

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



**Vliv výluhů z opadu vybraných alpských
společenstev na klíčení borovice kleče a smrku
ztepilého**

Kateřina Jurníková

Bakalářská práce
předložená
na Katedře ekologie a životního prostředí
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků
na získání titulu Bc. v oboru
Ekologie a ochrana životního prostředí

Vedoucí práce: RNDr. Miroslav Zeidler, Ph.D.

Olomouc 2019

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně pod vedením RNDr. Miroslava Zeidlera, Ph.D. a jen s použitím citovaných literárních pramenů.

V Olomouci 29.4. 2019

.....

podpis

Jurníková K: Vliv výluhů z opadu vybraných alpických společenstev na klíčení borovice kleče a smrku ztepilého. Bakalářská práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 28 s, česky.

Abstrakt

Tato práce se zabývala vlivem opadu z alpických společenstev na klíčení borovice kleče a smrku ztepilého. S globální změnou klimatu se horní hranice lesa pozvolna zvyšuje a semena dřevin mají větší šanci na klíčení v druhově bohatých alpických společenstvech. Cílem práce bylo zjistit, zda mají výluhy z rostlinného opadu vliv na klíčení zájmových druhů, a zda existují rozdíly v klíčení ve vybraných druzích opadu. Dalším cílem bylo zjistit, zda se liší dynamika klíčení zájmových druhů. Testovala jsem výluhy z opadu z šesti vybraných alpických společenstev a jejich efekt na klíčení borovice kleče a smrku ztepilého. U výluhů bylo zjištěno pH a konduktivita. Výsledky ukázaly, že významný negativní vliv má pouze výluh z opadu z trávníků s dominancí třtiny chloupkaté na klíčení smrku. Tento výluh snižuje jeho klíčivost. Ostatní výluhy mají neprůkazný vliv na klíčení obou zájmových druhů. Prokázala jsem také rozdílnou dynamiku v klíčení borovice a smrku. Dynamika klíčení borovice je v prvním týdnu průkazně vyšší než u smrku. U borovice kleče je pravděpodobné další šíření do alpických společenstev s výjimkou vysokostébelných trávníků. Smrk ztepilý pro úspěšné uchycení potřebuje disturbanci a nevykazuje známky většího šíření. Pro udržení alpických stanovišť v Hrubém Jeseníku je tedy vhodné pokračovat v monitoringu porostů kleče, abychom mohli včas zabránit jejímu šíření do alpických stanovišť. Alpická stanoviště bez nepůvodní borovice kleče by měla být ponechána přirozenému vývoji.

Klíčová slova: horní hranice lesa, *Picea abies*, *Pinus mugo*, klíčení

Jurníková K: Effect of litter leachates from selected alpine plant communities on germination of dwarf pine and norway spruce. Bachelor's Thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc, 28 pp, in Czech.

Abstract

The global climate change causes treeline uptake and tree seeds might germinate in species rich alpine plant communities. The aims of this study were answer this questions: (1) Have plant litter leachate effect to germination of dwarf pine and norway spruce? (2) Is there difference between germination in tested leachates? (3) Have dwarf pine and norway spruce different germination dynamic? I tested plant litter leachates from 6 selected alpine plant communities and their effect to germination of dwarf pine and norway spruce seeds. I detected pH and conductivity for each leachate. Results show, that only leachate from tall grassland dominated by *Calamagrostis villosa* has a significant negative effect to germination of norway spruce. The leachate reduces germinability. Other leachates do not have a significant effect to germination of tested species. Tested species have also different germination dynamic. Germination dynamic of dwarf pine is higher than germination dynamic of norway spruce in the first week. Dwarf pine will probably invade to alpine plant communities except of tall grasslands. Norway spruce needs disturbance for success grow and do not invade rapidly to alpine plant communities. We would continue monitoring current populations of dwarf pine in Hrubý Jeseník as an invasion prevention. Alpine plant communities without dwarf pine we would leave to natural development.

Key words: treeline, *Picea abies*, *Pinus mugo*, germination

Obsah

1	Úvod.....	1
1.1	Cíle práce.....	3
2	Teoretická část	4
2.1	Globální změny klimatu a vliv člověka v alpinském prostředí	4
2.2	Efekt opadu na klíčení	5
2.3	Klíčení zájmových druhů	6
3	Materiál a metody	7
3.1	Zájmové druhy	7
3.2	Sběr opadu	7
3.2.1	Alpínská vřesoviště	8
3.2.2	Vyfoukávané alpínské trávníky s převahou metličky křivolaké	8
3.2.3	Subalpínské vysokostébelné trávníky s převahou třtiny chloupkaté.....	8
3.2.4	Kosodřevina	9
3.2.5	Skupinky smrků při horní hranici lesa	9
3.2.6	Subalpínská brusnicová vegetace.....	9
3.3	Příprava výluhů	9
3.4	Experiment	10
3.5	Analýza dat.....	11
4	Výsledky	12
4.1	Hodnoty pH a konduktivity	12
4.2	Klíčivost (G).....	12
4.3	Průměrný čas klíčení (MT).....	13
4.4	Průměrná rychlost klíčení (MR).....	14
4.5	Dynamika klíčení druhů	15
5	Diskuze	17
6	Závěr	23
7	Literatura.....	24

Seznam tabulek

Tab.1: Parametry klíčení	11
Tab. 2: Hodnoty pH a konduktivity pro jednotlivé výluhy	13
Tab. 3: Analýza variance pro klíčivost.....	12
Tab. 4: Analýza variance průměrného času klíčení	13
Tab. 5: Analýza variance průměrné rychlosti klíčení	14

Seznam obrázků

Obr. 1: Miska se semeny	10
Obr. 2: Klíčidlo se vzorky	10
Obr. 3: Graf klíčivosti pod vlivem jednotlivých výluhů	13
Obr. 4: Graf průměrného času klíčení	14
Obr. 5: Graf průměrné rychlosti klíčení	15
Obr. 6: Dynamika klíčení v deionizované vodě	16
Obr. 7: Dynamika klíčení-výluh ze třtiny chloupkaté	16

Seznam použitých zkratk

CHKO – chráněná krajinná oblast

G – klíčivost (z anglického „germinability“)

HHL – horní hranice lesa

LVS – lesní vegetační stupeň

MR – průměrná rychlost klíčení (z anglického „mean germination rate“)

MT – průměrný čas klíčení (z anglického „mean germination time“)

PLO – přírodní lesní oblast

Poděkování

Děkuji především mému vedoucímu RNDr. Miroslavu Zeidlerovi, Ph.D. za cenné rady, pomoc a věnovaný čas. Také děkuji svým nejbližším za podporu během studia.

1 Úvod

Alpinská zóna je oblast nad přirozenou horní hranicí lesa (dále jen HHL). Zaujímá 3 % pevnin a jedná se o jedinou biogeografickou jednotku, která se vyskytuje celosvětově (Körner 2003). V rámci České republiky ji nalezneme pouze v Krkonoších, Hrubém Jeseníku a na Králickém Sněžníku. Vzhledem k jejímu globálnímu výskytu není jednoduché přesně definovat její klima. Obecně zde s nadmořskou výškou klesá atmosférický tlak, teplota a také stoupá radiace, tedy vystavení slunečnímu záření. Alpinská zóna mírného pásu se navíc vyznačuje vyšším množstvím srážek (Körner 2003). Výše uvedené klimatické extrémy hrály důležitou roli v evoluci alpských druhů. Ty se byly nuceny přizpůsobit nízkým teplotám, které zkracují vegetační období, zpomalují procesy v rostlinách a také zpomalují dekompozici. Pro rostliny je zde hlavním limitujícím prvkem dusík, proto jsou tyto rostliny často menšího vzrůstu a produkují méně biomasy. Zvláště nižší oblasti alpské zóny jsou centry biodiverzity a mezi alpskými rostlinami nalezneme značné množství endemitů a glaciálních reliktních.

Rostliny alpské zóny jsou přizpůsobené na přežití v drsných podmínkách. Proto jsou také velice citlivé na globální změnu klimatu (Walther *et al.* 2002). Ta může zapříčinit zvýšení HHL a změnit tak druhovou skladbu v jejím okolí. Jejím důsledkem je také zvýšení průměrné roční teploty, prodloužení vegetačního období a zvýšení množství dusíku v půdě. Zvýšení množství dusíku v půdě může ohrozit konkurenčně slabé druhy, které jsou adaptované na zvládání stresových podmínek, nikoli konkurence (Körner 2003). V oblasti HHL je díky extrémním podmínkám častější vegetativní rozmnožování smrku (Šenfelder a Maděra 2011). Extrémní podmínky však mohou kvůli globálnímu oteplování ustoupit a mohlo by se zde rozšířit generativní rozmnožování v důsledku lepších podmínek pro klíčení. Semena by tak mohla začít klíčit v alpských společenstvech, která zatím, kvůli podmínkám nevhodným pro klíčení, neosidlovala.

V oblasti Hrubého Jeseníku tvoří HHL převážně smrk ztepilý (*Picea abies*) a borovice kleč (*Pinus mugo*). Smrk ztepilý zde přirozeně vytvářel HHL i v minulosti (Jeník 1961). Borovice kleč byla v Hrubém Jeseníku vysazena hlavně ve 2. polovině 19. století při snaze o zvýšení HHL. Její přítomnost v Hrubém Jeseníku je často diskutované téma. Je vnímána negativně, neboť vytlačuje původní nelesní společenstva, zamezuje přirozeným pádům lavin, které jsou pro některá společenstva konkurenčně slabých druhů nezbytná, a může také bránit deflaci ve vyfoukávaných trávnicích (Jeník 1961,

Bureš *et al.* 2009). Její další šíření do vyšších poloh by tedy mohlo vést k úbytku přirozených společenstev nad stávající HHL.

Pro úspěšnou ecesi dřevin jsou třeba vhodné podmínky prostředí. Klíčení semen a následný vývoj semenáčku jsou nejnáchylnější období života rostlin. Klíčovou roli v tomto období sehraává rostlinný opad. Efekt opadu na klíčení je srovnatelný s efektem kompetice nebo predace (Xiong a Nilsson 1999). Autoři se shodují, že různé druhy opadu mají specifické účinky (Hovstad a Ohlson 2008, Bosa a Reader 1995, Xiong a Nilsson 1999). Ty se týkají i množství opadu: například zvonek okrouhlolistý (*Campanula rotundifolia*) vykazoval pozitivní odpověď na menší množství opadu, zatímco větší množství na něj mělo negativní vliv (Hovstad a Ohlson 2008). Také rozlišení, zda se jedná o fyzikální nebo chemické vlivy opadu není vždy jednoznačné (Halvorson *et al.* 2017, Loydi *et al.* 2015). Dopady opadu a výluhů z něj na klíčení nejsou doposud důkladně prozkoumány.

Výzkumy vlivu opadu jsou často prováděny na kvetoucích rostlinách nebo travinách. Dřeviny jsou v této oblasti opomíjeny. Přitom Xiong a Nilsson (1999) zjistili, že klíčení dřevin bylo opadem ovlivněno více než kvetoucí rostliny a traviny. Castells *et al.* (2005) zkoumali vliv opadu z křovin a mechorostu na smrk sivý (*Picea glauca*). Z výzkumu vyplývá, že výluhy z keřů mohou mít negativní vliv na klíčení a vývoj semenáčku. Práce na téma klíčení smrku ztepilého a borovice kleče chybí. Přitom právě tyto dvě dřeviny u nás tvoří HHL, která se může s globálním oteplováním zvyšovat a vytlačovat tak původní alpinská společenstva (Treml *et al.* 2016, Walther *et al.* 2005, Dullinger *et al.* 2003).

1.1 Cíle práce

Tato práce si klade za cíl zjistit odpovědi na následující otázky

1. Mají výluhy z rostlinného opadu vliv na klíčení smrku a borovice?
2. Existují rozdíly v klíčení zájmových druhů u jednotlivých typů opadu?
3. Existují jsou rozdíly v dynamice klíčení smrku a borovice?

2 Teoretická část

2.1 Globální změny klimatu a vliv člověka v alpinském prostředí

Globální změny klimatu zahrnují jak změny klimatické, tak změny ve složení atmosféry v důsledku lidské činnosti. Tyto změny se nevyhýbají ani alpinské zóně. Jedním z hlavních důsledků klimatické změny je oteplování. Trend zvyšování průměrné roční teploty v alpinské zóně je prokázán hned několika studiemi (Harsch *et al.* 2009, Körner 2003, Walther *et al.* 2002). Zvýšení průměrné roční teploty má několik důsledků. Díky prodloužení vegetační doby mohou rostliny začít růst dříve a zajistit si tak konkurenční výhodu. S tím může být spojena také větší produkce biomasy a dostupnost živin kvůli rychlejší dekompozici. Se zvyšující se teplotou souvisí taktéž dřívější tání sněhové pokrývky, což umožňuje dřívější kvetení a tím pádem i kvetení více druhů za vegetační sezónu (Körner 2003). Se změnou klimatu se také mění množství srážek. V Evropských Alpách je prokázáno zvýšení ročních srážkových úhrnů, ale zároveň snížení množství zimních srážek, které jsou důležitým disturbančním činitelem (Cannone *et al.* 2007).

Atmosférické změny v důsledku antropogenní činnosti zahrnují hlavně zvyšování CO₂ a srážky s vyšším obsahem dusíku. Zvyšující se množství CO₂ má pozitivní efekt na fotosyntézu. Právě oxid uhličitý je jedním z limitujících faktorů pro růst stromů nad HHL (Körner 2003). Proto jeho zvyšující se množství napomáhá posunu HHL a větší produkci biomasy. Produkci biomasy zvyšuje také dusík rozpuštěný ve srážkách. Srážky jsou jeho hlavním zdrojem v alpinské zóně a rostliny jsou tak velmi citlivé na jeho množství.

Všechny výše uvedené faktory vedou ke změnám ve vegetačním složení. Rostliny dříve limitovány extrémními podmínkami se dostávají do vyšších poloh a zde mohou vytlačovat konkurenčně méně zdatné druhy. Tento trend je nejvíce patrný na HHL. Globální změny snižují stres a mění bilanci uhlíku, což umožňuje zvyšování HHL. Posun HHL je však pomalý. To je způsobeno hlavně nedostatkem semen a nedostatečnou disturbancí v alpinských trávnicích, které by napomohli snadnějšímu uchycování semen (Walther *et al.* 2005). Díky tomu dochází k nerovnoměrnému posunu, neboť při tomto procesu záleží na interakci faktorů prostředí a mikroklimatu. Přesto je zvyšování patrné. Harsch *et al.* (2009) uvádí, že se HHL od roku 1900 zvýšila v polovině sledovaných lokalit ze severní polokoule. Tremel a Chuman (2015) uvádí také posun v Hrubém Jeseníku v období 1953-2005 a to o 0,28 m za rok. Ten je však částečně důsledkem

cíleného zalesňování na začátku druhé poloviny minulého století. Právě antropogenní činnost a historický kontext místa je nutné brát při posunu HHL v potaz. Körner (2003) považuje antropogenní činnost v oblasti alpinské zóny za důležitý faktor, díky kterému je zachována aktuální HHL. Upouštění od hospodaření ve vysokohorských oblastech může být další příčinou zvyšování HHL. Tento jev byl pozorován také v Krkonoších a Hrubém Jeseníku (Lokvenc 1995, Treml a Chuman 2015).

2.2 Efekt opadu na klíčení

Jak již bylo zmíněno, opad hraje důležitou roli při klíčení rostlin, neboť může měnit podmínky prostředí. Rostlinný opad má obecně negativní vliv na klíčení rostlin (Xiong a Nilsson 1999). Je však znám i pozitivní vliv, který je spojen s opadem z mateřské rostliny. Mateřská rostlina opadem vytváří optimální podmínky pro klíčení svých semen. Opad z mateřské rostliny zajišťuje optimální teplotu a vlhkost pro vlastní semena a zároveň může obsahovat chemické sloučeniny, které brání klíčení ostatních druhů (Fenner a Thompson 2005). Vrstva opadu může také sloužit jako ochrana před býložravci (Mayeer a Poljakoff-Mayber 1989). Důležitější jsou však negativní vlivy opadu z okolních rostlin na klíčení. Ty můžeme dělit na mechanické, fyzikální a chemické. Mechanický vliv spojujeme především s vytvořením bariéry (hlubší vrstva opadu), která svou vahou brání semenáčku v růstu (Fenner a Thompson 2005).

Mezi fyzikální vlivy, které přímo ovlivňují klíčení, patří teplota, světlo a vlhkost. Opad mění průměrnou denní teplotu (Bosy a Reader 1995), což může ovlivnit klíčení druhů, neboť optimální teplota pro klíčení je druhově specifická. Změna teploty (jak snížení, tak zvýšení) prodlužuje průměrnou dobu klíčení například u semen stromů (Vincent 1969). Dále opad brání přístupu světla k semeni. Semena jsou přizpůsobena hloubce opadu ve svém přirozeném prostředí. Na množství opadu (a tím pádem i množství světla) v nepůvodním prostředí nemusí být semeno uzpůsobeno a může se tak snížit jeho klíčivost (Vincent 1969). Opad také může zadržovat vodu. Při nadbytku vody se snižuje množství kyslíku, který je ke klíčení nezbytně nutný (Raven *et al.* 1986).

K chemickým vlivům patří změna pH. Pro semena lesních dřevin je optimální neutrální až slabě kyselé pH. V zásaditém pH (nad 8,5) klíčí semena lesních dřevin velmi pomalu nebo nevyklíčí (Vincent 1969). Zásadním chemickým vlivem, kterým opad působí je vyplavování alelopatických sloučenin, nejčastěji polyfenolů. Polyfenoly jsou sekundární metabolity rostlin, které se vyskytují zejména v listech a v rostlinném opadu,

ze kterých jsou při dešti vyplavovány. Tyto chemické sloučeniny ovlivňují půdní procesy. Mohou zastavit cyklus dusíku, zabránit množení mikroorganismů a snížit tak dekompozici (Hattenschwiler a Vitousek 2000). Rostliny je využívají pro inhibici klíčení jiných druhů (alelopatie), ale také jako obranný mechanismus proti býložravcům.

2.3 Klíčení zájmových druhů

Pro klíčení rostlin jsou důležité tři vnější podmínky prostředí: množství vody, množství kyslíku a teplota. Voda je nezbytná pro začátek klíčení, neboť se díky ní ze semene vyluhují látky inhibující klíčení. Často také může ovlivnit rychlost klíčení. Jeho nadbytek v půdě však může mít negativní vliv, neboť je v takové zamokřené půdě nedostatek kyslíku. Právě dostupnost kyslíku je pro klíčící semena naprosto nezbytná pro získání energie dýcháním. Poslední nezbytnou podmínkou je teplota. Rostliny mírného pásu potřebují pro zdárné vyklíčení semen projít stratifikací. Pro samotné klíčení má pak každý druh svá vlastní optima teplot, při kterých je schopen vyklíčit. Částečně můžeme za podmínku prostředí označit i světlo. Některé druhy rostlin pod jeho vlivem klíčí rychleji, není však nezbytné.

Podmínky pro klíčení smrku ztepilého jsou díky jeho hospodářskému významu velmi dobře prozkoumány. Teplotní optimum pro klíčení smrku je 21 °C (Leinonen *et al.* 1993). Nízké teploty (testovaných 4 °C) pouze zpožďují klíčení, ale klíčivost neovlivňují (Loranger *et al.* 2016). Významný vliv na jeho klíčení má však interakce faktorů, zvláště interakce vlhkosti a teploty. Vzdušná vlhkost 75 % při teplotě 5 °C výrazně snižuje klíčivost. Pokud je semeno vystaveno vzdušné vlhkosti 75 % v kombinaci s teplotou 12 °C, je jeho klíčivost nulová (Leinonen 1998). U smrku byl také prokázán pozitivní vliv světla, které urychluje klíčení (Leinonen 1998).

Podmínky pro klíčení borovice kleče nejsou naopak téměř vůbec prozkoumány. Stejně jako většina ostatních druhů rostlin klíčí kleč lépe při vyšších teplotách. Pozitivní vliv na klíčení má rovněž interakce vyšších teplot a většího srážkového úhrnu (Vacek *et al.* 2013). Je schopna uchytit se téměř v jakémkoli habitatu (Dullinger *et al.* 2003). Z dosavadních studií vyplývá, že klíčení a pozdější vývoj semenáčku kleče může být zastaven pouze přílišnou hloubkou opadu (Michiels 1993, Dullinger *et al.* 2003).

3 Materiál a metody

3.1 Zájmové druhy

Zájmovými druhy pro mou práci byly smrk ztepilý a borovice kleč. Použila jsem osivo smrku ztepilého z přírodní lesní oblasti č. 27 Hrubý Jeseník (dále PLO) a 8. lesního vegetačního stupně (dále LVS). Osivo borovice kleče pocházelo z PLO č. 27 a 9 LVS. Semena pocházela ze Semenářského závodu Lesů České republiky v Týništi nad Orlicí.

Smrk ztepilý se ve střední Evropě přirozeně vyskytuje v horách po HHL a v nižších polohách na rašelinných nebo podmáčených půdách (Musil a Hamerník 2007). V Hrubém Jeseníku je to druh původní a tvoří HHL. Jednotlivé stromy vystupují i výše nad ni do subalpinských trávníků až po horní hranici stromů. Ve vyšších polohách ustává generativní rozmnožování a převládá rozmnožování vegetativní. Proto zde často nalezneme klonální skupiny smrku (polykormony), které vznikly ze stejného jedince (Musil a Hamerník 2007). Druh roste na živinami chudých půdách a preferuje kyselé půdní prostředí. Velmi dobře snáší nízké teploty a mráz. Je však citlivý na vysoké teploty a sucho (Mráček a Pařez 1986).

Borovice kleč je v České republice původní pouze na území Krkonoš a v nejvyšších polohách Šumavy. V Hrubém Jeseníku byla hlavně vysazena v 2. polovině 19. století. Roste v blízkosti HHL až po horní hranici stromů (Musil a Hamerník 2007). Druh se i ve vyšších polohách rozmnožuje generativně. Nicméně u HHL má kleč nižší plodnost, takže zde využívá i vegetativního rozmnožování (Vacek *et al.* 2013). Vzhledem ke své odolnosti vůči vlivu sněhu roste i v místech, kde by jiné dřeviny nepřežily. Ve svém nepůvodním areálu proto může vytlačovat původní bylinná společenstva (Jeník 1961). Z ekologického hlediska je borovice kleč velmi tolerantní druh. Snáší široký rozsah pH a zamokřenou i suchou půdu (Businský a Velebil 2011). Borovice kleč je kolem HHL silně světlo milným druhem (Musil a Hamerník 2007).

3.2 Sběr opadu

Pracovala jsem s 6 výluhy získanými z rostlinného opadu. Sběr opadu proběhl na konci růstové sezóny v Hrubém Jeseníku (20. říjen 2017) v šesti vegetačních typech podle katalogu biotopů ČR (Chytrý *et al.* 2010): alpinská vřesoviště (1), vyfoukávané alpské trávníky s převahou metličky křivolaké (*Avenella flexuosa*) (2), subalpinské vysokostébelné trávníky s převahou třtiny chloupkaté (*Calamagrostis villosa*) (3), kosodřevina (4), skupinky smrků při horní hranici lesa (7), subalpinská brusnicová

vegetace (6). Jednotlivé vzorky jsem označila zkratkami na základě převažující rostliny v nich: alpinská vřesoviště (vřes) vyfoukávané alpinské trávníky s převahou metličky křivolaké (metlička), subalpínské vysokostébelné trávníky s převahou třtiny chloupkaté (třtina) kosodřevina (kleč), skupinky smrků při horní hranici lesa (smrk) a subalpínská brusnicová vegetace (borůvka).

Kvůli chemické povaze alelochemických látek, které se mohou při vyšších teplotách měnit, byl opad sušen ve stínu při pokojové teplotě (Loydi *et al.* 2015). Vysušený opad byl skladován při pokojové teplotě do doby použití.

3.2.1 Alpinská vřesoviště

V tomto biotopu převažuje vřes obecný (*Calluna vulgaris*), který doprovázejí druhy šicha černá (*Empetrum nigrum*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idaea*). Dále zde nalezneme vranec jedlový (*Huperzia selago*), kostřavu nízkou (*Festuca supina*) a jestřábník alpský (*Hieracium alpinum*).

Jedná se o větrná stanoviště na vrcholech hor, skal, na hranách svahů nebo prudké svahy v karech v nejvyšších polohách Hrubého Jeseníku. Silný vítr v zimě zabraňuje vytvoření hlubší sněhové pokrývky, proto jsou tato stanoviště silně vystavena mrazu (Chytrý *et al.* 2010).

3.2.2 Vyfoukávané alpinské trávníky s převahou metličky křivolaké

Rozvolněné trávníky s převahou metličky křivolaké, sítiny trojklanné (*Juncus trifidus*) a kostřavy nízké. Ty doplňují druhy vřes obecný, brusnice borůvka a brusnice brusinka. Dále zde můžeme nalézt psineček skalní (*Agrostis rupestris*), rdesno hadí kořen (*Bistorta major*), jestřábník alpský, vranec jedlový a zlatobýl obecný alpský (*Solidago virgaurea* subsp. *minuta*).

Mezi vegetací často nalezneme plochy s holou půdou nebo kameny. Biotop se nachází v nejvyšších polohách Hrubého Jeseníku na hřebenech a vrcholech. Biotop je velkou měrou ovlivňován větrem a mrazem (Chytrý *et al.* 2010).

3.2.3 Subalpínské vysokostébelné trávníky s převahou třtiny chloupkaté

Trávníky s převahou třtiny chloupkaté, kterou doprovází třtina rákosovitá (*Calamagrostis arundinacea*), bika bělavá měděná (*Luzula luzuloides* subsp. *rubella*), metlice trsnatá (*Deschampsia cespitosa*) a bezkoleneček modrý (*Molinia caerulea*). Z bylin zde roste rdesno hadí kořen, hořec tolitovitý (*Gentiana asclepiadea*), silenka nadmutá

(*Silene vulgaris*), sedmikvítek evropský (*Trientalis europaea*) a brusnice borůvka. Roztroušeně zde můžeme nalézt polykormony smrku ztepilého.

Biotop se vyskytuje na závětrných svazích u HHL v Hrubém Jeseníku. V zimě jsou svahy pokryté hlubokou vrstvou sněhu, která chrání vegetaci před mrazem (Chytrý *et al.* 2010).

3.2.4 Kosodřevina

Borovice kleč tvoří nad HHL husté porosty. Je doprovázena smrkem ztepilým a jeřábem ptačím (*Sorbus aucuparia*). V bylinném patře pak metličkou křivolakou, třtinou chloupkatou, podbělicí alpskou (*Homogyne alpina*), smilkou tuhou (*Nardus stricta*), sedmikvítkem evropským nebo brusnicí borůvkou.

Jedná se o biotop na horských hřebenech, svazích i plošinách nad HHL. Přirozené porosty kosodřeviny nalezneme pouze v Krkonoších a na Šumavě. Porosty v Hrubém Jeseníku jsou nepůvodní (Chytrý *et al.* 2010).

3.2.5 Skupinky smrků při horní hranici lesa

Polykormony smrku ztepilého u HHL nalezneme v biotopu subalpinské vysokostébelné trávníky popsaném výše.

3.2.6 Subalpinská brusnicová vegetace

Tento druhově chudý biotop tvoří zapojené porosty brusnice borůvky, brusnice brusinky a vlochyně bahenní (*Vaccinium uliginosum*). Dále zde roste třtina chloupkatá, metlička křivolaká, podbělice alpská, hořec tolitovitý nebo sedmikvítek evropský. Občasně zde rostou smrk ztepilý, borovice kleč nebo jeřáb ptačí.

Biotop se vyskytuje na svazích poblíž HHL a v karech v Hrubém Jeseníku (Chytrý *et al.* 2010).

3.3 Příprava výluhů

Výluh z opadu jsem připravovala 22. 1. 2018. Z opadu jsem odvážíla 100 g a zalila jsem je 1 l deionizované vody a nechala 72 hodin vyluhovat (Loydí *et al.* 2015) na třepačce při pokojové teplotě. Poté jsem směs přefiltrovala přes filtrační papír (Mudrák a Frouz 2012). Výluh jsem skladovala v lednici při 4°C. U každého výluhu jsem změřila pH a konduktivitu. pomocí pH metru Voltcarf PH-100 AT a konduktometru DiST Family (Hanna Instruments, Inc.).

3.4 Experiment

Semena obou druhů jsem klíčila v plastových miskách s víčkem kvůli zamezení výparu. Do každé misky s 3 vrstvami filtračního papíru jsem rovnoměrně rozmístila 40 semen. Pro každý typ opadu (vřes, metlička, třtina, kleč, smrk, borůvka, kontrola) jsem připravila 10 misek (10 x 40 = 400 semen na každý typ). Do každé misky jsem přidala 5 ml výluhu. V případě kontroly jsem přidala 5 ml deionizované vody.



Obr. 1: Miska se semeny

Všechny misky jsem náhodně rozmístila v klíčiidle s denním režimem teploty ($20\text{ °C} \pm 2\text{ °C} / 30\text{ °C} \pm 2\text{ °C}$) a světla (16 h tma/ 8 h světlo) podle ČSN 481211. Klíčení jsem sledovala od 29. 1. 2018 do 20. 2. 2018, tj. 22 dní v pravidelných denních intervalech. Za projev klíčení jsem považovala objevení radikuly dlouhé alespoň 1 mm. Semeno, u kterého se radikula objevila jsem z misky odstranila a zapsala si počet zbývajících semen v misce.



Obr. 2: Klíčiidle se vzorky

Vzhledem k přirozenému odpařování a vysušování jsem v průběhu experimentu několikrát přidala 1 ml výluhu do každé misky. Výluh nebo deionizovanou vodu (v případě kontroly) jsem přidala 4., 8., 14. a 18. den experimentu. Během experimentu se téměř ve všech miskách objevily plísně. Z tohoto důvodu jsem 10. a 16. den experimentu aplikovala 0,5 ml 0,1% roztoku fungicidu Previcur do každé misky. Fungicid Previcur® (propamocarb 607 g/l) v nízkých koncentracích 0,1-0,2 % byl použit pro klíčení semen v řadě experimentů (Bellairs a Bell 1990, Bell a Williams 1998, Michael *et al.* 2006). Přítomnost plísně neovlivňuje klíčení (Loydi *et al.* 2015, Ruprecht *et al.* 2008), proto byl tento jev ignorován.

3.5 Analýza dat

Zaznamenané počty semen vyklíčených v daných dnech jsem přepsala do tabulky v programu MS Excel. Pro další analýzu jsem použila metodiku Ranal *et al.* (2009) a uvedené parametry (Tab. 1).

Tab.1: Parametry klíčení

kód		
G	germinability	klíčivost
MT	mean germination time	průměrný čas klíčení
MR	mean germination rate	průměrná rychlost klíčení

Klíčovost (G) udává množství úspěšně vyklíčených semen v procentech. $G = \frac{n_i}{n} \cdot 100$, kde n_i : počet úspěšně vyklíčených semen a n : počet všech semen. Průměrný čas klíčení (MT) vypočítáme jako $\bar{t} = \frac{\sum_{i=1}^k n_i \cdot t_i}{\sum_{i=1}^k n_i}$, kde t_i : čas od začátku po konec experimentu, n_i : počet semen vyklíčených v čase i a k : poslední čas klíčení. Průměrnou rychlost klíčení (MR) vypočítáme jako $\bar{v} = 1/\bar{t}$.

Vliv 6 typů výluhů a kontroly na klíčení smrku a borovice byl vypočten faktoriální analýzou ANOVA, kde jednotlivé typy výluhů (treatment) byly kategoriálními prediktory a parametry klíčení (G , MT , MR) obou sledovaných druhů závislou proměnnou. Pro testování předpokladu homogenity variance byl použit Bartlettův test a Tukey HSD test pro post-hoc porovnání. Pro analýzu časového průběhu obou druhů byla použita ANOVA pro opakovaná měření (Repeated Measures ANOVA). Analýza byla provedena v programu STATISTICA 13 (TIBCO Software Inc. 2018).

4 Výsledky

4.1 Hodnoty pH a konduktivity

Naměřené hodnoty pH a konduktivity jednotlivých výluhů (tab. 2).

Tab. 2: Hodnoty pH a konduktivity pro jednotlivé výluhy

výluh	pH	konduktivita [μ S]
vřes	6,18	283
metlička	4,95	1091
třtina	4,9	792
kleč	4,76	357
smrk	4,72	516
borůvka	4,81	623
kontrola	5,48	2

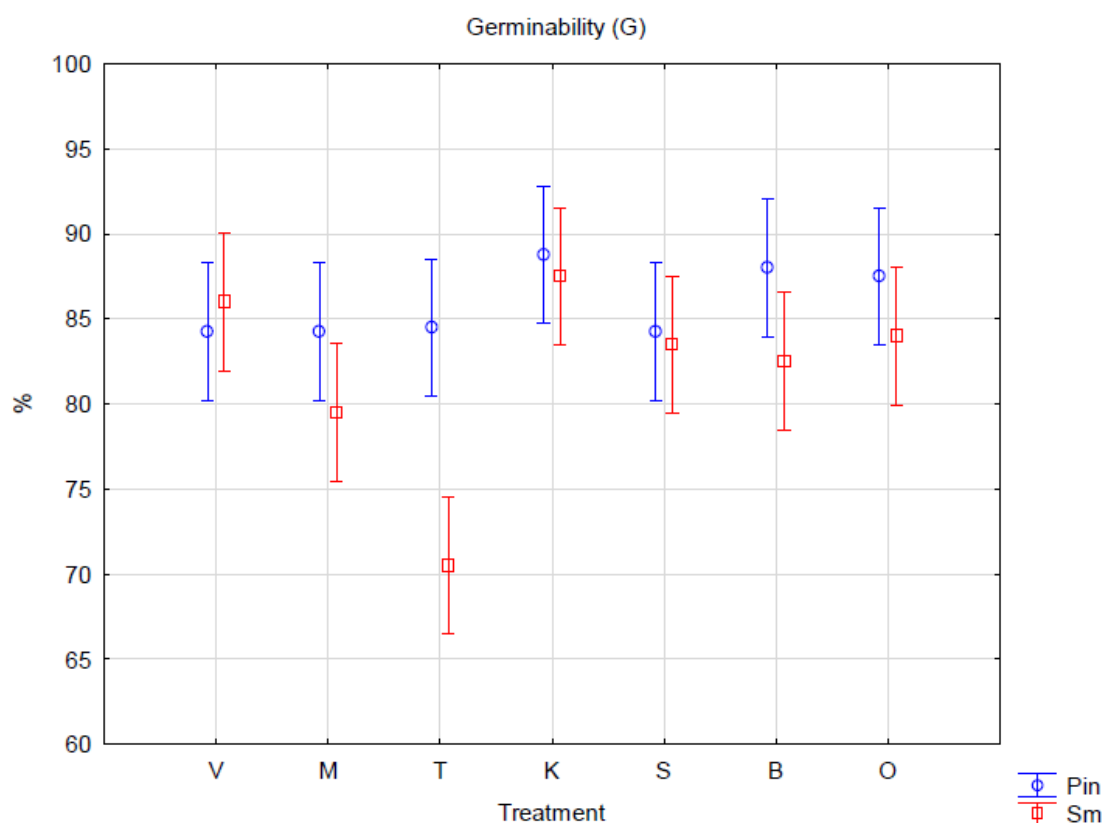
4.2 Klíčivost (G)

Oba sledované druhy dřevin vykazují rozdíly v klíčení a liší se i druhová odezva na konkrétní výluhy (tab. 3). V klíčivosti semen borovice kleče v deionizované vodě a testovaných výluzích není průkazný rozdíl (obr. 3). Naopak klíčivost semen pod vlivem výluhů se průkazně liší u smrku ztepilého. Výluh ze subalpínských vysokostébelných trávníků s převahou třtiny chloupkaté má statisticky významný negativní vliv na klíčivost smrku (obr. 3).

Klíčivost kleče se v závislosti na typu výluhu pohybovala mezi 84,25 % (vřes) a 88,75 % (kleč). Klíčivost smrku ve výluhu ze třtiny byla 70,5 %. Klíčivost ostatních výluhů se pohybovala mezi 79,5 % (metlička) a 87,5 % (kleč).

Tab. 3: Analýza variance pro klíčivost (DF=stupně volnosti, SS=celkový počet čtverců, MS=průměrný počet čtverců, F=F-test, p=statistická významnost)

Faktor	DF	SS	MS	F	p
Druh	1	560 .0	560 .0	13 .47	0 .000357
Výluh	6	1393 .0	232 .2	5 .58	0 .000037
Druh* Výluh	6	771 .3	128 .5	3 .09	0 .007398



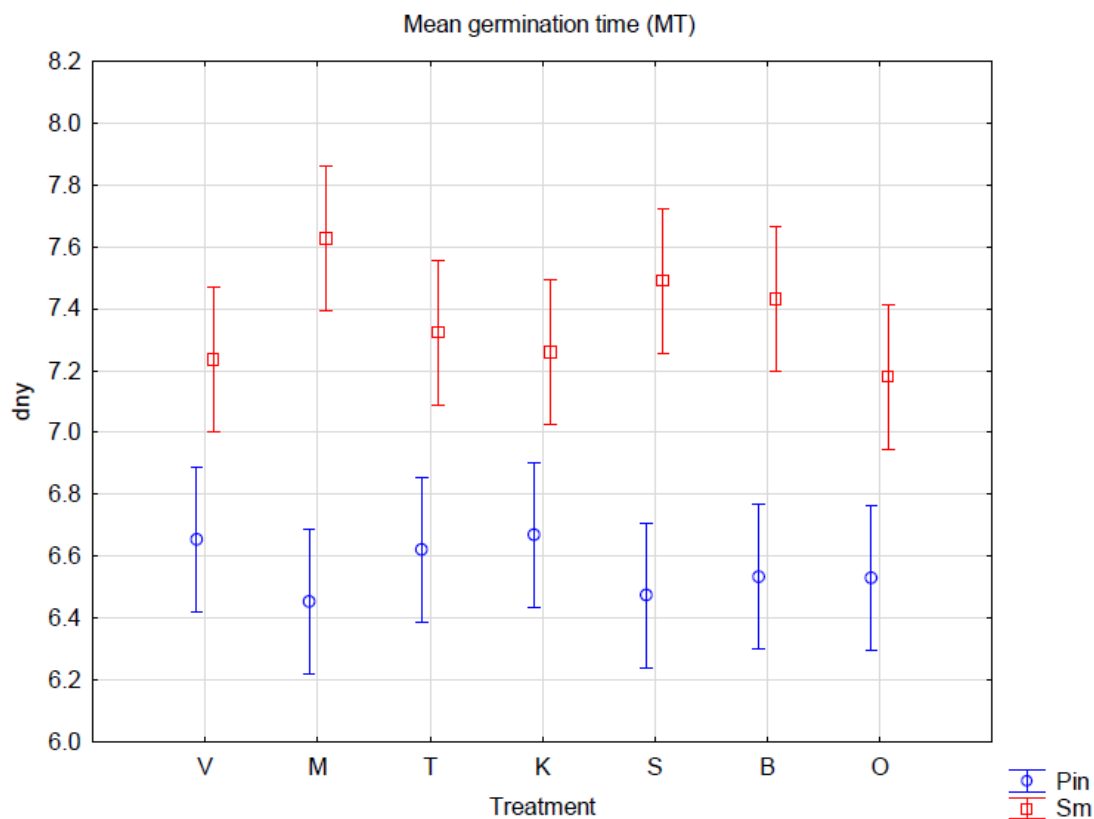
Obr. 3: Graf klíčivosti pod vlivem jednotlivých výluhů (Pin=borovice kleč, Sm=smrk ztepilý, vodorovná osa jednotlivé výluhy: V=vřes, M=metlička, T=třtina, K=kleč, S=smrk, B=borůvka, O=deionizovaná voda)

4.3 Průměrný čas klíčení (MT)

Oba druhy se průkazně liší délkou klíčení, přičemž smrk klíčí v průměru o jeden den déle než smrk (obr. 4). Přestože především u smrku je pod vlivem výluhů patrná variabilita v čase klíčení (obr. 4), jejich vliv není průkazný. Výluhy statisticky významně ovlivňují průměrný čas klíčení (tab. 4). Druh na něj nemá průkazný vliv. Můžeme však říci, že průměrný čas klíčení u smrku je kratší než u kleče (obr. 4).

Tab. 4: Analýza variance průměrného času klíčení (legenda viz tab. 3)

Faktor	DF	SS	MS	F	p
Druh	1	22 .540	22 .540	161 .50	0 .000000
Výluh	6	0 .377	0 .063	0 .45	0 .843891
Druh*Výluh	6	1 .593	0 .265	1 .90	0 .085488



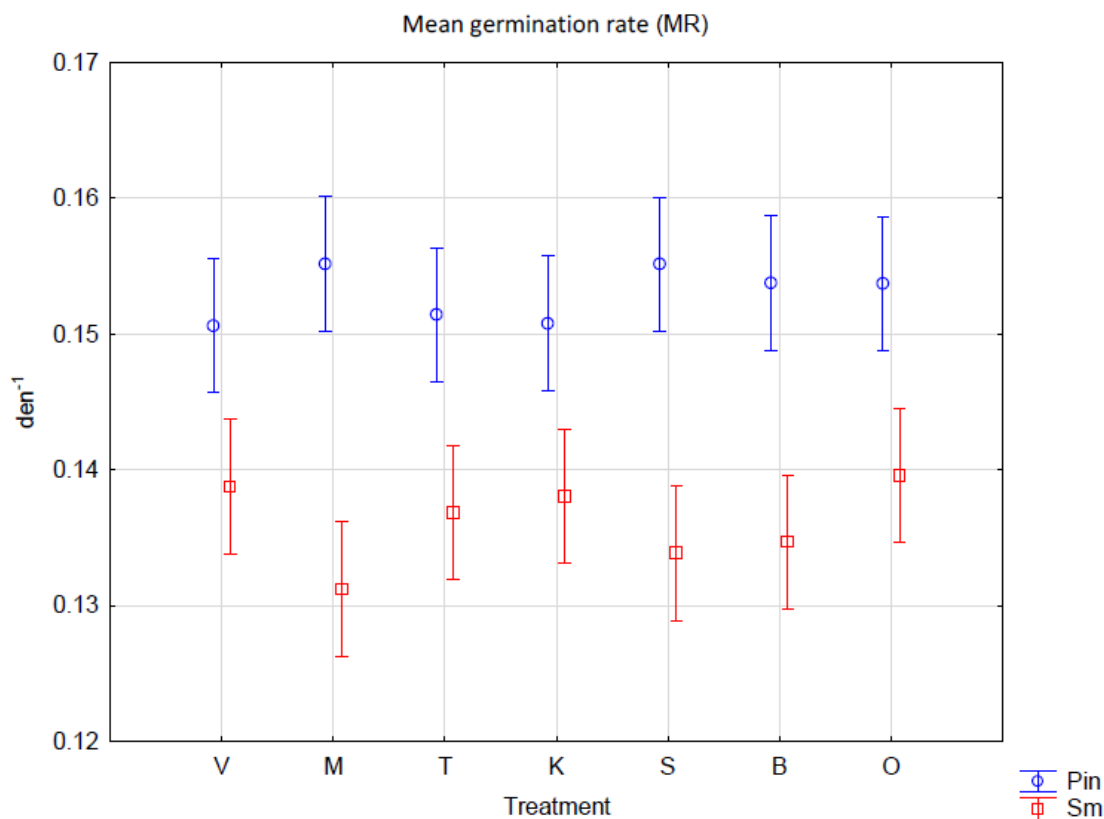
Obr. 4: Graf průměrného času klíčení (legenda viz obr. 3)

4.4 Průměrná rychlost klíčení (MR)

Stejně jako u průměrného času klíčení, se druhy liší svou průměrnou rychlostí klíčení (tab. 5). Výsledky korespondují s předchozím parametrem: smrk má delší čas klíčení (MT) a nižší rychlost klíčení (MR) (obr. 4 a obr. 5).

Tab. 5: Analýza variance průměrné rychlosti klíčení (legenda viz tab. 3)

Faktor	DF	SS	MS	F	p
Druh	1	0.009876	0.009876	158.64	0.000000
Výluh	6	0.000131	0.000022	0.35	0.907754
Druh*	6	0.000647	0.000108	1.73	0.118661
Výluh					

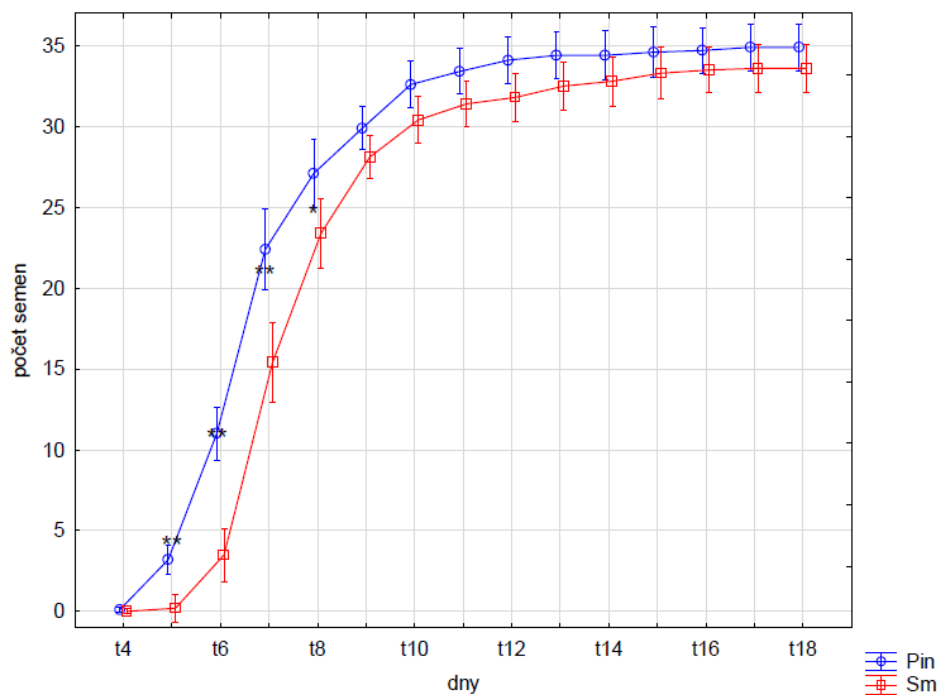


Obr. 5: Graf průměrné rychlosti klíčení (legenda viz obr. 3)

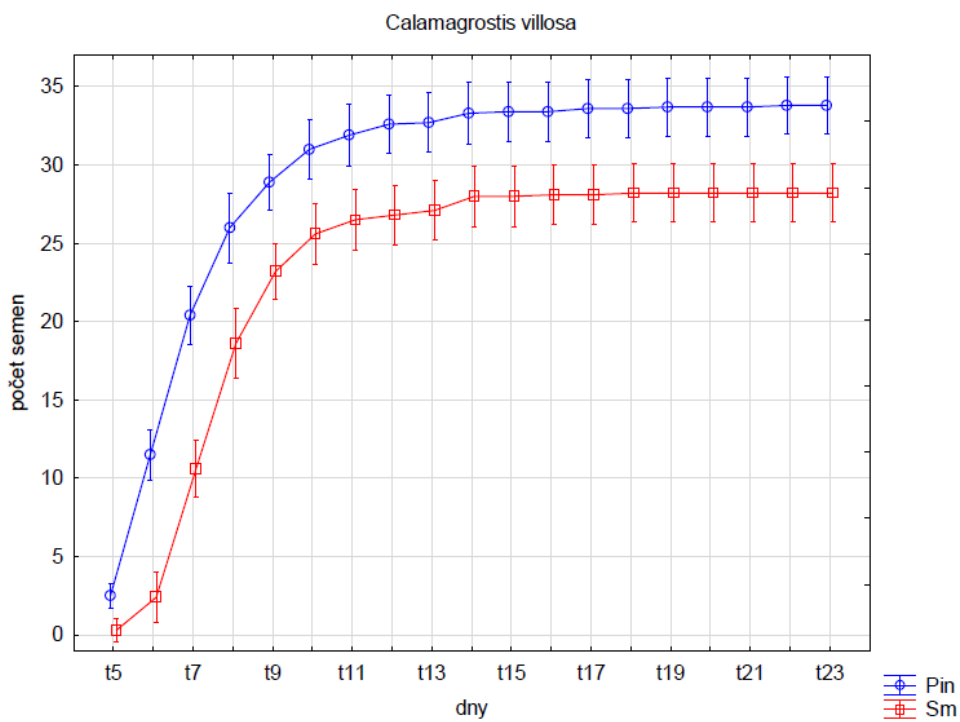
4.5 Dynamika klíčení druhů

Časový průběh klíčení zájmových druhů se za standardních podmínek (v deionizované vodě) liší. Rozdíl vzniká již od 5. dne, kdy je počet klíčících semen kleče průkazně vyšší než u smrku (obr. 6). Tento rozdíl se pak stírá od 9. dne experimentu. Podobný průběh má klíčení ve všech použitých výluzích s výjimkou třtiny.

Vliv výluhu ze třtiny přetrvává až do konce experimentu (obr. 7). Druhy se pod vlivem výluhu ze třtiny liší dosaženým maximálním počtem vyklíčených semen. Za sledované období dosahuje kleč vyššího počtu vyklíčených semen ($p < 0001$). Semena smrku jsou průkazně ovlivněna tímto výluhem, který snižuje počet vyklíčených semen.



Obr. 6: Dynamika klíčení v deionizované vodě (Pin=borovice kleč, Sm=smrk ztepilý)



Obr. 7: Dynamika klíčení-výluh ze třtiny chloupkaté (Pin=borovice kleč, Sm=smrk ztepilý)

5 Diskuze

Experiment potvrdil rozdílnost klíčení semen borovice kleče a smrku ztepilého za standardních podmínek. Oba druhy se odlišují svou rychlostí klíčení i dobou klíčení. Zároveň byly zjištěny rozdíly ve vlivu výluhů z opadu na oba sledované druhy. U kleče se vliv žádného z výluhů neprokázal, zatímco klíčení smrku bylo některými výluhy ovlivněno. Přestože řada výluhů nemusí množstvím vyklíčených semen smrku a kleče ovlivňovat, některé výluhy opadu mohou klíčení ovlivnit. Na základě výsledků lze konstatovat, že výluh ze společenstva s dominující třtinou má významný negativní vliv na klíčení smrku. Semena pod jeho vlivem mají nižší klíčivost (maximální počet vyklíčených semen) v porovnání s kontrolním vzorkem v deionizované vodě.

Klíčení zájmových druhů pravděpodobně nebylo ovlivněno hodnotou pH. Jak vyplývá z předchozích studií, dřeviny jsou schopny klíčit v slabě kyselém až neutrálním pH (Vincent 1969, Halvorson *et al.* 2017). Jejich klíčení negativně ovlivňuje pouze zásadité pH nad 8,5 (Vincent 1969). Oblast Hrubý Jeseník byla hlavně díky kyselým dešťům vystavena silné acidifikaci půdy, jejichž efekt stále přetrvává (Reininger *et al.* 2011). Půda zde má kyselé pH (3-4). Tato hodnota se zvyšuje jen velmi pomalu. Vliv zásaditého pH na klíčení můžeme tedy v Hrubém Jeseníku vyloučit.

Konduktivita testovaných výluhů se lišila, a tak lze u jednotlivých výluhů očekávat rozdíly v rozpuštěných látkách polárního charakteru (iontů). Halvorson *et al.* (2017) prokázali vztah mezi zvyšující se konduktivitou a klíčením. Klíčení bylo v jejich případě ovlivněno negativně. Větší množství iontů může indikovat vyšší salinitu, která v mnoha případech snižuje nebo zabraňuje klíčení (Almansouri *et al.* 2001, Zhang *et al.* 2013). To se však neshoduje s mými výsledky. Nejvyšší hodnotu jsem naměřila u výluhu s převahou metličky křivolaké, která neměla významný vliv na klíčení zájmových druhů. Vysoká konduktivita poukazuje na vysoké množství rozpuštěných solí nebo iontů organického charakteru. Ionty solí a jejich kombinace mohou mít toxické účinky. Tyto účinky jsou však druhově specifické (Halvorson *et al.* 2017, Redmann 1974). Je možné, že výluh s převahou třtiny chloupkaté, obsahoval ionty nebo jejich kombinaci, které působily toxicky pouze na semena smrku a v ostatních výluzích se nevyskytovaly. Vyšší konduktivita může svědčit o tzv. prvkové alelopatii rostlin., při které rostliny využívají vyplavování iontů solí nebo těžkých kovů z opadu namísto běžnějších polyfenolů (Morris *et al.* 2009). Tento druh alelopatie je však častý pouze v půdách bohatých na těžké kovy nebo v zasolených půdách. Složení opadu totiž závisí na látkách, které se v orgánu

naakumulovali před jeho odumřením. Pokud se tedy v půdě nevyskytuje větší množství těžkých kovů či solí, nemohou být ve větší míře obsaženy ani v rostlině, potažmo opadu. Mayeer a Poljakoff-Mayber (1989) navíc uvádí, že kovové ionty (Al, Cd, Cu, Zn, Pb) nemají žádný nebo jen malý efekt na klíčení řady dřevin při slabě kyselém pH 3-5.

Negativní vliv výluhu s převahou třtiny chloupkaté na smrk je tedy pravděpodobně způsoben přítomností inhibičních látek organické povahy. Výluhy z travin mají druhově specifické účinky (Bosy a Reader 1995, Hovstad a Ohlson 2008, Mold 2005). Hovstad a Ohlson (2008) odlišili vliv polyfenolů od ostatních vlivů a potvrdili, jejich negativní vliv. Velikost účinku však byla druhově specifická. Další práce s druhy pýr plazivý (*Elymus repens*) a kavyl Ivanův (*Stipa pennata*) prokázaly negativní vliv jejich výluhů na klíčení travin (Werner 1975, Ruprecht *et al.* 2008). Vzhledem ke specifickým účinkům výluhů a také specifickým reakcím druhů na výluhy nemůžeme vyloučit negativní vliv třtiny chloupkaté prostřednictvím polyfenolických látek.

Zanedbatelný vliv ostatních výluhů není ojedinělý, neboť alelopatii využívají jen některé druhy. Předchozí práce se zabývaly různými růstovými formami rostlin. Testovaný byl vliv výluhů z širolistých bylin a travin (Hovstad a Ohlson 2008, Chen *et al.* 2018) a vliv keřů a mechorostů na smrk sivý (*Picea glauca*) (Castells *et al.* 2005). Všechny tyto experimenty poukazují na specifičnost účinků jednotlivých výluhů. Dalším důvodem neprůkaznosti vlivu může být různá koncentrace výluhů. Jäderlund *et al.* (1996) testovali vliv brusnice borůvky na smrk ztepilý. Koncentrace v tomto experimentu, které byly srovnatelné s koncentrací v mé práci, neměly na klíčení vliv. Vyšší koncentrace však klíčení smrku negativně ovlivňovala. To podporují Mallik a Pellissier (2000), kteří také neprokázali vliv výluhu z brusnice na smrk při stejné koncentraci jako v mém experimentu. Koncentrace výluhů v mém experimentu byla shodná s dalšími dvěma předchozími studii (Loydi *et al.* 2015, Hovstad a Ohlson 2008). Jednalo se v přepočtu o výluh z 400 g/m² opadu. Toto množství odpovídá množství opadu na běžné mezofilní louce (Donath *et al.* 2004). V horských oblastech se množství opadu pohybuje kolem 100-300 g/m² v závislosti na stanovišti (Bowman *et al.* 1993, Hunt *et al.* 1998, Körner 2003). Negativní vliv prokázali Hovstad a Ohlson (2008) až při koncentraci odpovídající 900 g/m² opadu. To podporuje Halvorson *et al.* (2017), který testoval přímo vliv různých koncentrací výluhů z opadu listnatých dřevin na klíčení jetelovin a travin. Z jeho experimentu vyplývá, že vyšší koncentrace výluhů má negativní vliv na klíčení. Rice (1979) dokonce uvádí, že nižší koncentrace alelopatických látek mohou klíčení

stimulovat. V přírodním prostředí tedy může míra a povaha chemického vlivu záviset na množství opadu na stanovišti.

Vliv polyfenolů v půdě na klíčení není jednoznačný (Harper 1977, Fenner a Thompson 2005). Facelli a Pickett (1991) uvádí, že výluhy bránící klíčení v laboratorních podmínkách nemusí mít stejný vliv v přírodních podmínkách. Tam se k chemickým vlivům přidávají vlivy fyzikální, které mohou chemické posílit, ale také vyrušit. Alelopatické sloučeniny se zde mohou naředit nebo úplně vyplavit. Sydes a Grime (1981) prokázali, že čerstvý opad má na klíčení větší vliv než starý opad, alelopatické látky se vyplavují relativně rychle po opadu z rostliny. Další změny se pak odehrávají v zimním období. Efekt výluhů na klíčení se při teplotě 10 °C snižuje (Ruprecht *et al.* 2008). Působení inhibičních látek tedy může být ovlivněno i okolní teplotou. Sydes a Grime (1981) dále uvádí, že opad s alelopatickými sloučeninami se rozkládá rychleji. Tyto látky se rychle vyplavují z prostředí a budou tedy ovlivňovat klíčící semena po kratší dobu. Výluhy z kvetoucích bylin a travin mají silnější chemický vliv oproti jehličnanům. Byliny a traviny obsahují více inhibičních látek, které se vyplavují relativně v krátkém časovém období. Naproti tomu opad z jehličnanů má spíše dlouhodobější fyzikální efekt (Facelli a Pickett 1991). Vliv alelopatických látek závisí také na rychlosti, jakou jsou vyplavovány do půdy, stáří opadu a okolní teplotě. Z laboratorního experimentu tedy nemůžeme zcela přesně usoudit, jak budou alelopatické látky působit v přirozeném prostředí.

V přirozeném prostředí na semena kromě chemických vlivů působí i fyzikální vlivy. Rostlinný opad může měnit fyzikální podmínky, ve kterých semena klíčí. Na klíčení má hlavní efekt hloubka opadu (Xiong a Nilsson 1999). Ta určuje teplotu, množství světla, které se k semeni dostane, a množství zadržené vody. Bosa a Reader (1995) prokázali, že opad z rostlin významně snižuje maximální denní teplotu asi o 7 °C. To je způsobeno nedostatečným prohříváním nižších vrstev opadu, neboť minimální denní teplota se v tomto experimentu významně nesnížila. V opadu také teplota méně kolísá, což může snížit klíčivost (Bosa a Reader 1995). Jejich experiment byl prováděn v laboratorních podmínkách a ve skleníku, kde se maximální denní teplota pohybovala kolem 40 °C a minimální denní teplota kolem 16 °C. V chladnějších podmínkách alpské zóny však můžeme předpokládat spíše kladný efekt opadu, neboť optimální teplota pro klíčení smrku je 21 °C (Leinonen *et al.* 1993). Data pro optimální teplotu klíčení kleče chybí. Pro borovici pyrenejskou (*Pinus uncinata*), která je kleči blízké příbuzná a také roste u HHL, je optimální teplota pro klíčení 20 °C (Escudero *et al.* 2002). Escudero *et al.*

(2002) také prokázali rozdílnou rychlost klíčení při různých teplotách. Rychlost klíčení se s rostoucí teplotou snižovala. Tento jev je adaptací na alpské podmínky. Klíčení semen začíná při relativně nízké teplotě hned po roztání sněhu a semena tak získávají konkurenční výhodu. Tento jev může vysvětlovat rozdílnou dynamiku klíčení zájmových druhů. Dynamika klíčení kleče je přizpůsobena krátkému vegetačnímu období v subalpínské a alpské oblasti, na rozdíl od dynamiky klíčení smrku rostoucího i v nižších polohách. Pozitivní vliv může mít také světlo, při kterém semena smrku klíčí rychleji (Leinonen 1998). O pozitivním vlivu světla na klíčení kleče nejsou žádné záznamy. Nicméně příbuzný druh borovice pyrenejská klíčí rychleji za přístupu světla (Escudero *et al.* 2002). Vzhledem k silné světlomilnosti kleče lze tento jev očekávat i u ní.

Faktory prostředí mohou působit souběžně a jejich kombinace mohou mít negativní vliv. Byla prokázána škodlivost kombinace vlivů prostředí (primárně fyzikálních a chemických) na klíčení (Bosy a Reader 1995, Loydi *et al.* 2015). Bosy a Reader (1995) potvrdili významný negativní vliv interakce chemického, fyzikálního (teplota a světlo) a mechanického vlivu na klíčení. Při oddělených experimentech byl efekt jednotlivých vlivů nižší. Loydi *et al.* (2015) nedokázali rozlišit mechanické vlivy od chemických, jejich efekty byly provázené. Interakce faktorů může způsobit kumulaci negativních vlivů a tím pádem zesílení jinak zanedbatelných vlivů. Proto nelze vyloučit možný negativní vliv jinak zanedbatelných vlivů ve spojení s dalšími vlivy prostředí.

Výsledek negativního vlivu výluhu třtiny chloupkaté navazuje na závěry předchozích výzkumů Pyška (1993) a Lokvence (1971). Pyšek (1993) prokázal negativní vliv jejího opadu na okolní rostliny díky změně fyzikálních podmínek prostředí. Mluví však obecně o vlivu na okolní rostliny, nikoli o vlivu na klíčení. Lokvenc (1971) prokázal její negativní fyzikální a mechanické vlivy na růst kleče. Třtina tvoří husté zapojené porosty, kterými se k semenáčkům nedostává dostatek světla. V jeho experimentu uhynulo 50 % sazenic kleče vysazených v porostu třtiny. Zbylí jedinci nedosahovali klasického keřovitého vzhledu, ale rostli do výšky za světlem. Přes zimu biomasa třtiny poléhá na ostatní druhy rostlin a tím jim mechanicky brání v růstu. Tento výsledek podporuje také Dullinger *et al.* (2003), který zkoumal šíření kleče v různých alpínských společenstvech. Kleč je schopna uchytit se na většině stanovišť s výjimkou vysobylinné vegetace. Její neúspěch ve vysokobylinné vegetaci je pravděpodobně způsoben hustotou této vegetace a potřebou světla pro úspěšný vývoj kleče (Dullinger *et al.* 2003, Dullinger *et al.* 2004). Obdobné problémy s uchycením a vývojem semenáčku na tomto stanovišti

lze očekávat i u smrku. Smrk se v trávnicích uchycuje obtížně (Tremel 2004, Doubková 2008). Na smrk zde tedy působí kombinace vlivů fyzikálních, mechanických a teoreticky chemických.

Chemický vliv výluhů z alpských vřesovišť a trávníků s dominancí metličky křivolaké jsem neprokázala. Tento výsledek potvrzuje Lokvenc (1971), který neprokázal vliv alpských vřesovišť a trávníků s dominancí metličky křivolaké na vývoj semenáčku kleče. Tyto druhy nevytvářejí vysoký porost s množstvím biomasy, který by semenáčky utlačoval nebo jim stínil jako je tomu v případě vysokostébelných trávníků. To podporuje i Doubková (2008) která uvádí, že sazenice kleče nemají problém s růstem ve vřesu a metličkových trávnicích. Klíčení kleče je zde limitováno pouze vzdáleností od mateřské rostliny a směrem převládajících větrů v době uvolňování semen (Dullinger *et al.* 2003). Na rozdíl od poměrně invazivní kleče, potřebují ostatní dřeviny u HHL k úspěšnému uchycení disturbanci (Walther *et al.* 2005). Rozsáhlejší šíření smrku do těchto stanovišť je spíše nepravděpodobné.

V přírodním prostředí klíčení velmi závisí na okolních faktorech, jejich kombinaci, síle a době trvání. Proto mají borovice kleč a smrk ztepilý u HHL nižší plodnost a využívají hlavně vegetativní rozmnožování (Vacek *et al.* 2013, Šenfeldr *et al.* 2014). Díky změně klimatu se zde však produkce semen obou druhů zvyšuje (Bureš *et al.* 2009, Hotlmeier a Broll 2005) a zlepšují se podmínky pro klíčení. Borovice kleč se šíří do alpských společenstev s výjimkou vysokostébelných trávníků v Hrubém Jeseníku i v dalších pohořích (Tremel *et al.* 2010, Maděra *et al.* 2011, Dullinger *et al.* 2003, Lokvenc 1971) a výluhy z opadu alpských stanovišť nemají na klíčení jejích semen významný vliv. Šíření smrku ztepilého do alpských stanovišť je pomalejší, neboť pro úspěšné vyklíčení a vývoj semenáčku potřebuje disturbované prostředí (Walther *et al.* 2005). V hustých zapojených společenstvech dominancí třtiny chloupkaté je klíčení a následný vývoj smrku problematický, neboť pro něj porost vytváří nepříznivou kombinaci fyzikálních, mechanických a chemických vlivů (Pyšek 1993). Ani v ostatních společenstvech nebylo zatím zaznamenáno náhlé šíření smrku. Posun HHL v Hrubém Jeseníku je nerovnoměrný a pomalý proces, který závisí také na topografii a tvaru terénu (Tremel a Chuman 2015). Šíření smrku ztepilého podle dosavadních výsledků nepředstavuje pro alpská společenstva hrozbu. Problémem zůstávají šířící se porosty kleče, které osidlují alpská společenstva nad HHL a snižují tak jejich diverzitu (Zeidler *et al.* 2010, Dullinger *et al.* 2003). V Hrubém Jeseníku je v současné době snaha

o odstranění porostů kleče na vybraných nejcennějších lokalitách CHKO. Toto opatření je vzhledem k nepůvodnosti kleče v Hrubém Jeseníku nezbytné a je nutné stávající porosty kleče dále monitorovat kvůli dalšímu možnému šíření v důsledku globálních změn.

6 Závěr

Šíření borovice kleče do alpinských společenstev je již známý jev, který mé výsledky podporují. Borovice se pravděpodobně nad HHL bude dále šířit do alpinských společenstev s výjimkou vysokostébelných trávníků, kde na ni působí fyzikální vlivy opadu, hlavně nedostatek světla. Nejlépe bude vzcházet v nezapojených prosvětlených společenstvech. Smrk ztepilý nevykazuje známky masového šíření do alpinských společenstev z důvodu potřeby disturbance pro jeho uchycení. Negativní vliv, chemický i fyzikální, na něj mají pouze vysokostébelné trávníky. Z mých výsledků vyplývá, že rostlinný opad může potenciálně ovlivnit zvyšování HHL. Pro další posouzení toho vlivu na zvyšování HHL budou nutné další experimenty zaměřené na ostatní vlivy opadu. Další práce s chemickým vlivem by se měly více zaměřit na podmínky alpinské zóny, laboratorní experiment by mohl být proveden za teplot simulujících tuto zónu, neboť výluhy mohou mít za nižších teplot odlišný účinek. Zpřesnění a rozšíření mých výsledků by mohl přinést také experiment s využitím filtrace výluhů přes filtr s aktivním uhlíkem, který minimalizuje negativní vliv polyfenolických sloučenin pro jejich oddělení od ostatních chemických vlivů. Chemický vliv není jediným vlivem opadu, který na semena rostlin působí. Další práce by se měly zabývat vlivy opadu na klíčení v přírodním prostředí a analýzou posunu HHL v jednotlivých alpinských biotopech. Tato oblast je doposud jen velmi málo prozkoumaná, výzkum by se měl zaměřit hlavně na komplexní posouzení vlivu opadu na klíčení v alpinské zóně.

Odstraňování borovice kleče v Hrubém Jeseníku má význam, neboť tak lze zabránit jejímu šíření do cenných alpinských stanovišť. Pokud by se vymýtila kleč v dostatečné vzdálenosti od jádrových oblastí CHKO, mohlo by se snížit riziko jejího rozšíření do těchto lokalit. Monitoring stávajících porostů je nezbytný, neboť díky němu můžeme zjistit, jak daleko a jak rychle se kleč šíří. Alpinská společenstva v Hrubém Jeseníku bychom měli ponechat přirozenému vývoji včetně posunu HHL, který bude v případě původního smrku ztepilého pomalý a pozvolný. To však lze provést pouze v případě odstranění nepůvodní borovice kleče.

7 Literatura

- Almansouri M, Kinet JM, Lutts S. 2001. Effect of salt and osmotic stresses on germination in durum wheat (*Triticum durum* Desf.). *Plant and soil*, 231(2): 243-254.
- Bellairs SM, Bell DT. 1990. Temperature effects on the seed-germination of 10 kwongan species from Eneabba, Western-Australia. *Australian Journal of Botany*, 38(5): 451-458.
- Bell D, Williams, DS. 1998. Tolerance of thermal shock in seeds. *Australian Journal of Botany*, 46(2), 221-233.
- Bosy JL, Reader RJ. 1995. Mechanisms underlying the suppression of forb seedling emergence by grass (*Poa pratensis*) litter. *Functional Ecology*, 635-639.
- Bowman WD, Theodose TA, Schardt JC, Conant RT. 1993. Constraints of nutrient availability on primary production in two alpine tundra communities. *Ecology*. 74(7): 2085-2097.
- Bureš L, Kočvara R, Kuras T, Hradecký J. 2009. Problematika kleče v Hrubém Jeseníku. In: Analýza antropických vlivů v nejcennějších částech CHKO Jeseníky, Sborník AOPK ČR. Praha: AOPK ČR, 5-57.
- Businský R, Velebil J. 2011 Borovice v České republice: výsledky dlouhodobého hodnocení rodu *Pinus* L. v kultuře v České republice. Průhonice: Výzkumný ústav Silva Taroucy pro krajinu a okrasné zahradnictví, 180 s.
- Cannone N, Sgorbati S, Guglielmin M. 2007. Unexpected impacts of climate change on alpine vegetation. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 5(7): 360-364.
- Castells E, Penuelas J, Valentine DW. 2005. Effects of plant leachates from four boreal understorey species on soil N mineralization, and white spruce (*Picea glauca*) germination and seedling growth. *Annals of Botany*. 95(7): 1247-1252.
- ČSN 481211. Lesní semenářství - Sběr, jakost a zkoušky jakosti plodů a semen lesních dřevin. Praha: Úřad pro technickou normalizaci, metrologii a státní zkušebnictví, 1997.
- Donath, TW, Hölzel N, Bissels S, Otte A. 2004. Perspectives for incorporating biomass from non-intensively managed temperate flood-meadows into farming systems. *Agriculture, ecosystems & environment*. 104(3): 439-451.
- Doubková P. 2008. Uchycování smrku v opuštěných travních porostech ve východních Krkonoších. *Opera Corcontica*. 45: 69-79.
- Dullinger S, Dirnböck T, Grabherr G. 2003. Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the Northern Calcareous Alps, Austria. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35(4): 434-441.
- Dullinger S, Dirnböck T, Grabherr G. 2004. Modelling climate change-driven treeline shifts: relative effects of temperature increase, dispersal and invasibility. *Journal of ecology*, 92(2): 241-252.
- Escudero A, Pérez-García F, Luzuriaga AL. 2002. Effects of light, temperature and population variability on the germination of seven Spanish pines. *Seed Science Research*, 12(4): 261-271.

- Facelli JM, Pickett ST. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The botanical review*, 57(1): 1-32.
- Fenner M, Thompson K. 2005. The ecology of seeds. Cambridge: Cambridge University Press, 250 s.
- Halvorson JJ, Belesky DP, West MS. 2017. Inhibition of forage seed germination by leaf litter extracts of overstory hardwoods used in silvopastoral systems. *Agroforestry systems*. 91(1): 69-83.
- Harper JL. 1977. Population biology of plants. Caldwell, N.J.: Blackburn Press, 892 s.
- Harsch MA, Hulme PE, McGlone MS, Duncan RP. 2009. Are treelines advancing? A global meta-analysis of treeline response to climate warming. *Ecology letters*, 12(10): 1040-1049.
- Hättenschwiler S, Vitousek PM. 2000. The role of polyphenols in terrestrial ecosystem nutrient cycling. *Trends in ecology & evolution*. 15(6): 238-243.
- Holtmeier FK, Broll G. 2005. Sensitivity and response of northern hemisphere altitudinal and polar treelines to environmental change at landscape and local scales. *Global ecology and Biogeography*, 14(5): 395-410.
- Hovstad KA, Ohlson M. 2008. Physical and chemical effects of litter on plant establishment in semi-natural grasslands. *Plant Ecology*. 196(2): 251-260.
- Hunt HW, Ingham ER, Coleman DC, Elliott ET, Reid CPP. 1988. Nitrogen limitation of production and decomposition in prairie, mountain meadow, and pine forest. *Ecology*, 69(4): 1009-1016.
- Chen BM, D'Antonio CM, Molinari N, Peng SL. 2018. Mechanisms of influence of invasive grass litter on germination and growth of coexisting species in California. *Biological Invasions*, 20(7): 1881-1897.
- Chytrý M, Kučera T, Kočí M, Grulich V, Lustyk P. 2010. Katalog biotopů České republiky. 2nd ed. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 445 s.
- Jäderlund A, Zackrisson O, Nilsson MC. 1996. Effects of bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) litter on seed germination and early seedling growth of four boreal tree species. *Journal of Chemical Ecology*, 22(5): 973-986.
- Jeník J. 1961. Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku: teorie anemo-orografických systémů. Praha: ČSAV, 409 s.
- Körner CH. 2003 Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems. 2nd ed. Berlin: Springer, 344 s.
- Leinonen K. 1998. Effects of storage conditions on dormancy and vigor of *Picea abies* seeds. *New Forests*, 16(3): 231-249.
- Leinonen K, Nygren M, Rita H. 1993. Temperature control of germination in the seeds of *Picea abies*. *Scandinavian Journal of Forest Research*, 8(1-4): 107-117.
- Lokvenc T. 1971. Vliv rostlinných společenstev na růst kosodřeviny. *Opera corcontica*, 7-8: 125-140.
- Lokvenc T. 1995. Analýza antropogenně podmíněných změn porostů dřevin klečového stupně v Krkonoších. *Opera corcontica*, 32: 99-114.

- Loranger H, Zotz G, Bader MY. 2016. Early establishment of trees at the alpine treeline: idiosyncratic species responses to temperature-moisture interactions. *AoB Plants*, 8.
- Loydi A, Donath TW, Eckstein RL, Otte A. 2015. Non-native species litter reduces germination and growth of resident forbs and grasses: allelopathic, osmotic or mechanical effects? *Biological Invasions*, 17(2): 581-595.
- Maděra P a kol. 2011. Geobiocenózy horní hranice lesa a vliv porostů borovice kleče na horskou krajinu v Hrubém Jeseníku a rizika spojená s jejich odstraněním. Závěrečná zpráva výzkumného projektu Grantové služby LČR, 215 s.
- Mallik AU, Pellissier F. 2000. Effects of *Vaccinium myrtillus* on spruce regeneration: testing the notion of coevolutionary significance of allelopathy. *Journal of Chemical Ecology*, 26(9): 2197-2209.
- Maye AM, Poljakoff-Mayber A. 1989. The germination of seeds. 4th ed. Oxford: Pergamon, 270 s.
- Michael PJ, Steadman, KJ, Plummer JA. 2006. Climatic regulation of seed dormancy and emergence of diverse *Malva parviflora* populations from a Mediterranean-type environment. *Seed Science Research*, 16(4): 273-281.
- Michiels HG. 1993 In: Dullinger S, Dirnböck T, Grabherr G. 2003. Patterns of shrub invasion into high mountain grasslands of the Northern Calcareous Alps, Austria. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 35(4): 434-441.
- Mold R. 2005. Testing the Allelopathic Effect of *Festuca paniculata* In Sub-Alpine Grasslands. *Université Joseph Fourier de Grenoble*.
- Morris CH, Grossl PR, Call CHA. 2009. Elemental allelopathy: processes, progress and pitfalls. *Plant Ecology*, 202: 1-11.
- Mráček Z, Pařez J. 1986. Pěstování smrku. Státní zemědělské nakladatelství, 203 s.
- Mudrák O, Frouz J. 2012. Allelopathic effect of *Salix caprea* litter on late successional plants at different substrates of post-mining sites: pot experiment studies. *Botany*. 90(4): 311-318.
- Musil I, Hamerník J. 2007. Jehličnaté dřeviny: přehled nahosemenných i výtrusných dřevin. 1, Lesnická dendrologie. Praha: Academia, 352 s.
- Nagy L, Grabherr G. 2009. The biology of alpine habitats. Oxford: Oxford University Press. 376 s.
- Procházka S, Macháčková I, Krekule J, Šebánek J. 1998. Fyziologie rostlin. Praha: Academia. 484 s.
- Pyšek P. 1993. What do we know about *Calamagrostis villosa*. A review of the species behaviour in secondary habitat. *Preslia*, 65:1-20
- Ranal, MA, Santana DGD. 2006. How and why to measure the germination process? *Brazilian Journal of Botany* 29(1): 1-11.
- Ranal, MA, Santana DGD, Ferreira, WR, Mendes-Rodrigues C. 2009. Calculating germination measurements and organizing spreadsheets. *Brazilian Journal of Botany*. 32(4): 849-855.

- Raven PH, Evert RF, Eichhorn SE. 1986. *Biology of plants*. 4th ed. New York: Worth 775 s.
- Redmann RE. 1974. In: Halvorson JJ, Belesky DP, West MS. 2017. Inhibition of forage seed germination by leaf litter extracts of overstory hardwoods used in silvopastoral systems. *Agroforestry systems*. 91(1): 69-83.
- Reininger D, Fiala P, Samek T. 2011. Acidification of forest soils in the Hrubý Jeseník region. *Soil and Water Research*. 6(2): 83-90.
- Rice EL, 1979. Allelopathy: An update. *Botanical review*. 45(1): 15-109.
- Ruprecht E, Donath TW, Otte A, Eckstein RL. 2008. Chemical effects of a dominant grass on seed germination of four familial pairs of dry grassland species. *Seed Science Research*, 18(4): 239-248.
- Sydes C, Grime JP. 1981. Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland: II. An experimental investigation. *Journal of Ecology*, 69: 249-262.
- Šenfeldr M, Maděra P. 2011. Population structure and reproductive strategy of Norway spruce (*Picea abies* L. Karst) above the former pastoral timberline in the Hrubý Jeseník Mountains, Czech Republic. *Mountain Research and Development*. 31(2): 131-143.
- Šenfeldr M, Treml V, Maděra P, Volařík D. 2014. Effects of prostrate dwarf pine on norway spruce clonal groups in the treeline ecotone of Hrubý Jeseník. *Arctic, antarctic, and alpine research*. 46(2): 430-440.
- Treml V. 2004. Recentní dynamika alpinské hranice lesa v Krkonoších. *Opera Corcontica*. 41: 367–375.
- Treml V, Wild J, Chuman T, Potůčková M. 2010. Assessing the change in cover of non-indigenous dwarf-pine using aerial photographs, a case study from the Hrubý Jeseník Mts., the Sudetes. *Journal of Landscape Ecology*, 3(2): 90-104.
- Treml V, Chuman T. 2015. Ecotonal dynamics of the altitudinal forest limit are affected by terrain and vegetation structure variables: an example from the Sudetes Mountains in Central Europe. *Arctic, antarctic, and alpine research*. 47(1): 133-146.
- Treml V, Šenfeldr M, Chuman T, Ponocná T, Demková K. 2016. Twentieth century treeline ecotone advance in the Sudetes Mountains (Central Europe) was induced by agricultural land abandonment rather than climate change. *Journal of Vegetation Science*. 27(6): 1209-1221.
- Vacek S, Hejčmanová P, Hejčman M, Vacek Z. 2013. Growth, healthy status and seed production of differently aged allochthonous and autochthonous *Pinus mugo* stands in the Giant Mts. over 30 years. *European journal of forest research*, 132(5-6): 801-813.
- Vincent G. 1969. *Lesní semenářství*. Praha: Státní zemědělské nakladatelství. 329.
- Walther GR, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJ, Fromentin JM, Hoegh-Gudberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416:389.

- Walther GR, Beißner S, Pott R. 2005. Climate change and high mountain vegetation shifts. In: Broll G, Keplin B, editors..Mountain ecosystems: studies in treeline ecology. Berlin: Springer. 77-96.
- Werner PA. 1975. The effects of plant litter on germination in teasel, *Dipsacus sylvestris* Huds. *American Midland Naturalist*, 470-476.
- Xiong S, Nilsson C. 1999. The effects of plant litter on vegetation: a meta-analysis. *Journal of Ecology*. 87(6): 984-994.
- Zeidler M, Banaš M, Duchoslav M, Lešková M. 2010. Vliv vysazených klečových porostů na alpínskou vegetaci v Hrubém Jeseníku. *Příroda*, 29: 37-50.
- Zhang Q, Zuk A, Rue K. 2013. Salinity tolerance of nine fine fescue cultivars compared to other cool-season turfgrasses. *Scientia Horticulturae*, 159: 67-71.