primárního růstu použitým v této diplomové práci sice většinou není možné určit přesnou hodnotu v každém roce a pracuje se zde s průměry z určitých úseků, na druhou stranu časová řada je dlouhá až 70 let a mapuje celý životní cyklus rostliny. Výhodou je také možnost srovnání se sekundárním růstem jedinců. Tato práce by tedy mohla doplnit dříve zjištěné poznatky v dlouhodobějším horizontu.

Primárním růstem se zabývaly i studie na jiných arktických keřích. Odezvu na změny teplot u kasiope čtyřhranné (*Cassiope tetragona* L.) zkoumali Rozema et al. (2009) a Campioli et al. (2012), u brusnice brusinky (*Vaccinium vitis-idaea* L.) Shevtsova et al. (1997). Mimo stálezelené zakrslé keře byl primární růst sledován u dalších keřovitých dřevin tundry. Vliv teploty na primární růst zkoumali u vrby arktické (*Salix arctica* Pall.) Campioli et al. (2013) a u jalovce obecného (*Juniperus communis* L.) Trkal a Lehejček (2017).

Průměrný primární růst jedinců ze Svalbardu byl s hodnotou 1,43 cm za rok skoro pětkrát nižší než u měřených jedinců z Krkonoš, kteří rostli průměrně 6,73 cm za rok. Minima a maxima rychlosti růstu jedinců na lokalitách byla v obou případech velmi rozdílná. U jedinců z obou lokalit byl několikrát pozorován velmi rychlý nárůst v horizontu jednoho roku nebo jen několika málo let. Nejvyšší nárůst byl pozorován u jedince odebraného v Krkonoších, u kterého byl naměřen přírůstek 26 cm za jediný rok.

Jako možné vysvětlení tohoto výrazného rozdílu v rychlosti růstu v Krkonoších a na Svalbardu se jeví vyšší průměrné teploty krkonošských lokalit. Pozitivní vliv letní teploty na rychlost primárního růstu byl v Arktidě pozorován i u dalších druhů zakrslých keřů. Rozema et al. (2009) zkoumali rychlost růstu u příbuzné kasiope čtyřhranné na Svalbardu. Zde se podařilo vytvořit 34 let dlouhou chronologii, která silně korelovala s letními teplotami vzduchu.

Vlivem letních teplot na rychlost růstu u rodu *Empetrum* L. se zabývalo hned několik autorů. Bär et al. (2007, 2008) popisují pozitivní korelaci mezi letní teplotou vzduchu a velikostí letokruhů (sekundární růst). U primárního růstu se zdá, že souvislost s teplotami není tak jednoznačná a funguje především v součinnosti s dalšími faktory (Shevtsova et al., 1997; Wada et al., 2002). Campioli et al. (2012) souvislost primárního růstu s letními teplotami vůbec nepozoroval.

Poslední tři zmiňovaní autoři ovšem všichni popisují reakci šichy na konkurenční druhy rostlin. Z důvodů kompetice o světlo šicha reagovala jak zvýšením rychlosti růstu, tak změnou morfologie, kdy se keře za světlem začaly napřimovat, případně plazit do prostoru. Tento jev mohl nastat i v Krkonoších, kde většina jedinců roste ve

velkých a hustých shlucích, pospolu s dalšími druhy rostlin. Na Svalbardu rostli jedinci šichy většinou osamoceně, což tuto interpretaci nepřímo potvrzuje.

Vlivem kompetice se dají vysvětlit výsledky zobrazené v grafu 1. Zde je vidět, že rychlost primárního růstu u jedinců ze Svalbardu se v závislosti na věku jedince téměř nemění. Krkonošské šichy ovšem rostou jinak. Rychlost růstu je výrazně nejvyšší v prvních letech růstu a následně klesá. Dá se proto předpokládat, že se jedná o plastickou adaptaci na lokální podmínky, podmíněnou pravděpodobně především konkurencí.

Částečný vliv na tyto výsledky by mohl mít i výrazný rozdíl v průměrném věku zkoumaných jedinců na obou lokalitách. Prvních několik let růstu je lépe zmapováno u krkonošských jedinců, protože rozdíl mezi jednotlivými sériovými řezy je často pouze několik málo let nebo dokonce pouze jeden rok. Intervaly věků mezi jednotlivými řezy u svalbardských jedinců jsou většinou delší. Při interpretaci výsledku by tedy měl být brán v potaz možný rychlejší juvenilní růst v prvních letech života rostlin. Zpomalování primárního růstu se zvyšujícím se věkem rostliny pozorovali Zverev et al. (2007).

5. 2 Sekundární růst

Dendrochronologické postupy jsou stále častěji používány na keřovité dřeviny tundry. Častý je výzkum šířky letokruhů za účelem pochopení vztahu mezi klimatem, dynamikou koloběhu uhlíku nebo i mapování geomorfologických procesů (Owczarek et al., 2014; Myers-Smith et al., 2015). Tyto výzkumy se řídí nejnovějšími metodologickými postupy, které překonávají složitosti spojené s vysokou nepravidelností růstu letokruhů u keřů tundry (Myers-Smith et al., 2015).

Dendrochronologickou analýzou rodu *Empetrum* L. se v přehledových studiích zabývali Schweingruber a Dietz (2001) nebo Schweingruber et al. (2013). Hlouběji letokruhy druhu *E. nigrum* ssp. *hermaphroditum* studovali Bär et al. (2006, 2007, 2008). Kromě vytvoření metodologických postupů se autorům podařilo vytvořit finální chronologie lokalit a potvrdit pozitivní korelace mezi letními teplotami vzduchu a šířkou letokruhů (Bär et al., 2007). Díky těmto studiím dnes víme, že

zakrslé keře rodu *Empetrum* L. jsou vhodnými kandidáty pro další dendrochronologický výzkum.

Stejně jako primární růst se i sekundární růst jedinců ze Svalbardu výrazně lišil od jedinců z Krkonoš. Průměrná šířka letokruhu v nejnižší měřené části u krkonošských keřů byla téměř dvojnásobná oproti keřům ze Svalbardu. I nejrychleji rostoucí jedinec z Krkonoš rostl skoro dvakrát rychleji než nejrychleji rostoucí jedinec ze Svalbardu. Nejpomaleji rostoucí jedinci na obou lokalitách, se od sebe v rychlosti růstu příliš nelišili.

Naměřené hodnoty korespondují s daty publikovanými Bär et al. (2007), kde zkoumaní jedinci ze hřebenových lokalit přirůstali v průměru rychlostí 0,07 mm ročně, na jižně orientovaných svazích potom 0,11 mm ročně. Jako hlavní faktor ovlivňující šířku letokruhů zde byla uvedena letní teplota vzduchu. Její vliv se ovšem lišil v závislosti na stanovišti (Bär et al., 2008).

Výrazně příznivější podmínky, především pak relativně vysoká teplota a velké množství srážek v Krkonoších, se zdají být uspokojivým vysvětlením pro rychlejší růst letokruhů v těchto podmínkách. Jednoznačně by to prokázaly až případné korelace s klimatickými hodnotami. To ovšem nebylo předmětem této diplomové práce.

Dalším faktorem může být rychlejší primární růst a větší napřímenost rostliny z důvodu konkurence dalších druhů. Aby byly tyto morfologické adaptace možné, je potřeba také silnější kmen (Capioli et al., 2012). Naproti tomu jedinci na Svalbardu rostli na ekologickém limitu druhu a jejich růst jim zde byl umožněn jen v rámci těch nejlepších mikroklimatických podmínek (Elvebakk a Spjelkavik, 1995). Faktory ovlivňující růst letokruhů zde budou s velkou pravděpodobností záviset především na podmínkách mikrostanoviště. Pro ověření těchto hypotéz by bylo zapotřebí vytvořit chronologie pro celé lokality a podle nich se pokusit určit vliv jednotlivých faktorů.

5.3 Věk

Už velmi rané studie se snažily lépe porozumět tomu, jak nízké arktické teploty a krátká vegetační doba snižují radiální růst zakrslých keřů v Grónsku a zároveň

prodlužují jejich věk (Kraus, 1873). Srovnání různých zakrslých keřů z vysokých a z nižších nadmořských výšek ve Švýcarsku, Německu, Rusku a v Himalájích toto potvrzovala (Kihlmann, 1890; Rosenthal, 1904; Kanngiesser 1913). I novější studie popisují zvyšující se věk keřů v souvislosti se zhoršujícími se podmínkami. Tento jev popsali Schweingruber a Dietz (2001) u zakrslého keře *Loiseleuria procumbens* L., u kterého se maximální věk pohyboval od 25 let v nížinách po 97 let ve vysokých nadmořských výškách subalpínské zóny. Stejný jev byl pozorován jak na Kanárských ostrovech, tak v Alpách.

Charakteristické anatomické rysy dřeva umožňují odlišit jednotlivé orgány rostlin. Kmen a větve jsou definovány přítomností dřevě, kdežto kořeny dřev nemají. Nicméně hlavní kmen není rozlišitelný od klonálních, což ztěžuje přesnou determinaci věku celé rostliny (De Witte a Stöcklin, 2010).

Jednotlivé studie zabývající se letokruhovou analýzou rodu *Empetrum* L. zmiňují i maximální (někdy i průměrný) věk jedinců. Nejstarší jedinci, které zkoumali Bär et al. (2006) v norských horách, dosahovali v nižších nadmořských výškách věku až 70 let a úplně nejstarší zkoumaný jedinec potom rostl v hřebenových partiích a byl starý 85 let. Ještě starší jedinec byl odebrán na východním pobřeží Grónska. U tohoto jedince bylo napočítáno 101 letokruhů, bez použití sériových řezů a následného křížového datování. Dá se tedy předpokládat, že jedinec byl ještě starší. Jedinci v této studii měli na kořenovém krčku v průměru 62 letokruhů (Schweingruber et al., 2013). Nejstaršímu jedinci na Svalbardu byl zjištěn věk přibližně 80 let (Ellvebakk a Spjelkavik, 1995). Determinaci věku u krkonošské populace pravděpodobně nikdo neprováděl.

V této studii nejstarší zkoumaný jedinec pocházel ze Svalbardu a bylo u něho napočítáno 75 letokruhů. Křížové datování žádné chybějící letokruhy neodhalilo. Nejstarší jedinec v Krkonoších měl 24 letokruhů a ani zde křížové datování neodhalilo chybějící letokruhy. U obou jedinců byly identifikovány částečně chybějící letokruhy. Průměrný věk zjištěný u jedinců na Svalbardu byl 38 let, u jedinců v Krkonoších 13 let.

Výsledky této práce ukazují, že věk krkonošských jedinců je přibližně třikrát nižší než jedinců ze Svalbardu, a to jak v průměrných, tak v maximálních hodnotách. Dá

se předpokládat, že příčinou je drsnější prostředí svalbardské tundry a kratší vegetační sezóna. Prodloužení života při ztížených podmínkách u *Empetrum nigrum* L. ostatně pozorovali i Zverev et al. (2007). Zkoumaní jedinci postižení emisemi rostli v průměru dvakrát pomaleji než jedinci v nezasažených lokalitách. Napovídá tomu i fakt, že zatím nejstarší měřený jedinec pocházel z Grónska, kde *Empetrum* L. roste na svém ekologickém limitu (Karlsen a Elvebakk, 2003).

Determinace věku u jedinců v této práci nemůže být považována za zcela přesnou, protože nebylo provedeno křížové datování až na úroveň celé lokality. Nelze tedy vyloučit, že nebyly nalezeny všechny chybějící letokruhy, byť podstatná část velmi pravděpodobně ano. V basální části kmene připadá po křížovém datování na úrovni jedince v průměru asi jeden chybějící nebo částečně chybějící letokruh na basální řez u obou lokalit. Při nižším věku krkonošských jedinců se ale jedná o daleko vyšší procentuální podíl. To by mohlo znamenat, že u jedinců ze Svalbardu mohlo dojít k podhodnocení počtu chybějících letokruhů.

6 Závěr

Na relativně velkém vzorku 30 jedinců *E. hermaphroditum* ze Svalbardu a 33 jedinců *E. hermaphroditum* a *E. nigrum* z Krkonoš byl změřen průměrný primární růst, sekundární růst a zjištěn věk. Metodika vycházela z postupů využívaných při dendrochronologické analýze zakrslých keřů tundry. Křížové datování proběhlo na úrovni jedinců. To stačilo pro naplnění hlavního cíle této práce, zjištění a srovnání rychlosti primárního růstu. V případě zájmu o hlubší porozumění např. vztahu mezi klimatem a šířkou letokruhů, příp. pro přesnější determinaci věku jedinců, by bylo nutné provést křížové datování na úrovni celé lokality.

Bylo zjištěno, že jedinci z Krkonoš mají v průměru několikanásobně rychlejší primární růst než jedinci ze Svalbardu. Téměř dvojnásobná je i šířka letokruhů. Zjištěný nejvyšší, resp. průměrný věk krkonošských šich byl naopak výrazně nižší a to 24 resp. 13 let, oproti svalbardským 75 resp. 38 roků. Potvrdila se tedy spojitost mezi náročnými podmínkami k růstu a dlouhověkostí, která byla u zakrslých keřů již několikrát popsána.

Nejčastějším faktorem ovlivňujícím rychlost růstu u keřů tundry je letní teplota vzduchu, která je v Krkonoších vyšší než na Svalbardu. Předchozí studie, zabývající se primárním růstem u rodu *Empetrum* L. se ovšem shodují, že teplota vzduchu nemá buď žádný vliv, nebo jen v souvislosti s dalšími faktory. Jedním z nich je vliv konkurence dalších druhů rostlin, který je v Krkonoších daleko silnější. Keře zde také rostou nejrychleji v prvních několika letech života, na rozdíl od jedinců ze Svalbardu, jejichž průměrný primární růst se v závislosti na věku nemění. Zvýšenou rychlost primárního růstu u krkonošských jedinců tedy můžeme považovat spíše za adaptaci na lokální podmínky, způsobenou především konkurencí ostatních druhů, nežli za odezvu na lepší klimatické podmínky k růstu.

7 Seznam literatury a použitých zdrojů

AUNE, Bjørn. Temperaturnormaler, normalperiode 1961-1990. *Norske Meteorol. Inst. Rapp. Klima*, 1993, 1993: 1-63.

BAY, Christian. A phytogeographical study of the vascular plants of northern Greenland—north of 74° northern latitude. *Meddelelser om Grønland. Bioscience*, 1992, 36: 3-102.

BÄR, Annette; BRÄUNING, Achim; LÖFFLER, Jörg. Dendroecology of dwarf shrubs in the high mountains of Norway—A methodological approach. *Dendrochronologia*, 2006, 24.1: 17-27.

BÄR, Annette; BRÄUNING, Achim; LÖFFLER, Jörg. Ring-width chronologies of the alpine dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* from the Norwegian mountains. *Iawa Journal*, 2007, 28.3: 325-338.

BÄR, Annette; PAPE, Roland; BRÄUNING, Achim; LÖFFLER, Jörg. Growth-ring variations of dwarf shrubs reflect regional climate signals in alpine environments rather than topoclimatic differences. *Journal of Biogeography*, 2008, 35.4: 625-636.

BELL, J. N. B.; TALLIS, J. H. Biological flora of the British Isles. *Empetrum nigrum* L. *Journal of Ecology*, 1973.

BENISTON, Martin; INNES, John L. The Impacts of Climate Variability on Forests. *Lecture Notes in Earth Sciences, Berlin Springer Verlag*, 1998, 74.

BENISTON, Martin. Climate modeling at various spatial and temporal scales: where can dendrochronology help?. *Dendrochronologia*, 2002, 20.1-2: 117-131.

BLISS, Lawrence C. Arctic and alpine plant life cycles. *Annual review of ecology and systematics*, 1971, 2.1: 405-438.

BLOK, D.; SAAS-KLAASSEN, U.; SCHAEPMAN-STRUP, G.; HEIJMANS, M. M. P. D.; SAUREN, P.; BERENDSE, F. What are the main climate drivers for shrub growth in Northeastern Siberian tundra?. *Biogeosciences*, 2011, 8.5: 1169-1179

BLOK, Daan, et al. Shrub expansion may reduce summer permafrost thaw in Siberian tundra. *Global Change Biology*, 2010, 16.4: 1296-1305.

BOUDREAU, Stéphane; ROPARS, Pascale; HARPER, Karen Amanda. Population dynamics of *Empetrum hermaphroditum* (Ericaceae) on a subarctic sand dune: evidence of rapid colonization through efficient sexual reproduction. *American Journal of Botany*, 2010, 97.5: 770-781.

BOULANGER-LAPOINTE, N.; LÉVESQUE E.; BOUDREAU, S.; HENRY, G. H, R.; SCHMIDT, N. M. Population structure and dynamics of Arctic willow (*Salix arctica*) in the High Arctic. *Journal of biogeography*, 2014, 41.10: 1967-1978.

BUCHWAL, A.; RACHLEWICZ, G.; FONTI, P.; CHERUBINI, P.; GÄRTNER, H. Temperature modulates intra-plant growth of *Salix polaris* from a high Arctic site (Svalbard). *Polar Biology*, 2013, 36.9: 1305-1318.

BURAS, A.; LEHEJČEK, J.; MICHALOVÁ, Z.; MORRISSEY, R. C.; SVOBODA, M.; WILMKING, M. Shrubs shed light on 20th century Greenland Ice Sheet melting. *Boreas*, 2017.

CAMPIOLI, Matteo; LEBLANS, Niki; MICHELSEN, Anders. Twenty-two years of warming, fertilisation and shading of subarctic heath shrubs promote secondary growth and plasticity but not primary growth. *PloS one*, 2012, 7.4.

COOK, E.R.; KAIRIUKSTIS, L. A. Methods of dendrochronology. Application in the environmental sciences, 1990, Kluwer, Dordrecht

CROPPER, J. P.; FRITTS, H. C. Tree-ring width chronologies from the North American Arctic. *Arctic and Alpine Research*, 1981, 245-260.

ČVANČARA, A. Empetraceae Lindl. *Květena ČR*, 1990, 519-521.

DALBY, M. The ecology of crowberry (*Empetrum nigrum*) on Ilkley Moor 1959–1960. *Naturalist*, 1961, 877: 37-40.

DE WITTE, L. C.; STÖCKLIN, J. Longevity of clonal plants: why it matters and how to measure it. *Annals of botany*, 2010, 106.6: 859-870.

ELLSTRAND, N. C.; ROOSE, M. L. Patterns of genotypic diversity in clonal plant species. *American Journal of Botany*, 1987, 74.1: 123-131.

- ELIÁŠ, Pavol jun. Botany.cz: Empetrum hermaphroditum Hagerup. – šicha oboupohlavná / šucha obojohlavná. [online]. 2007 [citováno 21. 2. 2020]. Dostupné z: <https://botany.cz/cs/empetrum-hermaphroditum/>
- ELVEBAKK, Awe; SPJELKAVIK, Sigmund. The ecology and distribution of *Empetrum nigrum* ssp. *hermaphroditum* on Svalbard and Jan Mayen. *Nordic Journal of Botany*, 1995, 15.5: 541-552.
- ERIKSSON, Ove. Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos*, 1989, 231-238.
- FORBES, B. C.; FAURIA, M. M.; ZETTERBERG, P. Russian Arctic warming and 'greening' are closely tracked by tundra shrub willows. *Global Change Biology*, 2010, 16.5: 1542-1554.
- FØRLAND, Eirik J.; HANSSEN-BAUER, Inger. Past and future climate variations in the Norwegian Arctic: overview and novel analyses. *Polar research*, 2003, 22.2: 113-124.
- FREMSTAD, E. Virkninger av nitrogen på heivegetasjon. En litteraturstudie. *NINA oppdragsmelding*, 1992, 124: 1-44. (v norštině)
- GOOD, R.C.R. The genus *Empetrum* L. *Journal of the Linnean Society (Botany)* 47, 1927. 489-523.
- GRULICH, VÍT. Botany.cz: *Empetrum nigrum* L. - šicha černá / šucha čierná [online]. 2011 [citováno 21. 2. 2020]. Dostupné z: <https://botany.cz/cs/empetrum-nigrum/>
- HAAPASAARI, M. K. The oligotrophic heath vegetation of northern Fennoscandia and its zonation. 1989
- HALLINGER, Martin; MANTHEY, Michael; WILMKING, Martin. Establishing a missing link: warm summers and winter snow cover promote shrub expansion into alpine tundra in Scandinavia. *New Phytologist*, 2010, 186.4: 890-899.
- CHAPIN, F. Stuart, et al. Role of land-surface changes in Arctic summer warming. *science*, 2005, 310.5748: 657-660.

- CHAPIN III, F. S.; SHAVER, G. R. Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change. *Ecology*, 1996, 77.3: 822-840.
- JOHNSTONE, J. F.; HENRY, G. H. R. Retrospective analysis of growth and reproduction in *Cassiope tetragona* and relations to climate in the Canadian High Arctic. *Arctic and Alpine Research*, 1997, 29.4: 459-469.
- JENÍK, Jan. Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku: teorie anemo-orografických systémů. Nakl. Československé Akademie Věd, 1961.
- JENÍK, J. Geografická a ekologická identita Krkonoš/Karkonoszy.[W:] ŠTURSA J., MA-ZURSKI KR, PAŁUCKI A.[eds.]: 2001, Geoecological Problems of the Giant Mountains. In: *Proc. Int. Conf., September. 2000.* p. 12-19.
- KANNGIESSER, Friedrich. Über Lebensdauer von Zwergsträuchern aus hohen Höhen des Himalaya. Verlag nicht ermittelbar, 1913.
- KARLSEN, S. R.; ELVEBAKK, A. A method using indicator plants to map local climatic variation in the Kangerlussuaq/Scoresby Sund area, East Greenland. *Journal of Biogeography*, 2003, 30.10: 1469-1491.
- Kihlmann A. Pflanzenbiologische Studien aus Russisch-Lappland. Acta Soc. Fauna Flora Fennoscandia 6, 1890, 118.
- KOCIÁNOVÁ, M., KOŘÍZEK, V., SPUSTA, V., BRZEZIŃSKI, A.; Laviny v Krkonoších. Správa KRNAP, Vrchlabí, 2013, 190 s.
- KOCIÁNOVÁ M.; ŠTURSA J.; VANĚK J.; Krkonošská tundra. Správa KRNAP, Vrchlabí, 2015
- KOLISHCHUK, V. G. Dendroclimatological study of prostrate woody plants. *Methods of dendrochronology. Applications in the environmental sciences.*, edited by: Cook, ER and Kairiukstis, LA, Kluwer, London, UK, 1990, 51-55
- KOMULAINEN, M.; VIENO, M.; YARMISHKO, V. T.; DALETSKAJA, T. D.; MAZNAJA, E. A. Seedling establishment from seeds and seed banks in forests under long-term pollution stress: a potential for vegetation recovery. *Canadian Journal of Botany*, 1994, 72.2: 143-149.

- KOZLOV, M. V.; ZVEREVA, E. L. Industrial barrens: extreme habitats created by non-ferrous metallurgy. *Reviews in Environmental Science and Bio/Technology*, 2007, 6.1-3: 231-259.
- KRAUS, G. Über Alter und Wachstumsverhältnisse ostgrönländischer Holzgewächse. *Botanische Zeitung*, 1873, 33: 513-518.
- LEHEJČEK, J., Buras, A., Svoboda, M., Wilmking, M. Wood anatomy of *Juniperus communis*: a promising proxy for palaeoclimate reconstructions in the Arctic. *Polar Biology*, 2017, 1-12.
- LEHEJČEK, J. Dwarf tundra shrubs growth as a proxy for late holocene climate change. *CZECH POLAR REPORTS* 2015, 5 (2): 185-199.
- LE MOULLEC, M.; BUCHWAL, A.; VAN DER WAL, R.; SANDAL, L.; HANSEN, B. B. Annual ring growth of a widespread high arctic shrub reflects past fluctuations in community-level plant biomass. *Journal of Ecology*, 2019, 107.1: 436-451.
- LI, Z.; LIU, G.; FU, B.; ZHANG, Q.; MA, K.; PEDERSON, N. The growth-ring variations of alpine shrub *Rhododendron przewalskii* reflect regional climate signals in the alpine environment of Miyaluo Town in Western Sichuan Province, China. *Acta Ecologica Sinica*, 2013, 33.1: 23-31.
- Mapový server – Správa Krkonošského národního parku* [online]. Správa KRNPAP, 2020 [cit. 23. 3. 2020]. Dostupné z: <http://gis.krnap.cz/map/>
- MONNI, S.; SALEMAA, M.; MILLAR, N. The tolerance of *Empetrum nigrum* to copper and nickel. *Environmental pollution*, 2000, 109.2: 221-229.
- MYERS-SMITH, Isla H., et al. Methods for measuring arctic and alpine shrub growth: a review. *Earth-Science Reviews*, 2015, 140: 1-13.
- MYERS-SMITH, Isla H., et al. Shrub expansion in tundra ecosystems: dynamics, impacts and research priorities. *Environmental Research Letters*, 2011, 6.4: 045509.
- Norwegian Meteorological Institute. Temperaturnormaler for Spitsbergen i perioden 1961-1990" (v norštině). [citováno 4. 3. 2012]. vydáno 24. 3. 2010.

OWCZAREK, P.; NAWROT, A.; MIGAŁA, K.; MALIK, I.; KORABIEWSKI, B.; Flood-plain responses to contemporary climate change in small High-Arctic basins (Svalbard, Norway). *Boreas*, 2014, 43.2: 384-402.

PEARSON, R. G.; PHILLIPS, S. J.; LORANTY, M. M.; BECK, P. S. A.; DAMOULAS, T.; KNIGHT, S. J.; GOETZ, S. J. Shifts in Arctic vegetation and associated feedbacks under climate change. *Nature climate change*, 2013, 3.7: 673-677.

PŘISPĚVATELÉ BIOLIBU. BioLib: šicha *Empetrum* L. [online]. c2019 [citováno 21. 2. 2020]. Dostupné z: <https://www.biolib.cz/cz/taxon/id38998/>

RAYBACK, S. A.; HENRY, G. H. R. Dendrochronological potential of the Arctic dwarf-shrub *Cassiope tetragona*. *Tree-Ring Research*, 2005, 61.1: 43-53.

RAYBACK, S. A.; HENRY, G. H. R. Reconstruction of summer temperature for a Canadian High Arctic site from retrospective analysis of the dwarf shrub, *Cassiope tetragona*. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2006, 38.2: 228-238.

RIIS-NIELSEN, T.; SÖCHTING, U.; JOHANSSON, M.; NIELSEN, P. Hedeplejebogen. Miljöministeriet, Skovog Naturstyrelsen, Copenhagen, Denmark. 1991. 248 pp. (v dánštině).

ROSENTHAL, Markus. Über die Ausbildung der Jahresringe an der Grenze des Baumwuchses in den Alpen. Druck von W. Pormetter, 1904.

ROZEMA, J.; WEIJERS, S.; BROEKMAN, R.; BLOKKER, P.; BUIZER, B.; WERLEMAN, CH.; EL YAQINE, H.; HOOGEDOORN, H.; FUERTES, M. M.; COOPER, E. Annual growth of *Cassiope tetragona* as a proxy for Arctic climate: developing correlative and experimental transfer functions to reconstruct past summer temperature on a millennial time scale. *Global Change Biology*, 2009, 15.7: 1703-1715.

SHEVTSOVA, Anna; HAUKIOJA, Erkki; OJALA, Arja. Growth response of subarctic dwarf shrubs, *Empetrum nigrum* and *Vaccinium vitis-idaea*, to manipulated environmental conditions and species removal. *Oikos*, 1997, 440-458.

SCHMIDT, Niels M.; BAITTINGER, Claudia; FORCHHAMMER, Mads C. Reconstructing century-long snow regimes using estimates of high arctic *Salix arctica* radial growth. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 2006, 38.2: 257-262.

SCHWEINGRUBER, F. H.; HELLMANN, L.; TEGEL, W.; BRAUN, S.; NIEVERGELT, D.; BÜNTGEN U. Evaluating the wood anatomical and dendroecological potential of arctic dwarf shrub communities. In: *Wood Structure in Plant Biology and Ecology*. Brill, 2013. p. 157-169.

SCHWEINGRUBER, Fritz Hans; POSCHLOD, Peter. *Growth rings in herbs and shrubs: life span, age determination and stem anatomy*. Swiss Federal Research Institute WSL, 2005.

SCHWEINGRUBER, F. H. Modifications of wood anatomical structures by variable internal and external environmental condition, *In: Pre-Proceedings of the First International Conference of the European Society for Wood Mechanics*. April 19th 21st, 2001. Lausanne, Swiss Federal Institute of Technology, 2001, 135-143.

SCHWEINGRUBER, F. H.; DIETZ, H. Annual rings in the xylem of dwarf shrubs and perennial dicotyledonous herbs. *Dendrochronologia*, 2001, 19.1: 115-126.

SOUKUPOVÁ, L. KOCIÁNOVÁ, M.; JENÍK, J.; SEKYRA, J. Arctic alpine tundra in the Krkonoše, the Sudetes. *Opera Corcontica 32, Správa KRNAP, Vrchlabí*, 1995 s. 5–88.

SPUSTA, V.; KOCIÁNOVÁ, M. *Lavinový katastr české části Krkonoš v období 1961. 62–1997/98*. Opera Concontica 35 Krkonošské práce, 1998.

SPEER, J. H. *Fundamentals of tree-ring research*. University of Arizona Press, 2010.

SPUSTA, Valerian; KOCIÁNOVÁ, Milena. UKLÁDÁNÍ SNĚHU NA ZÁVĚTRNÝCH SVAZÍCH ČESKÉ STRANY KRKONOŠ (TUNDROVÁ ZÓNA)/Snow Deposit on Leeward Slopes of the Czech Part of the Giant Mountains (Tundra Zone). *Opera Corcontica*, 2003, 40: 87.

STATISTICS NORWAY. *Svalbard Statistics 2005*. 1. vyd. Oslo: Official Statistics of Norway, 2005. 247 s. ISBN 82-537-6810-9

- SZMIDT, A. E.; NILSSON, M.; BRICEÑO, E.; ZACKRISSON, O.; WANG, X. Establishment and genetic structure of *Empetrum hermaphroditum* populations in northern Sweden. *Journal of Vegetation Science*, 2002, 13.5: 627-634.
- ŠTURSA, Jan; JENÍK, Jan; VÁNA, Jiří. Alpínská hranice lesa v Krkonoších a v pohoří Abisko. *Opera Corcontica*, 2010, 47.
- ŠTURSA, Jan. *Krkonošská encyklopedie – krajina, příroda, lidé*. Správa KRNPAP, Vrchlabí, 2013, 88 s.
- SUDA, J.; MALCOVÁ, R.; ABAZID, D.; BANAŠ, M.; PROCHÁZKA, F.; ŠÍDA, O.; ŠTECH, M. Cytotype distribution in *Empetrum* (Ericaceae) at various spatial scales in the Czech Republic. *Folia Geobotanica*, 2004, 39.2: 161-171.
- SVOBODA, J. *Arktida mladá a živá* [online]. Vesmír, 2017 [cit. 20. 2. 2020]. Dostupné z: <http://casopis.vesmir.cz/clanky/clanek/id/11838>.
- TAPE, K. E. N.; STURM, M.; RACINE, Ch. The evidence for shrub expansion in Northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology*, 2006, 12.4: 686-702.
- TopoSvalbard – Norsk Polarinstitut* [online]. TopoSvalbard – Norsk Polarinstitut [cit. 1.11.2018]. Dostupné z: <https://toposvalbard.npolar.no/>
- TREML, Václav. Prostorové rozmístění recentních periglaciálních jevů v alpínském bezlesí Východních Krkonoš. *Geomorfologický sborník II*, 2003, 301-306.
- TREML, V.; BANAŠ, M. Alpine timberline in the High Sudetes. *Acta Universitatis Carolinae, Geographica*, 2000, 15.2: 83-99.
- TRKAL, F. 2017. Dendrochronologie keřů arktické tundry. [BSc. Thesis]. ČZU v Praze, Praha.
- TRKAL, František; LEHEJČEK, Jiří. Primary growth of *Juniperus communis* in southwest Greenland (Extended abstract BIOSCIENCES 2017). *Czech Polar Reports*, 2020, 7.2: 331-333.
- TYBIRK, Knud, et al. Nordic *Empetrum* dominated ecosystems: function and susceptibility to environmental changes. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 2000, 29.2: 90-97.

Vascular plants in Svalbard [online]. svalbardflora.no, 2019 [cit. 20.2.2020].
Dostupné z: <http://svalbardflora.no/>

WADA, N.; SHIMONO, M.; MIYAMOTO, M.; KOJIMA, S. Warming effects on shoot developmental growth and biomass production in sympatric evergreen alpine dwarf shrubs *Empetrum nigrum* and *Loiseleuria procumbens*. *Ecological Research*, 2002, 17.1: 125-132.

WEIJERS, Stef; BROEKMAN, Rob; ROZEMA, Jelte. Dendrochronology in the High Arctic: July air temperatures reconstructed from annual shoot length growth of the circumarctic dwarf shrub *Cassiope tetragona*. *Quaternary Science Reviews*, 2010, 29.27: 3831-3842.

WOODCOCK, H.; BRADLEY, R. S. *Salix arctica* (Pall.): its potential for dendroclimatological studies in the High Arctic. *Dendrochronologia*, 1994, 12.1: 11-22

ZALATAN, R.; GAJEWSKI, K. Dendrochronological potential of *Salix alaxensis* from the Kuujjua River area, western Canadian Arctic. *Tree-Ring Research*, 2006, 62.2: 75-82.

ZVEREV, V. E.; ZVEREVA, E. L.; KOZLOV, M. V. Slow growth of *Empetrum nigrum* in industrial barrens: Combined effect of pollution and age of extant plants. *Environmental pollution*, 2008, 156.2: 454-460.

ZVEREVA, E. L.; KOZLOV, M. V. Facilitative effects of top-canopy plants on four dwarf shrub species in habitats severely disturbed by pollution. *Journal of Ecology*, 2004, 92.2: 288-296.