

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



**Vliv zvýšené teploty, srážek a zásobení dusíkem
na fenologii alpínských keřů
brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*)
a vřesu obecného (*Calluna vulgaris*)**

Pavλίna Škrottová

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

jako součást požadavků
na získání titulu Mgr. v oboru
Ochrana přírody

Vedoucí práce: RNDr. Marek Banaš, Ph.D.

Olomouc 2012

Škrottová P. 2012. Vliv zvýšené teploty, srážek a zásobení dusíkem na fenologii alpských keříků brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*) a vřesu obecného (*Calluna vulgaris*). Diplomová práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 78 s., 1 příloha, česky.

Abstrakt

Tundra a vysokohorské ekosystémy jsou považovány za nejohroženější společenstva v důsledku probíhajících globálních a klimatických změn. Arktoalpínská tundra České republiky je zvláště ohrožená, neboť je svým výskytem vázána na nejvyšší partie hor a v případě vertikálního posunu rostlinných druhů nemá kam ustoupit.

Ve 3 lokalitách alpínského bezlesí (Jeseníky, Králický Sněžník, Krkonoše) byl založen výzkum, v němž byly rostliny vystaveny 1) zvýšené teplotě 2) kombinaci zvýšené teploty a zálivky a 3) kombinaci zvýšené teploty a depozice dusíku. Teplota byla zvyšována prostřednictvím OTC, dusík byl aplikován ve formě NH_4NO_3 . Vliv simulovaných zásahů byl zkoumán u brusnice borůvky a vřesu obecného prostřednictvím fenologických odpovědí.

Oba cílové druhy reagovaly na pozměněné faktory. U borůvky byla hnojením urychlena senescence, ohříváním se zvýšil počet květů i přírůstek. Vřes pod teplotními zásahy urychlil kvalitativní fenologii, zvýšil množství květů, poměr kvetoucích jedinců i velikost přírůstku. Růstová aktivita borůvky byla prodloužena na ohříváných i zalévaných plochách, na hnojených plochách byla zkrácena.

Nejvýznamněji na fenologii druhů působila zvýšená teplota a zvýšená teplota×hnojení. Aplikace dusíku působila na fenologii rostlin i jejich vitalitu spíše škodlivě.

Klíčová slova: globální změny prostředí, OTC, tundra

Škrottová P. 2012. The influence of enhanced temperature, precipitation and supply of nitrogen on phenology of alpine shrubs Common Bilberry (*Vaccinium myrtillus*) and Common Heather (*Calluna vulgaris*). Diploma Thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University, Olomouc, 78 pp., 1 Appendix, in Czech.

Abstract

The tundra and mountain ecosystems are considered to be the most endangered by impacts of global and climatic changes. The arcto-alpine tundra in the Czech Republic is in a special danger. Its occurrence is connected to the highest areas of mountains with no chance to escape in a case of vertical shifts of plant species.

Three localities were chosen (the Jeseníky Mts., the Králický Sněžník Mt., the Krkonoše Mts.) in the alpine-treeless zone, where the research was established. The plants were affected by 1) an enhanced temperature 2) an interaction enhanced temperature and watering, 3) an interaction of enhanced temperature and supply of nitrogen. The temperature was enhanced by OTCs, the nitrogen was applied in a form of NH_4NO_3 . The influence of simulated interventions was evaluated by observing phenology reactions of Common Bilberry and Common Heather.

Both of the target species responded to the changed factors. The Bilberry showed earlier senescence under a fertilization and increase in flowers and a shoot length under a warming. The heather accelerated its qualitative phenology, increased in number of flowers, proportion flowering individuals and a shoot length under enhanced temperature interventions. The growing season of Bilberry was prolonged under warming and watering but shorten under fertilization.

The phenology of target species was mostly influenced by enhanced temperature and by interaction enhanced temperature×fertilization. A nitrogen supply affected the plant phenology and viability rather harmfully.

Key words: global environmental changes, OTC, tundra

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracovala samostatně pod vedením
RNDr. Marka Banaše, Ph.D. a jen s použitím citovaných literárních pramenů

V Olomouci 10.5. 2012

.....

podpis

Obsah

Obsah	vi
Seznam tabulek	vii
Seznam obrázků	viii
Poděkování	ix
1 Úvod	1
1.1 Alpínské ekosystémy v kontextu globálních změn	3
1.2 Vliv zvýšené teploty na fenologii alpínských druhů rostlin	5
1.3 Vliv srážek na fenologii alpínských druhů rostlin	7
1.4 Vliv zvýšené dostupnosti dusíku na fenologii rostlin	9
2 Cíle práce	12
3 Metodika	13
3.1 Charakteristika zájmového území	13
3.1.1 Petrovy kameny	13
3.1.2 Králický Sněžník	15
3.1.3 Modré sedlo	16
3.2 Charakteristika zájmových druhů rostlin	18
3.2.1 Brusnice borůvka	18
3.2.2 Vřes obecný	19
3.3 Design výzkumu	21
3.3.1 Založení experimentu	21
3.3.2 Manipulované faktory	22
3.3.3 Sledování klimatických faktorů	24
3.3.4 Sledování fenologických charakteristik	24
3.4 Statistické zpracování dat	25
4 Výsledky	26
4.1 Kvalitativní fenologické fáze	26
4.1.1 Brusnice borůvka	26
4.1.2 Vřes obecný	33
4.2 Kvantitativní fenologické fáze	37
4.2.1 Brusnice borůvka	37
4.2.2 Vřes obecný	40
4.3 Poměr kvetoucích jedinců	42
4.4 Délka sezónní aktivity	44
5 Diskuze	46
6 Souhrn	67
7 Reference	68
8 Přílohy	77

Seznam tabulek

Tabulka 1 Průměrné datum počátku, konce a doba trvání fází borůvky v jednotlivých letech pod vlivem zásahů.	26
Tabulka 2 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku pučení listů borůvky pod vlivem testovaných faktorů.....	28
Tabulka 3 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku kvetení borůvky pod vlivem testovaných faktorů.....	28
Tabulka 4 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku opadu květů borůvky pod vlivem testovaných faktorů.....	30
Tabulka 5 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku první změny barvy listu borůvky pod vlivem testovaných faktorů.....	32
Tabulka 6 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek změny barvy posledního listu borůvky pod vlivem testovaných faktorů.....	32
Tabulka 7 Průměrné datum počátku, konce a doba trvání fází vřesu v jednotlivých letech pod vlivem zásahů.	34
Tabulka 8 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku pučení květních pupenů vřesu pod vlivem testovaných faktorů.....	35
Tabulka 9 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku kvetení vřesu pod vlivem testovaných faktorů	35
Tabulka 10 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek odkvétání vřesu pod vlivem testovaných faktorů.	36
Tabulka 11 Celkový počet květů borůvky a průměrný počet květů borůvky na všechny jedince a na všechny kvetoucí jedince v jednotlivých letech pod vlivem zásahů.	37
Tabulka 12 Výsledky analýzy ANOVA pro počet květů a přírůstek borůvky pod vlivem testovaných faktorů.....	38
Tabulka 13 Podíl dozrálých plodů borůvky z celkového počtu nasazených květů v různých typech zásahů a jednotlivých letech (%).....	38
Tabulka 14 Celkový počet plodů borůvky a průměrný počet plodů borůvky na všechny jedince a na všechny plodící jedince v jednotlivých letech pod vlivem zásahů.....	39
Tabulka 15 Velikost přírůstku borůvky v jednotlivých letech pod vlivem zásahů.	40
Tabulka 16 Celkový počet květů vřesu a průměrný počet květů vřesu na všechny jedince a na všechny kvetoucí jedince v jednotlivých letech pod vlivem zásahů	40
Tabulka 17 Výsledky analýzy ANOVA pro počet květů a přírůstek vřesu pod vlivem testovaných faktorů	41
Tabulka 18 Velikost přírůstku vřesu v jednotlivých letech pod vlivem zásahů.	42
Tabulka 19 Počet kvetoucích jedinců borůvky a vřesu v jednotlivých letech pod vlivem zásahů.	42
Tabulka 20 Výsledky analýzy ANOVA pro podíl kvetoucích jedinců borůvky a vřesu z celku pod vlivem testovaných faktorů.....	43
Tabulka 21 Výsledky analýzy ANOVA pro délku sezónní aktivity borůvky pod vlivem testovaných faktorů.....	44

Seznam obrázků

Obrázek 1	Situační mapa výzkumné lokality západně od Petrových kamenů.....	14
Obrázek 2	Situační mapa výzkumné lokality JV od vrcholu Králického Sněžníku.....	16
Obrázek 3	Situační mapa výzkumné lokality v Modrém sedle západně od Studniční hory.....	17
Obrázek 4	Schematický nákres hexagonální ohřevné komory (OTC) pro zvyšování teploty prostředí.....	23
Obrázek 5	Grafický výstup analýzy ANOVA pro počátek P2–P4 borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech.....	29
Obrázek 6	Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnný počátek P2–P4 borůvky pod vlivem zásahů.....	29
Obrázek 7	Grafický výstup analýzy ANOVA pro počátek P6–P7 borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech.....	30
Obrázek 8	Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnný počátek P6–P7 borůvky pod vlivem zásahů.....	30
Obrázek 9	Grafický výstup analýzy ANOVA pro délku P2–P6 borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech.....	31
Obrázek 10	Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnné trvání P2–P6 borůvky pod vlivem zásahů.....	31
Obrázek 11	Grafický výstup analýzy ANOVA pro počátek P2–P4 vřesu pod vlivem zásahů v jednotlivých letech.....	33
Obrázek 12	Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnný počátek P2–P4 vřesu pod vlivem zásahů.....	33
Obrázek 13	Grafický výstup analýzy ANOVA pro délku P2–P3 vřesu pod vlivem zásahů v jednotlivých letech.....	36
Obrázek 14	Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnnou délku P2–P3 vřesu pod vlivem zásahů.....	36
Obrázek 15	Grafický výstup analýzy ANOVA pro množství květů borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech.....	38
Obrázek 16	Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnné množství květů borůvky pod vlivem zásahů.....	38
Obrázek 17	Grafický výstup analýzy ANOVA pro přírůstek borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech.....	39
Obrázek 18	Grafický výstup analýzy ANOVA pro přírůstek borůvky pod vlivem zásahů.....	39
Obrázek 19	Grafický výstup analýzy ANOVA pro množství květů vřesu pod vlivem zásahů v jednotlivých letech.....	41
Obrázek 20	Grafický výstup analýzy ANOVA pro množství květů vřesu pod vlivem zásahů.....	41
Obrázek 21	Grafický výstup analýzy ANOVA pro přírůstek vřesu pod vlivem zásahů v jednotlivých letech.....	42
Obrázek 22	Grafický výstup analýzy ANOVA pro přírůstek vřesu pod vlivem zásahů.....	42
Obrázek 23	Grafický výstup analýzy ANOVA pro podíl kvetoucích jedinců borůvky a vřesu z celku v jednotlivých letech pod vlivem zásahů.....	43
Obrázek 24	Grafický výstup analýzy ANOVA pro podíl kvetoucích jedinců borůvky a vřesu z celku pod vlivem zásahů.....	44
Obrázek 25	Grafický výstup analýzy ANOVA pro délku aktivity borůvky pod vlivem zásahů a generativní fenofáze.....	45
Obrázek 26	Grafický výstup analýzy ANOVA pro délku aktivity borůvky pod vlivem zásahů.....	45

Poděkování

Tato diplomová práce by nevznikla bez pomoci mnoha rukou, nohou i hlav. Ráda bych proto touto cestou poděkovala svému vedoucímu diplomové práce RNDr. Marku Banašovi, Ph.D. a konzultantu RNDr. Miroslavu Zeidlerovi, Ph.D. za rady při řešení problémů a rovněž celému pracovnímu týmu za veškerou rozsáhlou pomoc v terénu i mimo něj, a to Janu Červinkovi, Evě Jiráskové, Marii Ráčkové, Davidu Zahradníkovi a Adéle Zentnerové. RNDr. Martinu Duchoslavovi, Ph.D. patří velký dík za ochotu pomoci se statistickým zpracováním dat. Všem členům rodiny jakož i téměř členu rodiny Martinu Vymazalovi náleží obrovský vděk zejména za psychickou i praktickou podporu při často nelehkém sběru dat. A paní Jana Vymazalová možná ani neví, jakou úlevou pro mě bylo mít kde hlavu složit.

V Olomouci, 8.5.2012

1 Úvod

V posledních letech je stále více pozornosti zaměřeno na změny klimatických podmínek, které se s největší pravděpodobností podepíší na fungování rostlinných i živočišných společenstev v různých částech světa (Cleland et al. 2007, Peñuelas et al. 2007, Prieto et al. 2009, Bokhorst et al. 2011). Přesto je stále těžké tyto změny v ekosystémech sledovat, natož predikovat (Cleland et al. 2007). Jedním z důležitých nástrojů výzkumu na tomto poli se stává sledování fenologických pochodů rostlin, které jsou považovány za otisky klimatických změn (Peñuelas a Filella 2001, Walther et al 2002, Menzel et al. 2006b). Svůj význam si fenologie vydobyla nejen snadným zaznamenáváním a sběrem dat, ale především schopností rychle odrážet reakce prostředí k okolí (Sparks a Menzel 2002, Linderholm et al. 2006).

Výzkumy přináší mnohé důkazy o probíhajících klimatických změnách. Teplota se celosvětově mění a zřejmě se bude měnit i nadále (IPCC 2007). Za posledních 30 let se průměrná světová teplota povrchu země zvýšila o 0,2 °C/desetiletí (Hansen et al. 2006), u rostlin dochází k dřívějším fyziologickým pochodům (Jentsch et al. 2009), v posledních 50 letech se v oblastech mírného pásu severní polokoule urychlil nástup olistování rostlin o 1,2 dne/desetiletí, poslední jarní mrazy se vyskytly o 1,5 dne/desetiletí dříve (Schwartz et al. 2006).

Klimatické změny (zejména zvýšená teplota) však zřejmě povedou i ke změnám srážkového režimu, jak ukazují Regionální klimatické modely pro Evropu (Räisänen et al. 2004). Je však nesnadné je předvídat a činit jednoznačné závěry, neboť směr a intenzita těchto posunů se bude lokálně lišit. V současné době narůstá výskyt extrémních projevů počasí, které se mohou objevovat nezávisle na klimatických trendech roku, např. silné přívalové deště (IPCC 2007). Jeden ze scénářů předpokládá spád většího množství srážek s nižší frekvencí, zato s vyšší vydatností (Larsen et al. 2011). Globální klimatické modely (GCM) pro Rakousko předpovídají pro rok 2050 asi 7% srážkové anomálie ve srovnání s lety 1961–95. Průměrná roční teplota by měla stoupnout o 0,65 °C a množství srážek klesnout až o 200 mm. V létě budou při zvýšení průměrné teploty o 0,9 °C srážky sníženy o 50–30 mm (Lexer et al. 2002). Ve Švýcarsku by do roku 2050 měly poklesnout letní srážky o 20 % a zimní sněhové srážky narůst o 20 % (OcCC-Consortium 2007 in Jonas et al. 2008).

K těmto pozmeněným klimatickým faktorům se připojují další, např. antropogenně narušený cyklus dusíku, který je vnímán jako významný prvek globálních změn prostředí (Vitousek 1994). Odhaduje se, že od preindustriálních dob se zvýšila emise dusíku z antropogenních zdrojů 3×–5× (Reay et al. 2008) a jeho depozice do terestrických ekosystémů až 3× (Galloway et al. 2004). Některé studie doufají v trvalé snižování antropogenní depozice dusíku díky Göteborgskému protokolu (NEG-TAP 2001 in Power et al. 2006), ale opatrné hlasy varují, že vliv hnojení dusíkem bude v rostlinných společenstvech přetrvávat, a to i několik desítek let (Nordin et al. 2005). Ještě pesimističtější názory předpokládají i nadále v mnohých oblastech nárůst emisí dusíku (Galloway et al. 2004).

Probíhající globální změny mohou být pro některá společenstva velmi nebezpečné. Nejsilněji se projeví ve vyšších zeměpisných šířkách (Diaz a Bradley 1997). Klimatické změny zasáhnou především chladné biomy (Aerts et al. 2006) a alpskou vegetaci (Guisan et al. 1995 in Körner 2000). Vysokohorské systémy patří mezi obzvláště zranitelné, neboť v důsledku vyšší teploty dochází k vertikální migraci rostlin a pronikání nových druhů do původních společenstev. Ústup alpských rostlin výše do nivální zóny však není vždy možný, protože rostliny buďto nejsou schopny rychlého posunu nebo nivální pásmo chybí (Grabherr et al. 1994).

Zejména druhý z důvodů je významný pro arктоalpínskou tundru České republiky, která je ojedinělým ekosystém hostícím řadu endemických a reliktních druhů. Pás alpské vegetace se rozkládá ostrůvkovitě jen ve 3 pohořích - Hrubý Jeseník, Králický Sněžník a Krkonoše. Vzhledem k nadmořské výšce a klimatickému charakteru ČR se tundra rozkládá maximálně 350 m nad alpskou hranicí lesa, což z ní činí jeden z nejohroženějších ekosystémů v důsledku probíhajících klimatických změn. Ostrůvkovitý výskyt alpské tundry navíc přispívá ke zvýšenému nebezpečí fragmentace a postupné ztrátě biodiverzity v důsledku posunu alpské hranice lesa (Dirnböck et al. 2003). I pro jiná pohoří srovnatelná výškou se očekává podobný scénář (Theurillat a Guisan 2001).

Mnoho výzkumů se již zabývalo problematikou globálních změn na rostlinná společenstva, mimo jiné v rámci projektu ITEX, *International tundra experiment* (Marion et al. 1997a,b, Suzuki a Kudo 1997). Ten již od roku 1990 shromažďuje a srovnává údaje vědců z celého světa za účelem odhadnout budoucí scénář vývoje arktické a alpské tundry pod vlivem globálních klimatických změn (Henry a Molau 1997). Přesto je zapotřebí této oblasti věnovat další úsilí, neboť stále chybí mnohé

informace o vlivu faktorů na odlišné lokality, společenstva i rostlinné druhy. A údaje o působení změn na tundru České republiky prakticky neexistují.

1.1 Alpínské ekosystémy v kontextu globálních změn

Alpínské ekosystémy hostí řadu vzácných a reliktních druhů rostlin, které jsou přizpůsobeny specifickým a značně extrémním podmínkám. Abiotické faktory zde hrají nejvýznamnější roli, neboť intenzita biotických interakcí klesá s úživností půdy (Campbell et al. 1991). Pod vlivem nepříznivých faktorů v podobě vysoké nadmořské výšky, mělkých kyselých půd, silného větru, nízkých teplot, dlouhotrvající sněhové pokrývky, vysychání mrazem a větrem rostliny prosperují hůře než jedinci stejného druhu v mírnějších podmínkách (Ritchie 1956, Chapman a Bannister 1995). Výška sněhové pokrývky a délka jejího trvání významně tvaruje alpínské ekosystémy ovlivňováním klíčových environmentálních faktorů jako je začátek a délka vegetační sezóny, teplota a vlhkost půdy, dostupnost živin (Körner 1999, van Wijk et al. 2003). S charakteristikami odtání sněhu pak úzce souvisí rostlinný růst, reprodukce, distribuce rostlinných druhů a mezidruhové vztahy (Aerts et al. 2004). Ekosystémy tundry jsou chudé živinami - zejména fosforem a dusíkem, protože v chladném a vlhkém prostředí dochází jen k pozvolnému rozkladu organického materiálu (Henry a Molau 1997, Marion et al. 1997a). Většina dusíku uložená v půdě je rostlinami nevyužitelná. Přibližně 75 % dusíku je vázáno fixací, z 22 % je využíváno amonium získané ze srážek (Chapin 1980).

Pod vlivem oteplování dochází k altitudinálnímu i latitudinálnímu posunu druhů ve směrech S–J i chladné vlhké–teplé suché ekosystémy (Peñuelas et al. 2007). Zvýšená teplota ovlivňuje snad nejvýrazněji (mimo dusíku) fenologii alpínských druhů rostlin (Bokhorst et al. 2008). Mnohé fyziologické procesy rostlin jsou urychlovány, což je zřejmě vyvoláno rychlejším odtáváním sněhu. Nejvýraznější uspíšení fenologických pochodů je totiž zaznamenáváno u brzkých jarních druhů, druhy aktivizující v pozdějším období vegetační sezóny nevykazují růstové reakce (Dunne et al. 2003). Rychlejší nástup jara, který je dán zejména oteplením nejchladnějších dní během pozdní zimy a brzkého jara, prodlužuje vegetační sezónu (Robeson 2004). Klimatické změny se patrně podepíší i na množství sněhové pokrývky, a to zejména ve vyšších nadmořských výškách (Symon et al. 2005 in Rixen et al. 2010). Během teplejších zim spadne více

srážek v podobě deště a sněhová pokrývka bude odtávat dříve. V arktických a alpských ekosystémech se změny v trvání sněhové pokrývky zřejmě projeví výrazněji (Knowles et al. 2006).

Zvýšená teplota může stimulovat dekompozici půdních organických látek a mineralizaci živin, což může sehrát významnou roli zvláště v ekosystémech s limitovanou primární produkcí (Verburg a Breemen 2000, Hartley et al. 1999). Alpské ekosystémy jsou ohroženy acidifikací a eutrofizací vlivem dusíkové depozice (Britton a Fisher 2007), alpské rostliny jsou k vyšší dostupnosti dusíku velmi citlivé (Bobbink et al. 1998). Zvýšené vstupy okyselujících složek do půdy může postupně snižovat její pufrací kapacitu a pH, což povede k vymývání zásaditých kationtů a zvyšování koncentrace toxických kovů, např. hliníku (Van Breemen et al. 1982).

Všechny výše uvedené pozměněné faktory mohou mít na alpské ekosystémy dalekosáhlé důsledky. Druhově specifické odpovědi rostlin ke klimatickým faktorům mohou ovlivnit strukturu a fungování ekosystémů (Peñuelas a Filella 2001), narušit mutualistické vztahy rostlin a živočichů, např. rostlin a opylovače, jsou-li opylovači aktivizováni teplotou a rostliny fotoperiodou (Cleland et al. 2007, Hegland et al. 2009), vést k posunu druhů ve společenstvech či k poškození dominant (Bokhorst et al. 2011). Rostliny, které dovedou těžit z delší růstové sezóny a vyšší teploty, zřejmě převládnu (Pop et al. 2000), druhy bez dostatečné fenologické adaptace mohou být vystaveny nadměrnému stresu, či dokonce vyhynou (Bradley et al. 1999). Dosavadní výzkumy ukazují, že rostliny rostoucí na hranici svých možností si mohou jen částečně dovolit investovat energii do dalších aktivit - např. do generativní reprodukce (Chapman a Bannister 1995). Se změnou podmínek mohou být narušeny i kompetitivní vztahy a poškozena synchronizace vývoje mezi druhy (Fitter a Fitter 2002, Prins et al. 1991). To dokazuje např. intenzivnější šíření konkurenčně zdatnějších trav rodu *Molinia* a *Calamagrostis* do alpských porostů při vyšší dostupnosti dusíku (Berendse et al. 2001). Zvýšené dávky dusíku pozměňují reakce rostlin k abiotickým i biotickým faktorům - k citlivosti vůči suchu, nízkým teplotám, patogenům, napadení herbivorním hmyzem (Power et al. 1998). Mimoto způsobují i zvýšený výskyt houbových nákaz rostlin a to dokonce podél gradientu dusíkové depozice (Strengbom et al. 2003, Limpens et al. 2003b). Stále se však o vlivu dusíku na alpské ekosystémy ví poměrně málo (Britton a Fisher 2007).

1.2 Vliv zvýšené teploty na fenologii alpínských druhů rostlin

Globální klimatické modely předpovídají během tohoto století vzrůst celosvětové teploty povrchu Země o 1,1–6,4 °C. Toto rozpětí je dáno závislostí na dalších převažujících faktorech (IPCC 2007). Výraznější vzrůst průměrné teploty je očekáván zejména ve vyšších zeměpisných šířkách a během chladnějších měsíců. To bude mít za následek mírnější průběh zimy a teplejší jaro (Schwartz et al. 2006).

Pod vlivem teplejšího klimatu budou rostliny aktivizovat dříve, neboť budou těžit z mírnějších jarních podmínek, vyšší solární radiace a půdní vlhkosti (Pop et al. 2000). Odhaduje se, že zvýšení teploty koncem zimy či začátkem jara koresponduje s uspíšením jarních pochodů o 6 dní (Menzel a Fabian 1999). Studie prokazují jasný vztah mezi jarními fenologickými fázemi (pučení, olistování, kvetení) a teplotou předcházejících měsíců (Menzel et al. 2006a). Mnoho výzkumů svědčí o jasném vlivu zvýšené teploty na počátek, trvání i ukončení mnoha vývojových pochodů rostlin (někoho dopsat). V chladnějších ekosystémech je při vyšších teplotách vyšší i rostlinná nadzemní produktivita (Rustad et al. 2001).

Důležitý faktor, který je pozměněnou teplotou ovlivňován, je sněhová pokrývka. Její textura, mocnost a trvání patří mezi nejzákladnější environmentální faktory v alpínských a subarktických ekosystémech (Aerts et al. 2004, Körner 1999), ovlivňuje začátek a délku vegetační sezóny i množství vláhy (van Wijk et al. 2003).

Už nyní se v ekosystémech tundry projevují změny struktur a funkcí sněhové pokrývky, za posledních 20 let bylo v severní části S Ameriky vegetační období prodlouženo o 12 dní, v Eurasii o 18 dní (Zhou et al. 2001). S dřívějším odtáním sněhu je v arktických podmínkách spojován zvýšený růst keříčků (Tape et al. 2006), v Alpách je růst keříčků více variabilní v závislosti na sezónních sněhových charakteristikách (Jonas et al. 2008). Doba vykvetení opadavých i stálezelených keříčků je závislá na době odtání sněhu (Larigauderie a Kummerow 1991). Ne vždy však hrají hlavní roli tohoroční jarní podmínky a průběh vegetační sezóny, neboť mnoho arktických rostlin vytváří květní pupeny předcházející sezónu, a tak i intenzita kvetení souvisí s příznivostí počasí minulého roku (ibid). Teplejší klima může vést i ke ztrátě tepelné izolace sněhu a rostliny jsou následně vystaveny riziku nebezpečných mrazových událostí. Následné poškození jedinců může vyústit nejen k významnému opoždění fenologických pochodů, ale i k odumírání jedinců (Ögren 1996, Bokhorst et al. 2008).

Vaccinium myrtillus

Vědecké výzkumy ukazují, že na průběh fenologických fází borůvky může mít zvýšená teplota vliv (Hartley et al. 1999, Jentsch et al. 2009). Působí jednak přímo vyšší teplotou vzduchu a následně zvýšenou teplotou půdy (Hartley et al. 1999), jednak nepřímo zvyšováním evapotranspirace a snižováním půdní vláhy (Kreyling et al. 2008, Hartley et al. 2009) nebo předčasnou ztrátou mrazuvzdorné ochrany (Ögren 1996).

Jarní fyziologické pochody byly při simulovaném oteplení vzduchu urychleny (Jonasson et al. 1996a, Hartley et al. 1999), za souběžného ohřívání půdy takto reagovalo vyšší množství jedinců (Hartley et al. 1999). Pokud je na podzim, kdy jsou zakládány květní pupeny, příliš vysoké teploty, je generativní produktivita borůvky následující sezónu snížena (Selås 2000). Na sucho reaguje borůvka zrychlenou senescencí listů, která se projevuje jejich červenáním, hnědnutím až opadem. Trpí obzvláště dospělé listy, mladé zůstávají víceméně svěží (Taulavuori et al. 2010). Obětování listů chrání vytrvalou část rostliny důležitou pro přezimování a růst, což se jeví jako výhodná strategie. Ve stejných podmínkách sucha si borůvka uchovala vyšší regenerační schopnost oproti např. stálezelené brusince, která zůstávala i příští rok nekrotická (Taulavuori et al. 2010, Bokhorst et al. 2011). Vliv sucha na dobu kvetení je dosud nejasný, mírně zpožďuje nástup kvetení, může jej však nepatrně urychlit. Produktivita je snížena (Jentsch et al. 2009). Obecně má sucho během začátku vegetační sezóny méně devastující účinky než v jejím vrcholu (Taulavuori et al. 2010).

Borůvka je významně ohrožena, pokud dojde k oteplení v zimě a rostliny se ocitnou bez ochrany sněhu. Mnohé práce zaznamenaly citelný dopad na jarní fenologii borůvky, projevující se opožděnými fyziologickými pochody (Theurillat a Schlüssel 2000, Bokhorst et al. 2008, 2011), v horším případě odumíráním jedinců (Ögren 1996, Bokhorst et al. 2011). Simulované oteplení v zimě a brzkém jaře způsobilo dramatickou redukci květů a plodů o 50-100% (Bokhorst et al. 2008, 2011), až 80 % větvíček odumřelo, pučení bylo opožděno více než o týden (Bokhorst et al. 2011), a následným zpomaleným vývojem o další 2 týdny (Bokhorst et al. 2008).

Negativní vliv oteplení v zimním období je vysvětlován různě. Borůvka jakožto chinofilní druh potřebuje ochranu sněhu, který je nejen tepelnou izolací, ale zároveň oddaluje začátek pučení (Theurillat a Schlüssel 2000). Bez sněhové ochrany může být ohrožována přímo mrznutím a vysycháním či nepřímo ledem vzniklým opakovaným rozmrzáním a zamrzáním (Andrews 1996). Opakované rozmrzání a zamrzání půdy

zvyšuje riziko poškození kořenů (Tierney et al. 2001). V teplých zimách se zvyšuje biologická činnost borůvky, která snižuje zásobu karbohydrátů s mrazuvzdornou funkcí (Ögren 1996). Oteplení působí ničivěji v době s prodlužujícími se dny, což rostliny vnímají jako nástup jara. Např. oteplení v prosinci způsobilo pokles květů o 95 %, v březnu o 100% (Bokhorst et al. 2011). Pokud je oteplení mírné, je poškození větší, neboť rostlina transpiruje, ale půda je ještě zamrzlá (Bokhorst et al. 2008).

Calluna vulgaris

Tepější podmínky zvyšují přírůst vřesu, množství květů vřesu i počet kvetoucích jedinců. Kvetení je urychleno (Gordon et al. 1999). Značný vliv na fenologii vřesu má i souběžné sucho (Power et al. 2006, Kreyling et al. 2008, Jentsch et al. 2009, Prieto et al. 2009). Opožďuje nástup počátečních fenofází, např. tvorbu nových větviček (Prieto et al. 2009), zpožďuje kvetení vřesu i o 6–10 dní (Gordon et al. 1999, Jentsch et al. 2009), značně redukuje množství květů (Gordon et al. 1999, Power et al. 2006), vřes může hromadně usychat a odumírat (Gordon et al. 1999). Sucho však působí příznivě na prodloužení fáze kvetení (Jentsch et al. 2009).

Na chladnějších lokalitách (Dánsko, Velká Británie) by měl vřes reagovat na zvýšenou teplotu pozitivně, neboť je zde limitován teplotou. Výzkumy sice zaznamenaly větší přírůstky (Peñuelas et al. 2007), ale rovněž i měsíční opoždění prvních fenofází, což je překvapivé. Vysvětlením může být extrémní teplo a sucho v roce výzkumu (Prieto et al. 2009). Jiné práce negativní vliv extrémního sucha v těchto oblastech nepotvrzují (Peñuelas et al. 2007).

1.3 Vliv srážek na fenologii alpínských druhů rostlin

Na budoucí vývoj srážkového režimu neexistují sjednocené názory (IPCC 2007) ani na vliv vláh v horských ekosystémech. Horské polohy se obvykle vyznačují vysokou humiditou, a proto zde může mít změna srážkových poměrů jen malý vliv (Körner 1999).

Někteří vědci předpokládají, že by snížená dostupnost vody mohla ovlivňovat horské ekosystémy více, zejména pokud je snižování srážek umocněno zvýšenou teplotou (Dirnböck et al. 2003). Sucho ovlivňuje mikrobiální aktivitu a zpomaluje dekompozici živin a mineralizaci dusíku (Emmet et al. 2004). Zvýšení srážek může

zapříčinit pomalejší ohřívání vlhké půdy (Marion et al. 1997a) a zvýšit přísun dusíku z antropogenního znečištění (Britton a Fisher 2007). Možná ale bude zároveň docházet ve vyšší míře k vymývání dusíku z půdy (Larsen et al. 2011), což by pozitivně ovlivňovalo alpské ekosystémy citlivé k obohacení dusíkem (Körner 1999). Je důležité zkoumat, jak může depozice dusíku záviset na srážkách a blíže poznat interakci těchto dvou faktorů (Strengbom et al. 2006).

Odpovědi rostlin k manipulaci se srážkami jsou nevyovídající (Phoenix et al. 2001, Cleland et al. 2007) a pokud ano, tak v ekosystémech limitovaných vodou (Peñuelas et al. 2007). Srážky mají vliv na počátek kvetení (Inouye et al. 2003). Nadměrné množství může zkrátit vegetační období a opozdit kvetení lučních a vřesovištních druhů o 3–5 dnů (Jentsch et al. 2009), zvýšit růst některých stálezelených keřů, negativně ovlivnit reprodukci keřů, snížit množství opadu (Phoenix et al. 2001). Nízké srážky na podzim mohou způsobit nižší růst rostlin následující sezónu (Jonas et al. 2008).

Mnoho houbových patogenů je senzitivních k vlhkosti a výzkumy ukazují, že je jejich výskyt častější se srážkami (Čvančara 1990, Clear a Patrick 2000). Rostliny pak trpí nekrózami a předčasně přechází do senescentní fáze (Strengbom et al. 2006).

Vaccinium myrtillus

Příliš vysoké nebo příliš nízké množství srážek v době zrání borůvek snižuje množství plodů (Selås 2000). Sníženou plodnost za vyšších srážek zaznamenal i Phoenix et al. (2001). Ostatní výzkumy zkoumající zvýšené množství srážek na fenologii borůvky přináší již jen nesignifikantní výsledky - vzrůst celkové biomasy (Press et al. 1998), mírně opožděné i urychlené kvetení (Jentsch et al. 2009). Jiný výzkum neprokázal jakoukoli odezvu rodu *Vaccinium* ke zvýšeným letním srážkám (Shevtsova et al. 1995). Za silného sucha může borůvka strádat, jak již bylo popsáno v kapitole 1.2.

Calluna vulgaris

Vliv nadměrných srážek na fenologii vřesu zůstává stále ještě nezodpovězenou otázkou. Jeden z mála výzkumů na toto téma zaznamenal neprůkazné opoždění fáze kvetení o 3–5 dní a průkazné prodloužení i zkrácení doby kvetení vřesu, což zřejmě svědčí o významné roli jiných faktorů (Jentsch et al. 2009). Obsah vody ve vřesu se

během roku mění. Po zimě je velmi nízký, zvyšuje se s roztáním půdy, nejvyšších hodnot dosahuje v létě, což souvisí s tvorbou mladých přírůstků, na podzim množství vody klesá a je více závislé na srážkách (Davies et al. 2010). Vysoké nasycení půdy vodou může vést k inhibici růstu kořenů (Poel 1948 in Gimmingham 1958). Na zvodnělém substrátu vřes kvete málo (Gimmingham 1958).

1.4 Vliv zvýšené dostupnosti dusíku na fenologii rostlin

Živinami chudé ekosystémy jsou adaptovány na nízkou hladinu dusíku, což je činí potenciálně zranitelnými k jeho zvýšené atmosférické depozici (Currey et al. 2011). Kritická hladina vstupu dusíku do ekosystému alpských vřesovišť byla odhadnuta na 5–15 kg/ha/rok (Bobbink et al. 1998). V České republice je tato hodnota dokonce překročena, depozice dusíku dosahuje v posledních 3 letech v Krkonoších hodnoty 21,3 kg/ha/rok, na Králickém Sněžníku 17,5 kg/ha/rok a v Jeseníkách 15 kg/ha/rok (Jiroušek et al. 2011).

V mnoha terestrických ekosystémech je růst rostlin charakterizován silnou kompeticí o dusík (Marion et al. 1989, Jonasson et al. 1996b) a o fosfor, který je rovněž limitujícím prvkem (Henry a Molau 1997, Marion et al. 1997a). Krátkodobý či mírný vzrůst koncentrace dusíku v ekosystému zřejmě způsobí jen zvýšený rostlinný růst (Schlesinger 2009), ale dlouhodobý nebo nadměrný vzrůst může vést ke změně cyklů živin a podepsat se tak na zdraví rostlin a živinové nerovnováze (Bouwman et al. 2002). V redukované formě NH_4^+ působí dusík výrazněji než v oxidované NO_3^- (Smart et al. 2003) a má i negativnější efekt na růst rostlin (Van den Berg et al. 2008).

Zvýšená dostupnost dusíku se projevuje vyšší produkcí biomasy a kumulováním dusíku v pletivech, což platí i pro vřesovištní druhy (Carroll et al. 1999). I další výzkumy zaznamenaly větší (Gordon et al. 1999, Power et al. 2006) či bohatší (Grelet et al. 2003) přírůstky arktických rostlin, jakož i zvýšenou produkci květů (Gordon 1999, Power et al. 2006). Názory na ovlivnění kvalitativní fenologie se různí. Při dodávání dusíku byly zaznamenány případy urychlené fyziologické aktivity rostlin (Power et al. 2006) i absence odpovědi k zásahům, což vede autory výzkumu k domněnce, že hnojení může mít jen malý vliv na kvalitativní fenologii a že výraznější výkyvy jsou způsobeny environmentálními meziročními rozdíly (Larigauderie a Kummerow 1991). Vyšší vstup dusíku umožňuje vznik rozsáhlejších houbových nákaz rostlin (Nordin et al. 1998), což

může urychlit opad listů a změnit světelné podmínky pro jiné rostlinné druhy (Strengbom et al. 2006).

Vyšší spad dusíku doprovázený teplejším klimatem bude nejspíše ovlivňovat rostliny ještě citlivěji, neboť vyšší teplota může urychlit mineralizaci živin (Hartley et al. 1999, Emmet et al. 2004).

Vaccinium myrtillus

Borůvka preferuje chladné prostředí s chudými půdami, vyšší koncentrace živin (vzrůst pH a dostupnost dusíku) snižuje pravděpodobnost jejího výskytu a dominance (Coudun a Gégout 2007). Přidáním dusíku se může nadzemní biomasa borůvky snižovat (Mäkipää 1999), ale i vzrůstat (Bobbink et al. 1998, Hartley et al. 1999). Nadzemní biomasa může být zvýšena až o 70–140%, přirůstá rovněž hmota podzemní části, rostlina se více větví i kvete (Grelet et al. 2003). Rozdíly v odpovědích borůvky mohou být dány jejím velmi úzkým optimem dusíku. K vyšším dávkám hnojení je citlivá, mladé listy trpí chlorózami, růst je brzděn a při velmi vysokých dávkách borůvka umírá (Ingestad 1973).

Vyšší vstup dusíku do ekosystému snižuje obsah vody v pletivech rostlin, což způsobuje nekrózy (Van der Heijden et al. 2000). Hnojené borůvky trpí mnohem více houbovými nákazami, které jsou častější s rostoucím množstvím aplikovaného dusíku (Nordin et al. 1998). I jiný výzkum dochází ke stejným závěrům a zdůrazňuje, že borůvky trpí těžkými nekrozami vedoucími k předčasné senescenci a opadu listů (Strengbom 2006).

Calluna vulgaris

Vřes je svou strategií růstu poměrně zdatným konkurentem, zvláště pokud vytváří souvislé porosty zabraňující vnikání trav (Power et al. 1998). Zvýšená dostupnost dusíku může tento stav narušit (Dueck et al. 1991), značně pozměňuje i fenologii vřesu.

Vřes na dodávání dusíku reaguje větším přírůstem (Power et al. 2006, Carroll et al. 1999, Gordon et al. 1999), vyšší produkcí květů (Gordon et al. 1999, Power et al. 2006), zrychlenou jarní fyziologickou aktivitou stonků (Power et al. 1998, 2006) i opožděným kvetením (Gordon et al. 1999). Zvyšuje se obsah dusíku v pletivech i produkce opadu (Carroll et al. 1999). Je citlivější vůči mrazu i suchu a hnědne (Carroll

et al. 1999, Bobbink a Fisher 2007). Poškození je markantnější u intenzivněji hnojených jedinců (Carroll et al. 1999).

Vřes vystavený působení NH_4^+ zpomalil růst (Van den Berg et al. 2008) a rovněž i mykorhizní kolonizaci kořenů (Yesmin et al. 1996 či Hofland-Zijlstra a Berendse 2009), zatímco při vystavení NO_3^- nevykazoval žádné signifikantní odezvy (Yesmin et al. 1996 či Van den Berg et al. 2008).

Celkový efekt dusíku je tak hodnocen protikladně. Jako výrazně negativní je vnímán, když vřes po 4 letech prosperování zpomalil růst a projevoval vyšší citlivost vůči mrazu a hnědl (Carroll et al. 1999). Jiný výzkum navzdory sníženému přírůstku vřesu již ve 3. roce pokusu - snad kvůli limitaci fosforem či narušení mykorhizy, zastává názor, že dusík má na vřes silný pozitivní efekt, pokud není současně limitujícím faktorem voda. Dusík prý představuje pro vřes hrozbu, jen pokud je vystaven suchu (Gordon et al. 1999).

Z výše uvedených informací vyplývá, že globální změny prostředí zřejmě značně dopadnou na alpské ekosystémy, jsou totiž silně limitovány klimatickými faktory, růst rostlin je pomalý, a proto se budou z disturbancí zotavovat dlouhou dobu (Britton a Fisher 2007). To pravděpodobně ještě významněji platí pro Českou republiku, kde se alpské ekosystémy vyskytují jen v nejvyšších partiích hor. Největší nebezpečí se skrývá v nemožnosti úniku alpské vegetace do vyšších nadmořských výšek. Je proto důležité poznat a pochopit reakce druhů rostlin k pozměněným faktorům prostředí. Tyto znalosti je možno využít k ochraně jedinečných alpských ekosystémů v podobě návrhu vhodného managementu i preventivních opatření.

2 Cíle práce

Tundra je jedinečným a vzácným ekosystémem České republiky, který je díky křehké rovnováze ohrožen posměněnými faktory prostředí. Proto se náš výzkum zaměřil na tuto oblast. Cílem práce bylo zjistit, zda a jak se pod vlivem experimentálních zásahů (nárůst teploty, srážek a dusíku) mění fenologické reakce alpských druhů rostlin, brusnice borůvky a vřesu obecného. Chtěli jsme ověřit, zda platí následující hypotézy:

- všechny teplotní zásahy (T, Z, H) uspíší fenologické pochody borůvky i vřesu, s výjimkou senescence
- všechny teplotní zásahy (T, Z, H) oddálí senescenci borůvky a prodlouží její vegetační aktivitu
- výraznější urychlení fenologických fází proběhne u borůvky, jakožto druhu s brzkou jarní aktivitou, popř. u počátečních fenologických fází vřesu
- kvantitativní fenologie obou druhů bude teplotními zásahy příznivě ovlivněna
- nejsilnější vliv bude mít zvýšená teplota a kombinovaný zásah zvýšená teplota×zvýšený dusík (H)

Předkládaná diplomová práce je součástí projektu financovaného MŽP, který má za cíl řešit problematiku poklesu biodiverzity. Výsledky výzkumu jsou použitelné i v rámci projektu ITEX a umožňují mezinárodní srovnání dopadu klimatických a antropogenních změn na ekosystémy tundry.

3 Metodika

V letech 2008–2010 probíhal ve vrcholových částech Jeseníků, Králického Sněžníku a Krkonoš experiment zkoumající vliv zvýšené teploty, srážek a hnojení dusíkem na fenologii 2 rostlinných druhů alpínských ekosystémů. Jednalo se o keříčky brusnici borůvku (*Vaccinium myrtillus*) a vřes obecný (*Calluna vulgaris*). Na každé lokalitě bylo vytyčeno 20 ploch s různou kombinací zásahů. Během vegetační sezóny probíhaly pravidelné kontroly fenologických projevů pozorovaných druhů a byly zaznamenávány jejich reakce k zásahům. Navržení a provedení výzkumu bylo inspirováno obdobnými pracemi zkoumající vliv globálních změn na ekosystémy tundry v rámci projektu ITEX.

3.1 Charakteristika zájmového území

Experiment byl založen v nejvyšších partiích alpínského bezlesí 3 sudetských pohoří, v Hrubém Jeseníku (NPR rezervace Praděd, vrcholové plató u Petrových kamenů), na Králickém Sněžníku (vrchol) a v Krkonoších (Modré sedlo na úbočí Studniční hory). Všechny lokality jsou obdobné z hlediska klimatického i vegetačního.

Jedná se o vyfoukávané deflační vrcholy a vrcholová plató, jenž jsou součástí anemoorografických systémů, významnou roli zde hraje i mrazové zvětrávání (Jeník 1961). Silné účinky větru se podepisují na charakteristickém utváření sněhové pokrývky, která bývá velmi nízká, což způsobuje promrzání půdy (Chytrý et al. 2001).

Výzkum byl založen v porostu alpínské keříčkové vegetace svazu *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* Br.-Bl. in Br.-Bl. a Jenny 1926 (Kočí 2007), s diagnostickými druhy př. *Avenella flexuosa*, *Carex bigelowi*, *Festuca supina*, *Vaccinium vitis-idae*, *Cetraria islandica*, a s konstantními druhy př. *Vaccinium myrtillus* a *Calluna vulgaris*.

3.1.1 Petrovy kameny

Zájmové území se nachází v CHKO Jeseníky, konkrétně v NPR Praděd, vyhlášené r. 1991 (Vyhláška MŽP ČR 1991). Výzkumné plochy byly umístěny zhruba 90 m západně od vrcholové skály Petrových kamenů (GPS: 50°4'6"N, 17°13'53"E) v nadmořské výšce asi 1430 m n. m. Lokalita se nachází na hranici Olomouckého kraje, v okrese Šumperk, v katastrálním území Rejhotice (obr. 1). Území leží v alpínském

pásu nad hranicí lesa, která zde prochází v nadmořské výšce okolo 1250–1300 m n.m.

Jedná se o vyfoukávanou vrcholovou plošinu se zastoupením deflačních společenstev alpské keříčkové vegetace svazu *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion*, vyfoukávané alpské trávníky svazu *Juncion trifidi* a zapojené alpské trávníky svazu *Nardo strictae-Caricion bigelowii* (Kočí 2007). Mezi charakteristické druhy rostoucí na zájmovém území patří dominantní kostřava nízká (*Festuca supina*), metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a vřes obecný (*Calluna vulgaris*). Dále zde roste podbělice alpská (*Homogyne alpina*), brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idaea*), koprničec bezobalný (*Mutellina purpurea*), rdesno hadí kořen (*Bistorta major*), celík zlatobýl alpský (*Solidago virgaurea* subsp. *alpestris*), ostřice tuhá (*Carex bigelowii*), jestřábník (*Hieracium* sp.). Mechové a lišejníkové patro je bohaté, z lišejníků se vyskytuje převážně puklérka islandská (*Cetraria islandica*).

Území Hrubého Jeseníku je tvořeno krystalickými horninami, během glaciálu a postglaciálu bylo pohoří ovlivněno ledovcem a periglaciálními pochody, půdy jsou podzolovité, kamenité a živinami málo bohaté (Kavalcová a Kavalec 2003). Klimaticky území spadá do chladné oblasti CH4 (Quitt 1971). Průměrná teplota vzduchu na lokalitě je 1,1°C (Lednický 1985) a průměrný roční úhrn srážek zde činí 1231 mm (Tejnský a Tejnská 1972). Teploty pod bodem mrazu se mohou vyskytovat po celý rok, sněhová pokrývka leží na hřebenech téměř půl roku. Typickým činitelem je silný a častý vítr díky anemoorografickým systémům (Kavalcová a Kavalec 2003). Podrobnější charakteristika oblasti je rozepsána v jiné práci (Škrottová 2009).



Obrázek 1 Situační mapa výzkumné lokality západně od Petrových kamenů

Zdroj: <http://maps.google.cz>

3.1.2 Králícký Sněžník

Zájmové území Králícký Sněžník se nachází ve stejnojmenném masívu ve východní části sudetských pohoří. V centrální a vrcholové části pohoří se rozkládá NPR Králícký Sněžník, vyhlášená r. 1990 (Vyhláška MŽP ČR 1991). Vrchol Králíckého Sněžníku (1424 m n.m.) je protnut státní hranicí Česká republika-Polsko.

Experimentální plochy byly situovány přibližně 150 m jihovýchodně od vrcholu Králíckého Sněžníku v nadmořské výšce asi 1415 m n.m. (GPS: 50°12'25"N, 16°50'51"E). Lokalita se nachází v Pardubickém kraji v okrese Ústí nad Orlicí a spadá do katastrálního území Horní Moravy (obr. 2). Nejvyšší partie pohoří vstupují do pásu přirozeného alpínského bezlesí, které se zde vyskytuje od nadmořské výšky přibližně 1340–1370 m n. m (Krahulec 1990).

Území je významně ovlivňováno deflační činností větru. Alpínská vegetace vrcholové části Králíckého Sněžníku na zájmovém území je zastoupena, stejně jako na lokalitě Petrovy kameny, vyfoukávanými alpínskými trávničky svazu *Juncion trifidi* zapojenými alpínskými trávničky svazu *Nardo strictae-Caricion bigelowii* a alpínskou keříčkovou vegetací svazu *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* (ibid.). Mezi typické rostlinné druhy zkoumané lokality patří kostřava nízká (*Festuca supina*), metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), z keříčků jsou to brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), vřes obecný (*Calluna vulgaris*) a méně zastoupenou brusnicí brusinkou (*Vaccinium vitis-idaea*) a šichou oboupohlavnou (*Empetrum hermaphroditum*). Z dalších bylin se zde vyskytuje podbělice alpská (*Homogyne alpina*), rdesno hadí kořen (*Bistorta major*). Nejextrémnější místa jsou bohatěji zastoupena mechorosty a lišejníky, zejména puklěfkou islandskou (*Cetraria islandica*). Roste zde i vranec jedlový (*Huperzia selago*).

Masiv Králíckého Sněžníku je kerné pohoří tvořené krystalickými horninami. Mezi geografické zvláštnosti patří rozvodí oddělující úmoří Baltského, Černého a Severního moře. Pohoří bylo v pleistocénu modelováno periglaciálními pochody, významnou roli hrálo i mrazové zvětrávání. Půdy jsou podzolovité, nevyvinuté a významně ovlivňované klimatickými a geologickými podmínkami (Šafář a kol. 2003). Zájmové území spadá do klimatické oblasti CH4 (Quitt 1971). Průměrná teplota vzduchu na lokalitě je 2,4°C a průměrný roční úhrn srážek zde činí 1182 mm. Králícký Sněžník je jako Petrovy kameny, významným anemoorografickým systémem (Krahulec 1990). Podrobnější charakteristika oblasti je rozepsána v jiné práci (Škrottová 2009).



Obrázek 2 Situační mapa výzkumné lokality JV od vrcholu Králického Sněžníku
Zdroj: <http://maps.google.cz>

3.1.3 Modré sedlo

Zájmová lokalita leží v 1. zóně NP Krkonoše, vyhlášeného roku 1963 (Nařízení vlády ČR 1963). Experiment byl založen v Modrém sedle mezi Luční a Studniční horou, přibližně 500 m západně od vrcholu Studniční hory (GPS: 50°43'37''N, 15°42'22''E) v nadmořské výšce asi 1495 m n. m. Území se nachází v Královéhradeckém kraji, v okrese Trutnov v katastrálním území Pec pod Sněžkou (obr. 3).

Trvalé plochy byly umístěny vysoko nad přirozenou hranicí lesa, která v této oblasti prochází přibližně v nadmořské výšce 1250 m n. m. Území spadá do tzv. kryo-eolické (lišejníkové) tundry charakteristické nejdrsnějším klimatem v Krkonoších značně ovlivněným působením mrazu a větru (Dvořák a Daněk 2002).

Z hlediska vegetace je lokalita podobná předchozím dvěma zájmovým územím, nachází se zde rostlinná společenstva alpské keříčkové vegetace svazu *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion*, vyfoukávané alpské trávníky svazu *Juncion trifidi* a zapojené alpské trávníky svazu *Nardo strictae-Caricion bigelowii* (Kociánová a Sekyra 1995). Druhové složení je rovněž obdobné. Rostou zde kostřava nízká (*Festuca*

supina), metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), brusnice borůvka (*Vaccinum myrtillus*), vřes obecný (*Calluna vulgaris*). Z dalších bylin se zde vyskytuje podbělice alpská (*Homogyne alpina*), rdesno hadí kořen (*Bistorta major*), jestřábník (*Hieracium sp.*) Oproti předchozím lokalitám je zde podstatně bohatěji zastoupena smilka tuhá (*Nardus stricta*) a ostřice tuhá (*Carex bigelowii*). Vzhledem k největší extrémnosti lokality jsou zde i lépe vyvinutá společenstva s mechorosty, zejména ploníky (*Polytrichum sp.*) a lišejníky, především puklěrkou islandskou (*Cetraria islandica*) a dutohlávkou (*Cladonia sp.*).

Krkonoše patří k nejstarším evropským pohořím. Jsou tvořeny krystalickými horninami. Nesmazatelně se do pohoří otisklo pleistocénní zalednění (Sanetřík 2004), kdy se k severnímu úpatí přiblížil skandinávský ledovec, jenž po sobě zanechal trogy, kary, morény a ledovcová jezera. Chladné klima zapříčinilo vznik mrazových skalních útvarů a polygonálních půd (Dvořák a Vaněk 2002). V nejvyšších polohách Krkonoš se vyskytují kyselé rankery, dominantními půdami jsou podzoly (ibid.)

Vrcholové části Krkonoš spadají do chladné klimatické oblasti CH4 (Quitt 1971), území patří mezi srážkově nejbohatší v ČR. Průměrný roční úhrn srážek ve vrcholových partiích činí až 1934 mm (Coufal a Šebek 1969), průměrná teplota vzduchu na lokalitě je asi 0,2°C (Głowicki 1997). Větrné proudění je mimo jiné ovlivňováno anemoorografickými systémy (Dvořák a Vaněk 2002). Podrobnější charakteristika zájmové oblasti je uvedena v jiné práci (Škrottová 2009).



Obrázek 3 Situační mapa výzkumné lokality v Modrém sedle západně od Studniční hory
Zdroj: <http://maps.google.cz>

3.2 Charakteristika zájmových druhů rostlin

3.2.1 Brusnice borůvka

Brusnice borůvka *Vaccinium myrtillus* L. z čeledi *Vacciniaceae* S. F. Gray (borůvkovité) je vytrvalý pomalu rostoucí opadavý keřík, chamaefyt, s rhizomatózním kořenovým systémem (Grime et al. 1968, Čvančara 1990), který bývá často mělký (Taulavuori et al. 2010). Borůvka dosahuje výšky přibližně 20–50 cm. Hranaté větvičky jsou stálezelené, dřevnatějící. Světle zelené listy jsou vejčité, na vrcholu zašpičatělé, na okraji jemně zoubkaté, lysé. Jejich velikost se pohybuje v rozmezí cca 6–20 mm délky a 4–15 mm šířky. Jednotlivé květy vyrůstají z úžlabí listů (Čvančara 1990) a zakládají se již předchozí vegetační sezonu na podzim (Selås 2000). Květy jsou hermafroditní, hmyzosprašné, zřídka samosprašné (Grime et al. 1986). Kulovitě baňkovitá koruna s krátkými nazpět ohnutými cípy je dlouhá 3–6 mm, obvykle růžová až nazelenalá. Plodem je kulovitá ojíňená modročerná bobule o průměru 5–10 mm (Čvančara 1990).

Borůvka se vyskytuje víceméně v celé Evropě, ač ve Středozeří pouze v horách. Její areál se táhne i dále k východu na Kavkaz, Sibiř, a přes Zabajkalí až do Mongolska (ibid.). Chybí v Grónsku (Ritchie 1956), v centrálním Irsku je málo běžná (Grime et al. 1986). V České republice se vyskytuje na celém území, přičemž četnost je závislá na charakteru oblasti. V teplých oblastech roste vzácně, ve středních oblastech roztroušeně až hojně a v horách běžně, ač ustoupila při poškození lesů imisemi (Čvančara 1990).

Borůvka snáší i značné výškové rozpětí. Obvykle je její výskyt vázán na vyšší polohy a nadmořské výšky do cca 550 m n. m., nejčastější výskyt je nad 400 m n. m. (Grime et al. 1986), ale dokáže přežít i ve výšce 2840 m n. m. ve Švýcarských Alpách, kde vždy sterilní rostliny rostou v osluněných spárách (Hegi 5 in Ritchie 1956). Její altitudinální rozšíření je vázáno na výšku sněhové pokrývky, která jí umožňuje přežít drsné klimatické podmínky (Ritchie 1956, Rixen et al. 2010), zejména mráz (Ögren 1996). Ten může borůvku ohrozit mrznutím, vysycháním a ledem (Andrews 1996). Dalším nebezpečím je abraze pupenů ledovými krystaly nesenými větrem (Bokhorst et al. 2008).

Borůvka je stresolerantní zdatný kompetitor (Grime et al. 1986). Vyskytuje se jednak v acidofilních jehličnatých i listnatých lesích, na vřesovištích, skalách,

v porostech kosodřeviny, na horských smilkových trávnících, na okrajích rašelinišť (Čvančara 1990). Klíčovým faktorem pro její rozšíření jsou půdy s kyselou reakcí, vyhovuje jí $\text{pH} < 4,5$, horní hranici tvoří $\text{pH} > 6$. Ke zlepšení výživy využívá erikoidní mykorhizu (Grime et al. 1986). Protože má borůvka mělký kořenový systém, je senzitivnější k suchu (Taulavuori et al. 2010). Preferuje proto nepříliš vysychavé půdy (Čvančara 1990). Na druhou stranu je vybavena výbornou strategií proti stresu suchem - opadavostí, čímž chrání vytrvalou část rostliny (Taulavuori et al. 2010).

Jak už bylo zmíněno výše, květy jsou hmyzosprašné, příležitostně samosprašné. Mezi opylovače borůvky patří hlavně čmeláci, vosy a včely, dále pískorypky či nomády (Ritchie 1956). Semena se šíří endozoochorně (Čvančara 1990), hlavními konzumenty jsou ptáci, zejména kurovití (Ritchie 1956). Borůvka je druhem se semennými roky, větší množství plodů produkuje, v závislosti na počasí, v intervalu 2–5 let (Selås 2000), či 3–4 let (Laine a Henttonen 1983). V přírodě se druh šíří semeny jen velmi vzácně, vývin semenáčků je navíc pomalý (Ritchie 1956). Ve vyšších nadmořských výškách je zakládání ze semen ještě vzácnější, protože nad 1000 m n. m. se vytváří jen málo květů (Grime et al. 1986). Proto se zdá, že vegetativní reprodukce je mnohem důležitější než generativní. Dokazuje to i dobrá schopnost druhu šířit se pomocí horizontálních oddenků, což mu umožňuje rychlou kolonizaci nových lokalit s uvolněnou kompeticí, např. po vypalování (Ritchie 1956).

Na podzim a v létě dochází k nejvýznamnějšímu kořenovému růstu, v březnu až dubnu (v závislosti na nadmořské výšce) se začínají olistovat větvičky a následně se začínají rozvíjet květní pupeny, které prezimovaly. Dva až 4 týdny po opylení se začínají formovat bobule (ibid.). Ke konci vegetační sezóny dochází k senescenci a opadu listů, které může urychlit např. nadměrné sucho (Taulavuori et al. 2010) nebo silná nákaza patogenních hub. Ta se šíří např. na hnojených lokalitách (Nordin et al. 1998) nebo ve zvláště vlhkých letech (Čvančara 1990).

3.2.2 Vřes obecný

Vřes obecný *Calluna vulgaris* (L.) Hull. je keříčkovitý vždyzelený chamaefyt, patří do čeledi *Ericaceae* Juss., vřesovcovité (Křísa 1990). Tento pomalu rostoucí druh (Britton a Fisher 2007) dosahuje vzrůstu 15–40 cm (Křísa 1990). Stonky jsou bohatě větvené, vystoupavé nebo poléhavé (Grime et al. 1986). Nejspodnější rozprostřené stonky často adventivně koření (Gimingham 1958). Kořeny vřesu jsou

provazovité, mnohdy větvenovitě ztlustlé (Křísa 1990) Listy jsou úzce kopinaté, xeromorfní, s podvinutými okraji (Grime et al. 1986). Na nekvetoucích krátkých větvích jsou listy (1–2 mm délky) poskládány hustě, aktivní jsou po 3 sezóny. Na dlouhých hlavních větvích jsou listy (3–4 mm) uspořádány řídce a aktivní jsou pouze jedinou sezónu (Gimingham 1958). Květy jsou krátce stopkaté, fialově růžové, někdy bílé. Rostou jednotlivě většinou na dlouhých větvích, ale často i na krátkých (ibid.). Jsou hermafroditní, hmyzosprašné nebo větrosprašné (Grime et al. 1986). Plodem je kulovitá chlupatá tobolka o průměru 1,5–2 mm s drobnými hnědými vejcovitými semeny roznášenými větrem (Křísa 1990).

Areál vřesu se rozprostírá zejména v Evropě. Od Gibraltarů (zasahuje i do Maroka) se táhne do středního Povolží včetně Azor, Islandu i Britských ostrovů, ve Skandinávii zasahuje k 71° s.š. V jižní Evropě je vzácnější, sahá po střední Itálii. Odtud hranice výskytu pokračuje podél severní části Balkánu, přes západní Karpaty, Ukrajinu až po západní Sibiř. Roste i v Turecku a v Africe u Tangeru (ibid.). Na východě Severní Ameriky se vyskytuje vzácně a byl zde pravděpodobně introdukován (Grime et al. 1986). Nepůvodní je i na Novém Zélandu (Chapman a Bannister 1995). V České republice se vyskytuje od planárního až do subalpínského stupně, v teplých nížinných oblastech roztroušeně, v bezlesých územích dosti vzácně a ve středních až horských polohách je jeho výskyt již dost hojný (Křísa 1990).

Výškové rozpětí vřesu je široké, roste od nížin po horské oblasti (Grime et al. 1986). Nejvýše byl zaznamenán v Alpách ve 2680 m n. m. (Hegi 5,3 in Gimingham 1958). Ve vysokých nadmořských výškách vřes začíná strádat, snižuje produkci květů, plodů, životaschopnost semen, přírůstky (Chapman a Bannister 1995).

Vřes je zdatným stresolerantním kompetitorem (Grime et al. 1986). Ekologická amplituda je dosti široká. Vyskytuje se na vřesovištích, pastvinách, v suchých i vlhkých světlých lesích, na písčinách, skalách, na vrchovištích a okrajích rašelinišť (Křísa 1990). Optimální je pro něj oceánické až suboceánické klima, v kontinentálnějších oblastech je více vázán na lesy či jiná území s vysokou atmosférickou vlhkostí (Gimingham 1958). Je oligotrofním druhem kyselých půd, zřídka osidlující lokalitu s pH > 5. Přesto toleruje i vápenaté půdy přímo na vápencích (Grime et al. 1986). Limitní hodnoty pH pro výskyt vřesu jsou 3,2–7,4. Opadem přispívá k okyselování půd (Gimingham 1958). K výživě využívá erikoidní mykorrhizu (Yesmin et al. 1996).

Obsah vody v půdě není pro vřes příliš omezujícím faktorem, přesto preferuje alespoň mírně zavlažené lokality (Gimingham 1958). Nadměrná vláha inhibuje růst

kořenů (Poel 1948 in Gimingham 1958). Přestože vřes patří k nejodolnějším druhům vřesovišť vůči suchu (Haines 1928 in Gimingham 1958) a je jím málo dotčen (Peñuelas et al. 2007), může k němu být v některých obdobích roku náchylnější. V rostlině přirozeně klesá gradient vody od horních zelených větviček po spodní suchý materiál (Davies et al. 2010). Vřes ke konci zimy hnědne, zřejmě fyziologickým suchem a poškozením kutikuly ledovými krystalky (Watson et al. 1966 in Davies et al. 2010). Je-li jaro, kdy dochází k prudkému poklesu obsahu vody v pletivech (Davies et al. 2010), suché, pak může vřes rozsáhle odumírat (Hancock 2008). S rozmrzáním půdy obsah vody výrazně narůstá, v létě je nejvyšší a na podzim a v zimě dochází opět k propadu, obzvláště při nedostatečné sněhové pokrývce a mrazivých dnech (Davies et al. 2010).

Vřes se dokáže dobře rozmnožovat generativní cestou, obzvláště po vypalování, kdy nemusí semenáčky čelit kompetici (Grime et al. 1986). Květy opylují zejména blanokřídlí (včely, čmeláci, pískorypky, kutilky) a dvoukřídlí (peřtřenky). Po prasknutí tobolek jsou semena roznášena větrem. Mladí jedinci vzklíčí, od 3–6 let probíhá tzv. pionýrská fáze, do 15–20 let vřes roste a dosahuje maximálního pokryvu a hustoty, krátké větvičky jsou světle zelené, bohatě kvetoucí, do 25. roku se větve rozestupují, propouští více světla, mechové patro je bohatší, větvičky ztrácí zelenou barvu, kvete méně, nad 25 let odumírají centrální větve, periferní poléhají a mohou adventivně kořenit. Adventivní kořenění probíhá lépe na vlhkém substrátu (Gimingham 1958), dochází k němu i při polehnutí větví tlakem sněhu (Wallace 1917 in Gimingham 1958).

Vřes začíná sezónní aktivitu v dubnu až květnu prodlužováním přezimujících větviček a tvorbou nových, od konce června do září kvete (Gimingham 1958). Semena z tobolek vypadávají v září, některá přezimují na mateřské rostlině (Grime et al. 1986). Semenáčky mohou vzklíčit už na podzim a přezimovat (Gimingham 1958).

3.3 Design výzkumu

3.3.1 Založení experimentu

V roce 2008 bylo na třech lokalitách (Jeseníky, Králický Sněžník, Krkonoše) založeno 20 trvalých pokusných ploch o rozměru 0,5 m×0,5 m (Britton a Fisher 2007) v porostu alpské keříčkové vegetace svazu *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* Br.-Bl. in Br.-Bl. a Jenny 1926 (Kočí 2007). Plochy byly situovány na území s minimálním sklonem terénu. Založeny byly bezprostředně po odtání sněhové pokrývky,

v Jeseníkách 24. dubna., na Králickém Sněžníku 19. dubna a v Krkonoších 16. května. Čtverce byly voleny tak, aby měly shodné poměry zastoupení základních druhových skupin, tj. 50 % graminoidů a 50 % keřičků, a aby obsahovaly druhy vytipované pro fenologická šetření, tj. brusnici borůvku (*Vaccinium myrtillus*) a vřes obecný (*Calluna vulgaris*). Očíslované plochy byly od sebe vzdáleny minimální pufrací zónou alespoň 1,5 m.

V každém pohoří byly plochy shodně vystaveny 4 typům zásahů v 5i opakováních. Čtvrtina ploch byla zahřívána (T), čtvrtina zahřívána a zalévána (Z), čtvrtina zahřívána a hnojena (H) a čtvrtina byla kontrolní bezzásahová (K). Během vegetační sezóny probíhaly pravidelné fenologické kontroly zaměřené na zkoumání vlivu pozměněných faktorů na rostlinné druhy s rozdílnou strategií přežívání. Brusnice borůvka byla vybrána jako zástupce opadavých chamaefytů a vřes obecný jako zástupce neopadavých stálezelených chamaefytů. Na každé ploše bylo různobarevně označeno (Carroll et al. 1999) vždy 5 ramet borůvky a 5 ramet vřesu, které byly individuálně sledovány po 3 celé vegetační sezóny. Celkem bylo tedy označeno 300 ramet borůvky a 300 ramet vřesu.

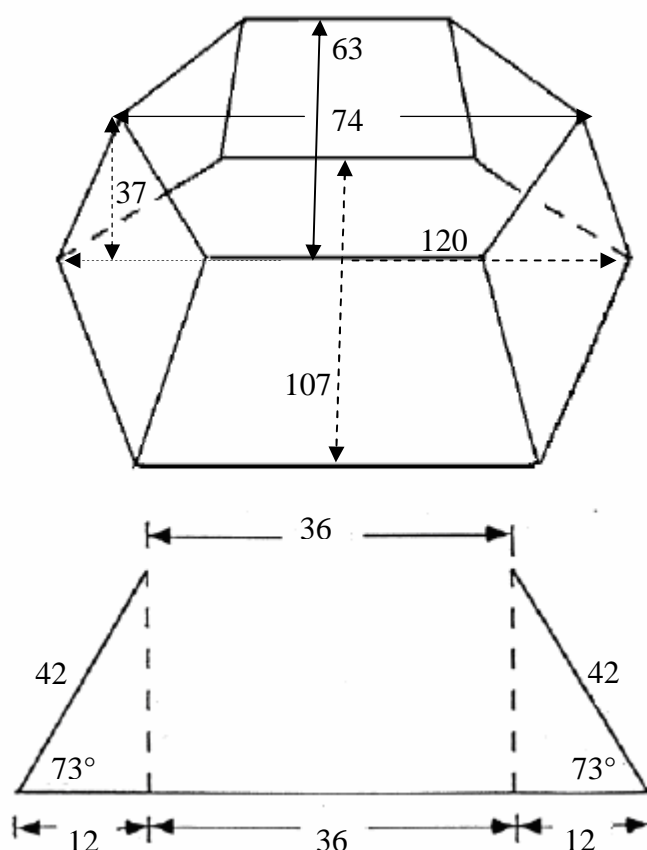
3.3.2 Manipulované faktory

Zahřívání ploch bylo docíleno využitím speciálních otevřených ohřevných komor, tzv. OTC (open top chambers) ve tvaru hexagonů (Marion et al. 1997b). Ty jsou schváleny a využívány v mezinárodním projektu ITEX (Henry a Molau 1997). Technicky jsou navrženy tak, aby byly propustné pro světlo a zvyšovaly teplotu v souladu s predikovanými klimatickými změnami. OTC jsou vyrobeny z umělé hmoty, 3 mm tlustého lexanu, který propouští asi 90 % viditelného záření. Má vysokou solární propustnost ve viditelném spektru (86 %), ale < 5 % v infračerveném. Zvyšují teplotu vzduchu ve skleníčcích o 1,2–3,5°C (Marion et al. 1997b). Rozměry OTC berou v úvahu velikost experimentálních čtverců, takže nedochází k nadměrnému zahřívání ploch v bezprostřední blízkosti lexanu (obr. 4.).

Zvýšené množství srážek bylo simulováno skrácením ploch destilovanou dešťovou vodou. Celkové množství dodané vody odpovídalo asi 50% nárůstu srážek za vegetační sezónu (Parsons et al. 1994), množství aplikované vody tedy bylo 175 l vody (700 mm vodního sloupce) na každou plochu každý rok. Ve všech pohořích bylo

nainstalováno lapací zařízení na jímání srážek sestávající z plastového sudu (200 l) a plastové nálevky. Voda byla před užitím destilována přenosným demineralizačním zařízením s čerpadlem, aby byl odfiltrován možný vliv živin obsažených ve srážkách. Zalévání probíhalo v 14denních intervalech zpravidla od května do září. Celkový objem aplikované vody byl téměř stejný ve všech pohořích. Zanedbatelné rozdíly byly dány odlišným chodem klimatických jevů.

Hnojené plochy byly vystaveny působení poměrně velkého množství dusíku ve formě dusičnanu amonného NH_4NO_3 (Gordon et al. 1999, Britton a Fisher 2007). Na každou plochu bylo aplikováno 20 kg N ha^{-1} (2 g m^{-2}) ročně ve 4 dávkách v období května až srpna. První hnojení proběhlo vždy na začátku vegetační sezóny a zbylé dávky s odstupem zhruba 5i týdnů. Dusík byl do prostředí aplikován rozprašovačem ve formě vodného roztoku NH_4NO_3 v objemu 200 ml destilované vody, aby došlo k rovnoměrnému rozpuštění do půdního roztoku (Britton a Fisher 2007).



Obrázek 4 Schematický náčrt hexagonální ohřevné komory (OTC) pro zvyšování teploty prostředí.

3.3.3 Sledování klimatických faktorů

V letech 2008–2011 byly sledovány i základní klimatické a mikroklimatické podmínky prostředí. V každém pohoří byly sbírány údaje o teplotě vzduchu, relativní vlhkosti vzduchu, solární radiaci a množství srážek ve 2 m nad zemí. Na lokalitě Petrovy kameny a Králický Sněžník byly za tímto účelem nainstalovány terénní meteorologické stanice z produkce EMS Brno, v Krkonoších byly využívány údaje z meteorologické stanice na vrcholu Studniční hory provozované Správou KRNP.

Dále byly na všech lokalitách v intervalu 0,5 h sbírány automatickými datalogery údaje z trvalých ploch - teplota půdního povrchu, teplota půdy a vodní potenciál půdy. K měření teploty půdy a půdního povrchu byly využity dvoukanálové datalogery Minikin, vždy 3 v každém typu zásahu, tj. 12 ks v každém pohoří. Čidlo zaznamenávající teplotu půdního povrchu bylo umístěno v porostu vegetace tak, aby nebylo ovlivněno přímým slunečním zářením (Sullivan a Welker 2005), čidlo měřící teplotu půdy leželo v hloubce 5 cm pod povrchem (Molau a Mølgaard 1996). Automatické datalogery Microlog s čidlem vybaveným fritou zaznamenávaly relativní vlhkost půdy v hloubce 5 cm pod povrchem. V každém typu zásahu byl umístěn jeden datalogger, celkem 4 v každém pohoří.

V zimním období byla na lokalitách každý měsíc měřena hloubka sněhové pokrývky na transektu o délce 50 m ve směru V–Z a procházející místem se založenými plochami. Hloubka sněhové pokrývky byla na transektu měřena v intervalu 5 m.

3.3.4 Sledování fenologických charakteristik

Fenologické projevy byly sledovány u brusnice borůvky a vřesu obecného. V každém čtverci bylo trvale a různobarevně označeno 5 ramet borůvky a 5 ramet vřesu. Na každém jedinci byly trvale a různobarevně označeny 2 vrcholové větvičky, u nichž byl sledován roční přírůstek (u borůvky rozdíl hodnot změřených na počátku a konci vegetační sezóny). Uhynul-li během výzkumu sledovaný jedinec nebo jeho sledovaná část, byli nahrazeni jinými, pokud jejich výměna nevnesla chybu do sběru dat. Na všech lokalitách probíhaly fenologické kontroly v týdenních intervalech (Suzuki a Kudo 1997) od počátku vegetační sezóny do ukončení poslední sledované fenologické fáze. Začátek růstové sezóny byl stanoven jako datum úplného odtání sněhové pokrývky na plochách.

Vaccinium myrtillus (fenologické fáze)

K v a l i t a t i v n í

- P1 - odtání sněhu
- P2 - rozpuštění prvního listového pupenu
- P3 - první viditelná blizna
- P4 - první opad koruny
- P5 - první zralý plod
- P6 - první změna barvy listu (alespoň 1/10)
- P7 - změna barvy posledního listu

K v a n t i t a t i v n í

- Q1 - počet květů
- Q2 - počet plodů
- Q3 - roční přírůstek

Calluna vulgaris (fenologické fáze)

K v a l i t a t i v n í

- P1 - odtání sněhu
- P2 - první květní pupen
- P3 - první viditelná blizna
- P4 - první zasychání koruny

K v a n t i t a t i v n í

- Q1 - počet květů
- Q2 - roční přírůstek

3.4 Statistické zpracování dat

Pro statistické zpracování dat byla použita mixed model ANOVA, kdy jedinec, plocha a lokalita byly považovány za náhodné (random) proměnné, zásah a čas za faktory s pevným efektem (fixed). Plocha a jedinec byli hierarchicky podřízeni (nested) interakci plocha (zásah \times lokalita). V závislosti na konkrétních datech nebyl v některých modelech použit jedinec, popř. plocha, protože data byla získána jen na úrovni ploch, resp. plochy nebyly zaznamenávány opakovaně v čase.

Jako test pro mnohonásobné porovnání průměrů po signifikantním výsledku ANOVy byl použit LSD test na $P = 0,05$. Pokud některé proměnné nevykazovaly normální rozdělení, byly před analýzou transformovány. Většinou byla použita logaritmičká transformace ($\log x + 1$). V grafech jsou uvedené průměry s příslušnými standardními chybami. Kvalitativní fenologie byla testována ze dvou hledisek - počátek a délka fáze. Délka fáze je určena nástupem fáze následující. Datum počátku a konce fází je vyjádřen jako počet dní od začátku roku. Výpočty byly provedeny v programu Statistica 10 (Statsoft Inc.)

4 Výsledky

4.1 Kvalitativní fenologické fáze

4.1.1 Brusnice borůvka

Kvalitativní fenologické odezvy borůvky k jednotlivým typům zásahů nebyly příliš výrazné. Většina statistických výstupů byla nesignifikantních, ale i přesto je z dat možno vyčíst jisté trendy. Zdá se, že jedním z hlavních faktorů ovlivňujících fyziologické pochody druhu je meziroční variabilita, popř. variabilita jednotlivých zkoumaných lokalit či ploch. Nástup, ukončení a trvání kvalitativních fází borůvky pod vlivem pozměněných faktorů shrnuje tab. 1.

Tabulka 1 Průměrné datum počátku, konce a doba trvání fází borůvky v jednotlivých letech pod vlivem zásahů. *Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).* U fáze P7 je zaznačen jen počátek, protože její ukončení a tudíž ani délka nebyly sledovány.

		T	Z	H	K
Počátek					
P1	2008	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)
	2009	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)
	2010	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)
	Celkový průměr	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)
P2	2008	137 (± 0,7)	137 (± 0,8)	136 (± 0,8)	138 (± 0,9)
	2009	130 (± 1,4)	132 (± 1,9)	129 (± 1,7)	131 (± 1,6)
	2010	134 (± 1,2)	134 (± 1,3)	134 (± 1,3)	135 (± 1,3)
	Celkový průměr	134 (± 0,7)	134 (± 0,8)	133 (± 0,8)	135 (± 0,8)
P3	2008	157 (± 0,8)	157 (± 0,8)	158 (± 0,7)	159 (± 0,9)
	2009	150 (± 1,8)	151 (± 2,4)	151 (± 1,7)	159 (± 2,0)
	2010	162 (± 0,6)	162 (± 1,1)	164 (± 2,2)	164 (± 1,3)
	Celkový průměr	157 (± 0,9)	157 (± 1,0)	156 (± 1,1)	161 (± 0,9)
P4	2008	166 (± 0,8)	165 (± 1,0)	169 (± 0,6)	168 (± 0,9)
	2009	163 (± 1,9)	164 (± 2,5)	162 (± 1,7)	169 (± 2,4)
	2010	170 (± 0,6)	170 (± 1,1)	171 (± 2,0)	172 (± 1,1)
	Celkový průměr	166 (± 0,8)	167 (± 1,0)	166 (± 1,0)	170 (± 0,9)
P5	2008	–	238 (± 0,0)	238 (± 0,0)	–
	2009	232 (± 2,8)	228 (± 2,2)	243 (± 0,0)	249 (± 0,0)
	2010	235 (± 2,8)	226 (± 2,1)	–	230 (± 1,5)
	Celkový průměr	234 (± 2,0)	227 (± 1,7)	241 (± 2,5)	232 (± 2,2)
P6	2008	203 (± 1,5)	203 (± 1,7)	199 (± 1,6)	204 (± 2,0)
	2009	216 (± 4,0)	213 (± 4,0)	198 (± 3,6)	211 (± 4,0)
	2010	210 (± 3,6)	212 (± 3,8)	207 (± 3,9)	210 (± 3,7)
	Celkový průměr	210 (± 1,9)	209 (± 1,9)	201 (± 1,8)	208 (± 1,9)
P7	2008	263 (± 2,2)	268 (± 1,8)	264 (± 2,0)	264 (± 2,0)
	2009	267 (± 1,5)	265 (± 1,3)	267 (± 1,3)	266 (± 1,3)
	2010	258 (± 1,9)	253 (± 2,4)	256 (± 1,4)	247 (± 2,8)
	Celkový průměr	263 (± 1,1)	262 (± 1,2)	262 (± 1,0)	259 (± 1,3)

		T	Z	H	K
Konec					
P1	2008	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)
	2009	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)
	2010	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)
	Celkový průměr	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)
P2	2008	191 (± 3,3)	189 (± 3,4)	184 (± 3,0)	194 (± 3,3)
	2009	191 (± 4,6)	191 (± 4,5)	180 (± 3,7)	201 (± 4,3)
	2010	185 (± 3,9)	179 (± 3,5)	193 (± 3,9)	197 (± 4,2)
	Celkový průměr	189 (± 2,3)	186 (± 2,2)	186 (± 2,1)	197 (± 2,3)
P3	2008	166 (± 0,9)	165 (± 1,0)	169 (± 0,6)	168 (± 0,9)
	2009	163 (± 1,9)	164 (± 2,5)	162 (± 1,7)	169 (± 2,4)
	2010	170 (± 0,6)	170 (± 1,1)	171 (± 2,0)	172 (± 1,1)
	Celkový průměr	166 (± 0,8)	167 (± 1,0)	166 (± 1,0)	170 (± 0,9)
P4	2008	204 (± 3,5)	206 (± 4,3)	213 (± 3,0)	210 (± 5,9)
	2009	224 (± 5,7)	213 (± 5,7)	198 (± 5,9)	214 (± 6,5)
	2010	218 (± 4,1)	216 (± 4,3)	216 (± 7,7)	203 (± 4,8)
	Celkový průměr	216 (± 2,7)	213 (± 2,8)	207 (± 3,5)	208 (± 3,3)
P5	2008	–	262 (± 16,5)	278 (± 0,0)	–
	2009	253 (± 5,7)	262 (± 4,5)	285 (± 0,0)	254 (± 0,0)
	2010	263 (± 5,6)	250 (± 1,8)	–	256 (± 2,4)
	Celkový průměr	259 (± 4,1)	253 (± 2,2)	282 (± 3,5)	255 (± 2,2)
P6	2008	263 (± 2,2)	268 (± 1,8)	264 (± 2,0)	264 (± 2,0)
	2009	267 (± 1,5)	265 (± 1,3)	267 (± 1,4)	266 (± 1,3)
	2010	258 (± 1,9)	253 (± 2,4)	256 (± 1,4)	247 (± 2,8)
	Celkový průměr	263 (± 1,1)	262 (± 1,2)	262 (± 1,0)	259 (± 1,3)
Délka					
P1	2008	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)
	2009	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)
	2010	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)
	Celkový průměr	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)
P2	2008	54 (± 3,3)	52 (± 3,5)	48 (± 3,0)	55 (± 3,4)
	2009	61 (± 4,7)	60 (± 4,7)	51 (± 3,5)	69 (± 4,7)
	2010	51 (± 3,9)	46 (± 3,3)	59 (± 3,8)	61 (± 4,4)
	Celkový průměr	55 (± 2,3)	52 (± 2,3)	53 (± 2,0)	62 (± 2,4)
P3	2008	9 (± 0,5)	8 (± 0,5)	11 (± 0,5)	9 (± 0,6)
	2009	13 (± 1,2)	13 (± 1,0)	10 (± 0,9)	11 (± 1,0)
	2010	8 (± 0,4)	8 (± 0,6)	8 (± 0,7)	8 (± 0,7)
	Celkový průměr	10 (± 0,5)	10 (± 0,5)	10 (± 0,5)	9 (± 0,5)
P4	2008	37 (± 3,3)	41 (± 4,1)	44 (± 2,8)	42 (± 5,6)
	2009	61 (± 6,8)	49 (± 6,2)	37 (± 6,1)	45 (± 6,9)
	2010	48 (± 3,8)	47 (± 4,3)	45 (± 7,3)	31 (± 4,3)
	Celkový průměr	49 (± 3,0)	46 (± 2,9)	41 (± 3,3)	39 (± 3,3)
P5	2008	–	24 (± 16,5)	40 (± 0,0)	–
	2009	22 (± 4,0)	34 (± 2,5)	42 (± 0,0)	5 (± 0,0)
	2010	28 (± 4,8)	24 (± 2,9)	–	25 (± 2,6)
	Celkový průměr	26 (± 3,4)	26 (± 2,5)	41 (± 1,0)	23 (± 3,0)
P6	2008	60 (± 2,6)	66 (± 2,4)	66 (± 2,5)	60 (± 2,4)
	2009	51 (± 4,1)	52 (± 4,0)	69 (± 3,9)	54 (± 3,8)
	2010	48 (± 3,7)	41 (± 3,4)	49 (± 3,5)	38 (± 2,7)
	Celkový průměr	53 (± 2,0)	53 (± 2,0)	61 (± 2,0)	51 (± 1,8)

Zásahy neměly průkazný vliv na rozvíjení prvních listových pupenů (P2) borůvky (tab. 2). Rozdíly v pučení jsou spíše meziroční (obr. 5a). Kontrolní plochy byly celkově asi o jeden až 2 dny opožděny (obr. 6a). Jednotlivé typy zásahů se významně měnily během let (tab. 2). Délka fáze se na plochách K se jen těsně nelišila od ploch Z a H (LDS test, $P = 0,05$), což je dáno tím, že se v posledním roce výzkumu plochy H chovaly jinak než roky předtím (obr. 9a). Přesto lze vidět, že na kontrolních plochách trvala fáze P2 nejdéle (obr. 10a).

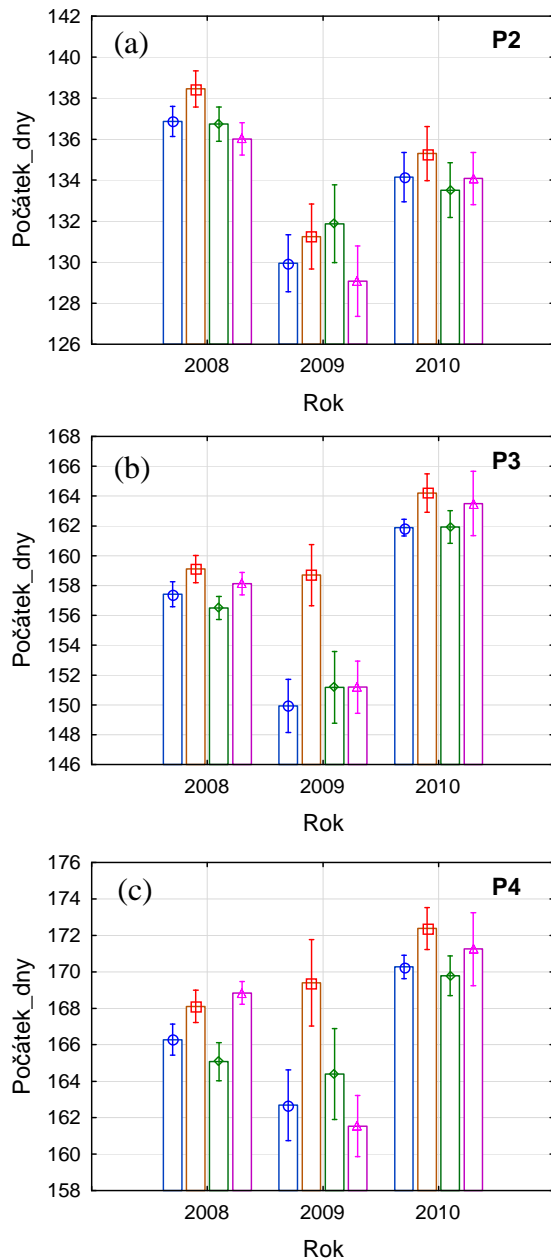
Tabulka 2 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku pučení listů borůvky pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Testované faktory	Počátek P2_B			Délka P2_B		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	0,33	0,804	3	1,88	0,162
rok	2	32,63	0,000*	2	8,74	0,000*
zásah×rok	6	0,47	0,832	6	3,69	0,001*
lokalita	2	18,13	0,000*	2	43,75	0,000*
plocha (zásah×lokalita)	54	7,19	0,000*	54	2,38	0,000*
jedinec (plocha×zásah×lokalita)	239	0,69	1,000	239	2,03	0,000*

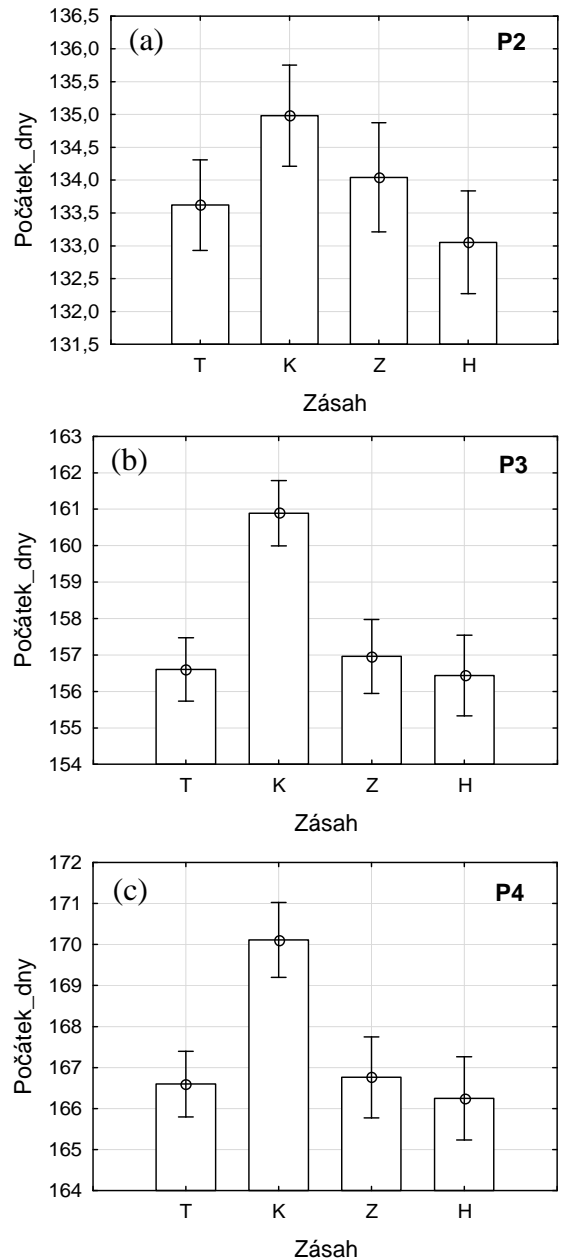
Začátek rozkvetu borůvky (P3) nebyl zásahy významně ovlivněn. Silně ale působil vliv ročních charakteristik a odlišnost zásahů v pohořích (tab. 3). Přesto v roce 2009 došlo ke značnému opoždění kvetení na kontrolních plochách. Ve zbylých letech rovněž začíná fáze P3 nejpozději na plochách K, ale se zanedbatelnými rozdíly od manipulovaných ploch (obr. 5b). Celkově začaly borůvky na K plochách kvést asi o 4 dny později (obr. 6b). Délka kvetení nebyla pozměněnými faktory dotčena. Významná byla interakce zásah×rok, chování zásahů se měnilo v letech (tab. 3). Největší změny byly pozorovány na plochách T a Z (obr. 9b). Celkově byla fáze nejkratší na K plochách, což znamená, že zde květy borůvky začaly nejdříve opadávat (obr. 10b).

Tabulka 3 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku kvetení borůvky pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Testované faktory	Počátek P3_B			Délka P3_B		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	2,04	0,117	3	0,98	0,404
rok	2	51,31	0,000*	2	19,87	0,000*
zásah×rok	6	1,70	0,122	6	2,50	0,023*
lokalita	2	1,56	0,217	2	7,95	0,001*
plocha (zásah×lokalita)	49	3,48	0,000*	49	1,36	0,069



Obrázek 5 Grafický výstup analýzy ANOVA pro počátek P2–P4 borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). ◻ zásah T, ◻ zásah Z, ◻ zásah H, ◻ zásah K.



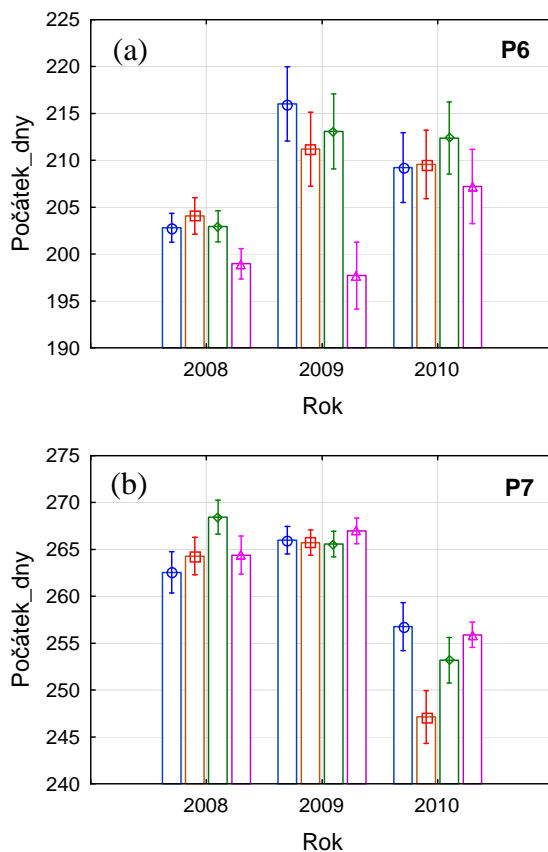
Obrázek 6 Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnný počátek P2–P4 borůvky pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

První opad květů borůvky (P4) nebyl simulovanými faktory ovlivněn, významnou měrou se na fenofázi podepsal vliv roku (tab. 4). Počátek fáze P4 poměrně věrně kopíruje počátek fáze P3 (obr. 5c). I celkový vliv zásahů na počátek P4 odráží situaci u P3 (obr. 6c). Délka fáze P4 nebyla zásahy ovlivněna. Signifikantní byla interakce zásah×rok (tab. 4). Odlišně se chovaly plochy K v roce 2010, kdy byla délka fáze extrémně krátká oproti zbylým zásahům. Výkyvy byly zaznamenány i u zásahu T (obr. 9c). Celkově fáze P4 trvala na bezzásahových plochách nejkratší dobu (obr. 10c).

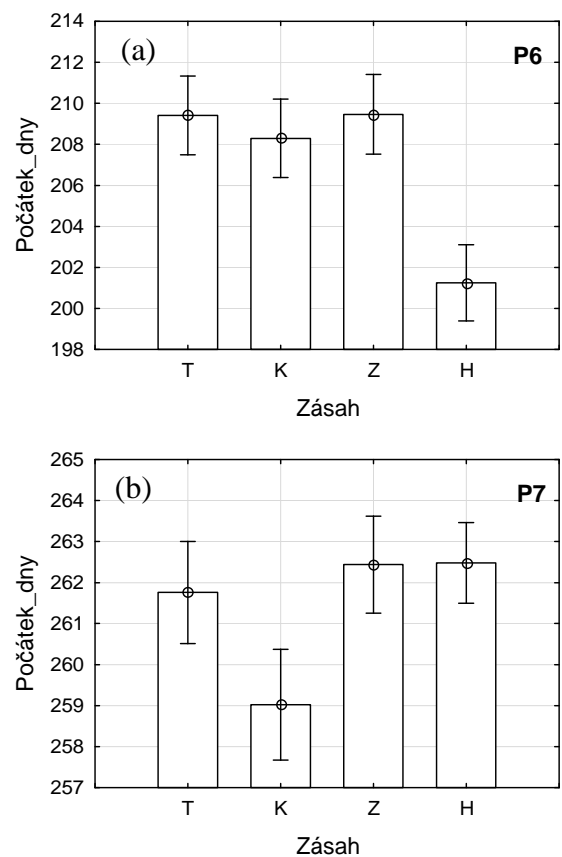
Tabulka 4 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku opadu květů borůvky pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Testované faktory	Počátek P4_B			Délka P4_B		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	1,29	0,285	3	1,38	0,255
rok	2	19,42	0,000*	2	11,54	0,000*
zásah×rok	6	1,79	0,101	6	2,30	0,035*
lokalita	2	1,37	0,262	2	111,02	0,000*
plocha (zásah×lokalita)	49	2,67	0,000*	49	2,07	0,000*

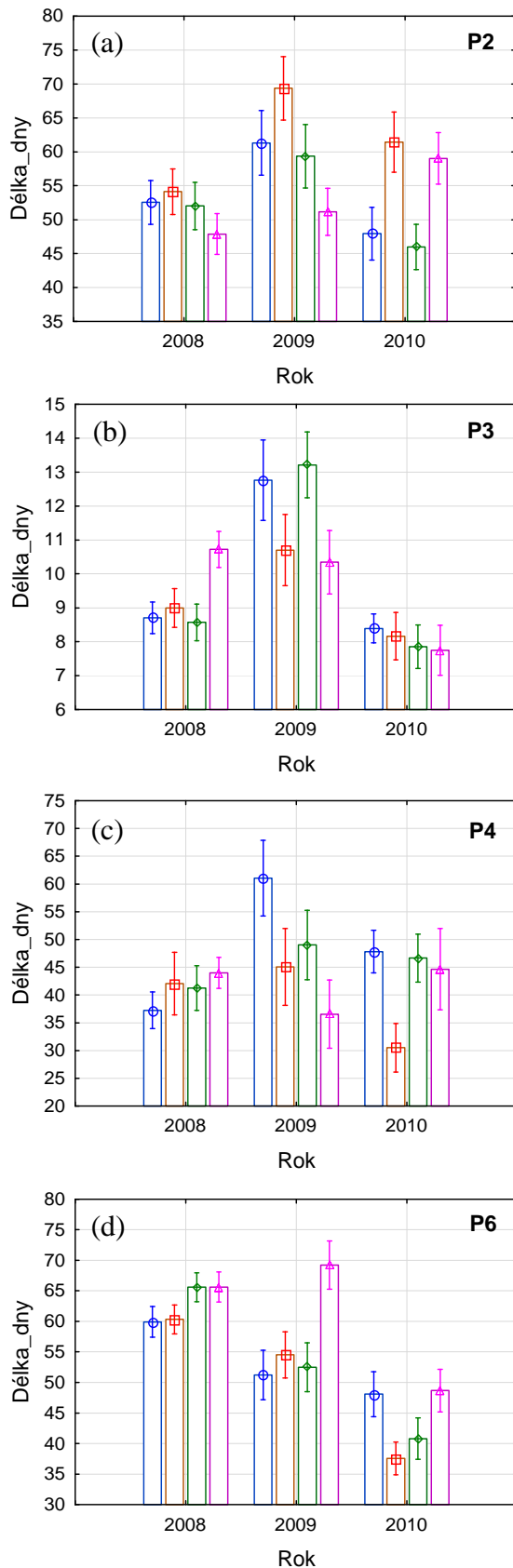
Fáze P5 borůvky, první zralý plod, nebyla statisticky testována, kvůli velmi nízkému n . Z tab. 1 lze vyčíst, že průměrně nejpozději začínala na H plochách, nejdříve na Z plochách. Délka trvání byla zhruba stejně dlouhá u všech zásahů, na H plochách byla nejdelší.



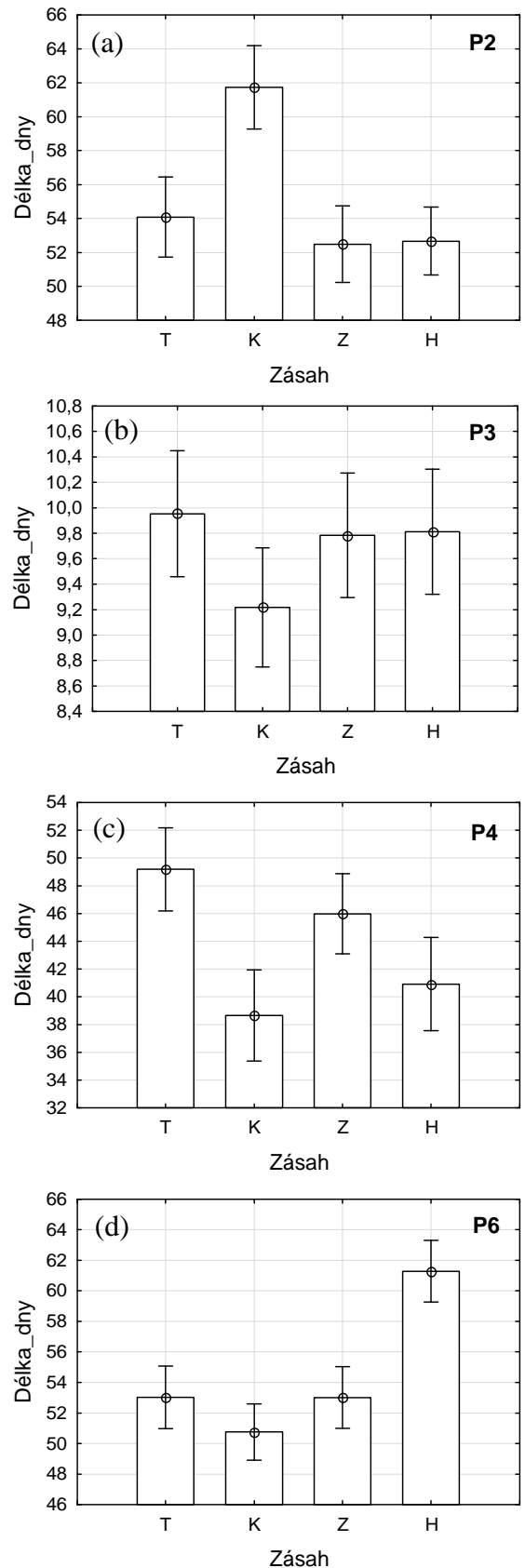
Obrázek 7 Grafický výstup analýzy ANOVA pro počátek P6–P7 borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). [Symboly: T (modrá kruh), Z (zelený čtverec), H (fialový čtverec), K (oranžový čtverec)]



Obrázek 8 Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnný počátek P6–P7 borůvky pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). [Symboly: T (modrá kruh), Z (zelený čtverec), H (fialový čtverec), K (oranžový čtverec)]



Obrázek 9 Grafický výstup analýzy ANOVA pro délku P2–P6 borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). ◻ zásah T, ◻ zásah Z, ◻ zásah H, ◻ zásah K.



Obrázek 10 Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnné trvání P2–P6 borůvky pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

Fenofáze první změna barvy listu (P6) byla jedinou kvalitativní fází borůvky, která byla signifikantně ovlivněna zásahy, a to v jejím nástupu i trvání (tab. 5). Nejvýznamnějším faktorem, který urychlil senescenci borůvky, byl zásah H. Obr. 7a zřetelně ukazuje, že hnojení každý rok fázi uspíšilo a že jeho působení bylo zásadnější než přirozené podmínky K ploch, od nichž byl očekáván hlavní vliv na stárnutí rostlin kvůli celkově nepříznivějšímu prostředí. Posun fáze na hnojených plochách je obzvláště viditelný v roce 2009. Celkově byla první známka senescence zaznamenána na H plochách s více než týdenním předstihem (obr. 8a). Zásah H se signifikantně lišil od zbylých zásahů i kontroly, plochy T, Z, K se mezi sebou vzájemně nelišily (LDS test, $P = 0,05$). Fáze nejdéle trvala při zásahu H, prodloužena byla zhruba o týden (obr. 10d). Z obr. 9d lze vyčíst silné působení meziroční variability na chování jednotlivých zásahů. Plochy T, Z a K se signifikantně lišily od ploch H (LDS test, $P = 0,05$).

Tabulka 5 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku první změny barvy listu borůvky pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Testované faktory	Počátek P6_B			Délka P6_B		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	4,38	0,008*	3	4,70	0,005*
rok	2	11,73	0,000*	2	45,85	0,000*
zásah×rok	6	2,42	0,025*	6	2,82	0,010*
lokalita	2	236,41	0,000*	2	122,03	0,000*
plocha (zásah×lokalita)	54	10,21	0,000*	54	5,05	0,000*
jedinec (plocha×zásah×lokalita)	240	0,19	1,000	240	0,34	1,000

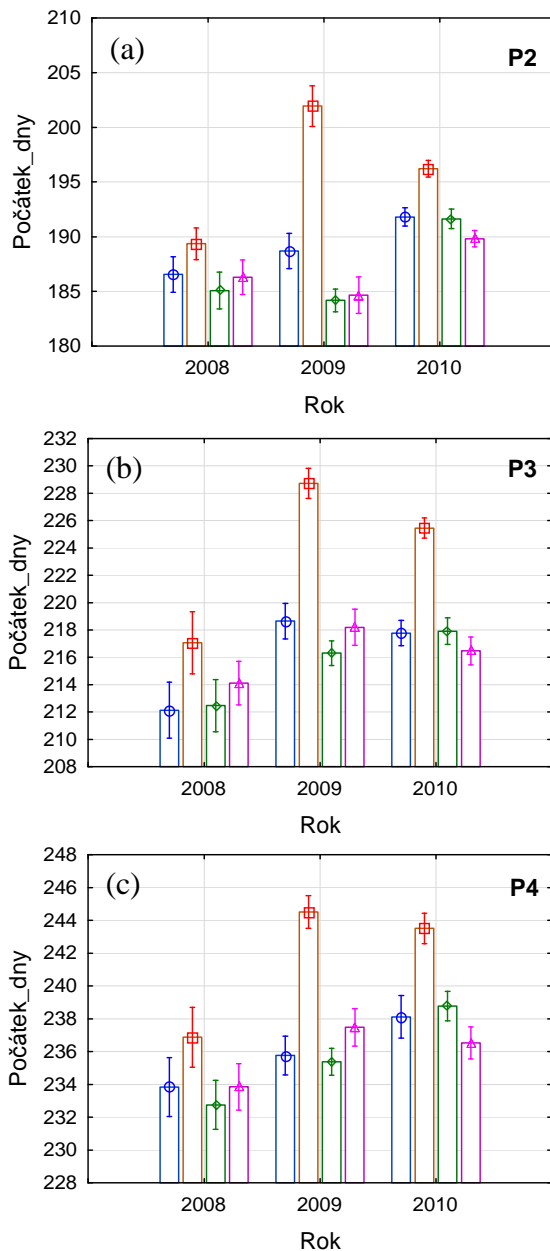
Poslední změna barvy listu (P7) borůvky nebyla zásahy změněna (tab. 6). Manipulované plochy se od sebe nijak výrazně nelišily, obzvláště v roce 2009 byl rozdíl mezi simulovanými faktory mizivý (obr. 7b). V posledním roce výzkumu ale došlo k prudkému poklesu u K, což se podepsalo i na celkovém vlivu jednotlivých zásahů na nástup fenofáze - jedinci z kontrolních ploch podlehlí úplné senescenci o pár dní dříve (obr. 8b).

Tabulka 6 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek změny barvy posledního listu borůvky pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$

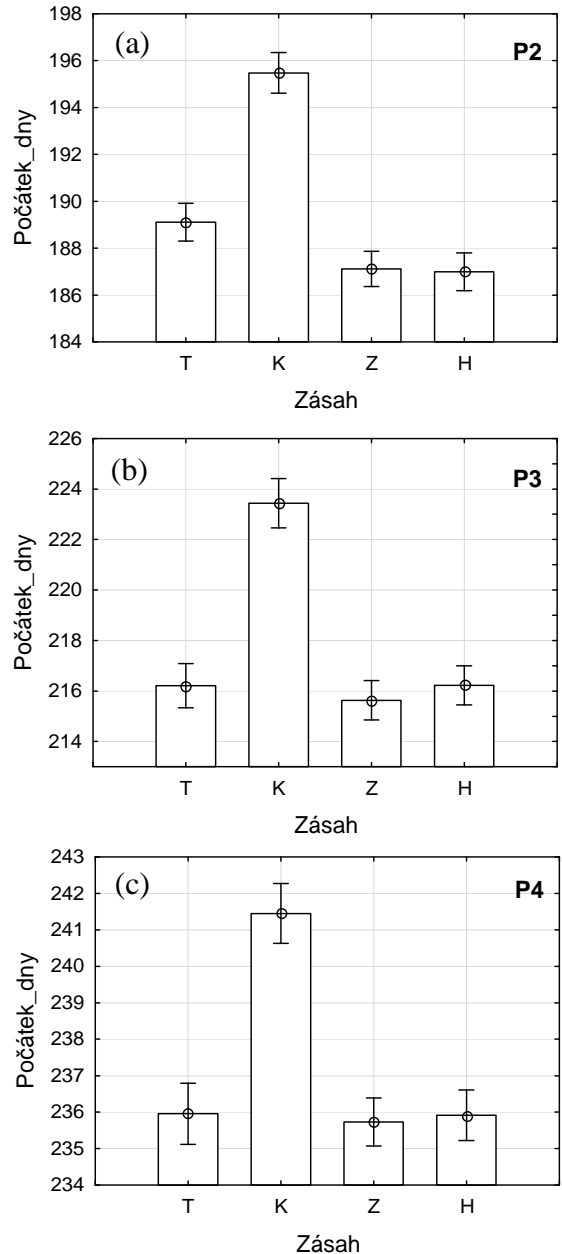
Testované faktory	Počátek P7_B		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	0,63	0,596
rok	2	59,90	0,000*
zásah×rok	6	2,87	0,009*
lokalita	2	7,81	0,001*
plocha (zásah×lokalita)	54	4,97	0,000*
jedinec (plocha×zásah×lokalita)	240	0,75	0,995

4.1.2 Vřes obecný

Vřes byl k pozměněným faktorům prostředí podstatně senzitivnější než borůvka. Počátek všech fenologických fází byl na kontrolních plochách signifikantně opožděn, což se projevilo i přes silný vliv meziroční variability. Nástup, ukončení a trvání kvalitativních fází vřesu pod vlivem pozměněných faktorů shrnuje tab. 7.



Obrázek 11 Grafický výstup analýzy ANOVA pro počátek P2–P4 vřesu pod vlivem zásahů v jednotlivých letech. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). ◻ zásah T, ◻ zásah Z, ◻ zásah H, ◻ zásah K.



Obrázek 12 Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnný počátek P2–P4 vřesu pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

Tabulka 7 Průměrné datum počátku, konce a doba trvání fází vřesu v jednotlivých letech pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). U fáze P4 je zaznačen jen počátek, protože její ukončení a tudíž ani délka nebyly sledovány.

		T	Z	H	K
Počátek					
P1	2008	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)
	2009	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)
	2010	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)
	Celkový průměr	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)	1 (± 0,0)
P2	2008	186 (± 1,6)	185 (± 1,7)	186 (± 1,6)	189 (± 1,4)
	2009	189 (± 1,6)	184 (± 1,0)	185 (± 1,7)	202 (± 1,8)
	2010	192 (± 0,8)	192 (± 0,9)	190 (± 0,7)	196 (± 0,7)
	Celkový průměr	189 (± 0,8)	187 (± 0,8)	187 (± 0,8)	195 (± 0,9)
P3	2008	212 (± 2,1)	212 (± 1,9)	214 (± 1,6)	217 (± 2,3)
	2009	219 (± 1,3)	216 (± 0,9)	218 (± 1,3)	229 (± 1,1)
	2010	218 (± 0,9)	218 (± 1,0)	216 (± 1,0)	225 (± 0,7)
	Celkový průměr	216 (± 0,9)	216 (± 0,8)	216 (± 0,8)	223 (± 1,0)
P4	2008	234 (± 1,8)	233 (± 1,5)	234 (± 1,4)	237 (± 1,9)
	2009	236 (± 1,2)	235 (± 0,8)	237 (± 1,1)	245 (± 1,0)
	2010	238 (± 1,3)	239 (± 0,9)	237 (± 1,0)	244 (± 0,9)
	Celkový průměr	236 (± 0,8)	236 (± 0,7)	236 (± 0,7)	241 (± 0,8)
Konec					
P1	2008	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)
	2009	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)
	2010	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)
	Celkový průměr	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)
P2	2008	212 (± 2,0)	212 (± 1,9)	214 (± 1,5)	217 (± 2,2)
	2009	218 (± 1,2)	216 (± 0,9)	218 (± 1,3)	229 (± 1,1)
	2010	217 (± 0,9)	218 (± 1,0)	216 (± 1,0)	224 (± 1,0)
	Celkový průměr	216 (± 0,9)	215 (± 0,8)	216 (± 0,7)	223 (± 1,0)
P3	2008	234 (± 1,8)	233 (± 1,5)	234 (± 1,4)	237 (± 1,8)
	2009	234 (± 1,2)	235 (± 0,8)	237 (± 1,1)	245 (± 1,0)
	2010	238 (± 1,3)	239 (± 0,9)	237 (± 1,0)	244 (± 0,9)
	Celkový průměr	236 (± 0,8)	236 (± 0,7)	236 (± 0,7)	241 (± 0,8)
Délka					
P1	2008	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)	116 (± 1,2)
	2009	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)	101 (± 0,2)
	2010	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)	114 (± 5,5)
	Celkový průměr	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)	110 (± 0,6)
P2	2008	25 (± 1,1)	27 (± 1,2)	28 (± 1,2)	28 (± 1,4)
	2009	30 (± 1,0)	32 (± 1,2)	33 (± 1,2)	27 (± 1,4)
	2010	26 (± 0,9)	26 (± 0,9)	26 (± 0,9)	28 (± 1,0)
	Celkový průměr	27 (± 0,6)	28 (± 0,7)	29 (± 0,6)	27 (± 0,7)
P3	2008	22 (± 1,0)	20 (± 1,2)	20 (± 1,1)	20 (± 1,1)
	2009	17 (± 0,7)	19 (± 0,7)	19 (± 0,7)	16 (± 0,7)
	2010	20 (± 1,0)	21 (± 0,8)	20 (± 0,6)	18 (± 0,8)
	Celkový průměr	20 (± 0,5)	20 (± 0,5)	20 (± 0,5)	18 (± 0,6)

Zásahy měly průkazný vliv na nástup fáze P2 (první květní pupen), významnou měrou se na tvorbě květů podílely i odlišné roční charakteristiky (tab. 8). Plochy T, Z a H se od sebe neodlišovaly, ale všechny tři se lišily od ploch K (LSD test, $P = 0,05$). Kontrolní plochy výrazně zaostávaly v nástupu fáze za ostatními typy zásahů, což bylo možno nejlépe pozorovat v roce 2009 (obr. 11a). Celkově byl počátek tvorby květních pupenů opožděn asi o týden (obr. 12a). Délka fáze nebyla signifikantně ovlivněna manipulativními zásahy, vliv zásahu se meziročně měnil (tab. 8). Délka fáze nevykazovala žádný časový trend v reakci na zásahy (obr. 13a). Doba mezi rozpuštěm květu a kvetením byla jednotlivými faktory v podstatě neovlivněna (obr. 14a).

Tabulka 8 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku pučení květních pupenů vřesu pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Testované faktory	Počátek P2_V			Délka P2_V		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	15,32	0,000*	3	1,56	0,208
rok	2	26,15	0,000*	2	12,66	0,000*
zásah×rok	6	9,54	0,000*	6	3,49	0,002*
lokalita	2	51,70	0,000*	2	6,20	0,004*
plocha (zásah×lokalita)	54	3,09	0,000*	54	1,64	0,003*

První viditelná blizna (P3) se na plochách T, Z a H objevila dříve než na jedincích z plochy K, tento rozdíl je statisticky vysoce průkazný (tab. 9). K plochy se liší od ploch T, Z, H (LSD test, $P = 0,05$). Kontrolní plochy byly viditelně opožděny oproti zásahům s teplotní manipulací (obr. 11b), celkově byl nástup fáze P3 na K plochách zpomalen asi o týden, zásahy T, Z, H se mezi sebou nijak nelišily (obr. 12b). Délka kvetení nebyla zásahy signifikantně pozměněna, na K plochách byla většinou nejkratší, T, Z a H zásahy působily dosti podobně, T a K plochy nejvíce kolísaly v letech (obr. 13b). Celkově byla na K plochách délka kvetení kratší asi o 1–2 dny (obr. 14b).

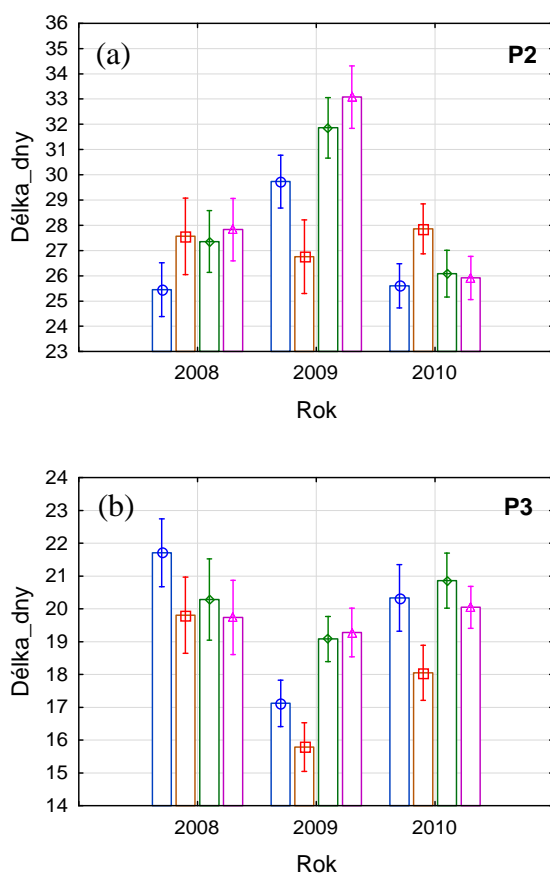
Tabulka 9 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek a délku kvetení vřesu pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Testované faktory	Počátek P3_V			Délka P3_V		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	9,36	0,000*	3	0,98	0,410
rok	2	30,76	0,000*	2	7,02	0,001*
zásah×rok	6	1,94	0,072	6	1,08	0,372
lokalita	2	38,81	0,000*	2	2,84	0,067
plocha (zásah×lokalita)	54	3,33	0,000*	54	2,29	0,000*

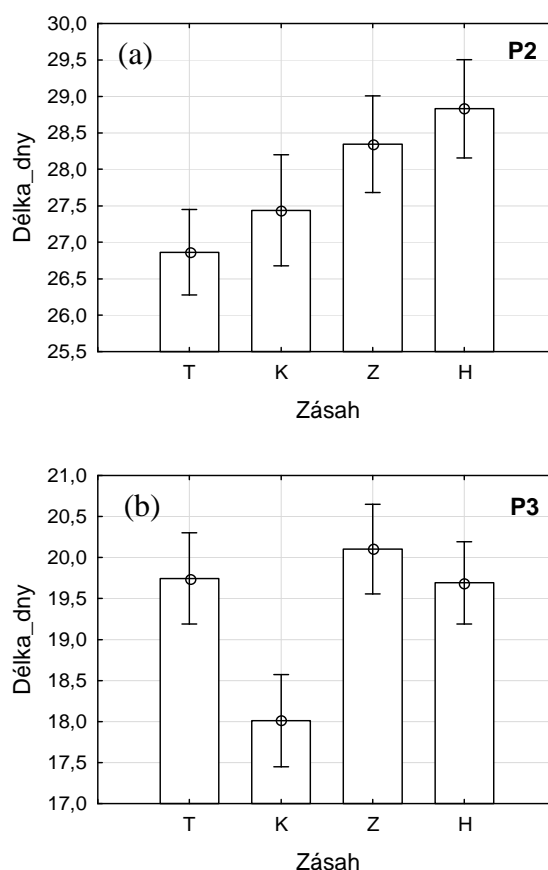
Odkvétání vřesu (P4) bylo zásahy průkazně ovlivněno (tab. 10), nastalo dříve na teplotně ošetřených plochách, K plochy vykazovaly pozdější nástup fáze P4 (obr. 11c). T, Z a H plochy se od sebe neodlišovaly, všechny se však lišily od K (LSD test, $P = 0,05$). Na kontrolních plochách bylo odkvétání oddáleno asi o 5 dnů oproti plochám s manipulovanými faktory prostředí (obr. 12c).

Tabulka 10 Výsledky analýzy ANOVA pro počátek odkvétání vřesu pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Testované faktory	Počátek P4_V		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	5,14	0,003*
rok	2	24,68	0,000*
zásah×rok	6	1,99	0,065
lokalita	2	24,32	0,000*
plocha (zásah×lokalita)	54	5,13	0,000*



Obrázek 13 Grafický výstup analýzy ANOVA pro délku P2–P3 vřesu pod vlivem zásahů v jednotlivých letech. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). ◻ zásah T, ◻ zásah Z, ◻ zásah H, ◻ zásah K.



Obrázek 14 Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnnou délku P2–P3 vřesu pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

4.2 Kvantitativní fenologické fáze

4.2.1 Brusnice borůvka

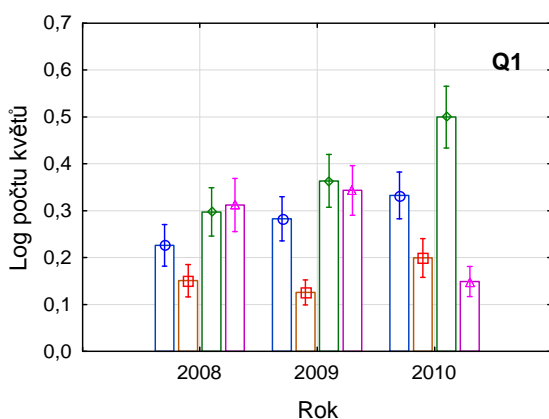
Počet květů, počet plodů a velikost přírůstku

Souhrnné údaje o množství květů borůvky (Q1) jsou obsaženy v tab. 11. Počet květů na plochách ošetřených různými typy zásahů se meziročně lišil. Celkové množství květů v jednotlivých zásazích mělo v letech spíše vzrůstající tendenci. Rok 2010 byl výjimečný nejvyšším množstvím květů za všechny sezóny, což ale neplatilo pro plochy H, kde množství květů poslední rok dramaticky pokleslo, zatímco na ostatních plochách byl počet květů podstatně vyšší než v předchozích sezónách. Plochy Z se vyznačovaly nejvyšším absolutním i relativním množstvím květů (tab. 11).

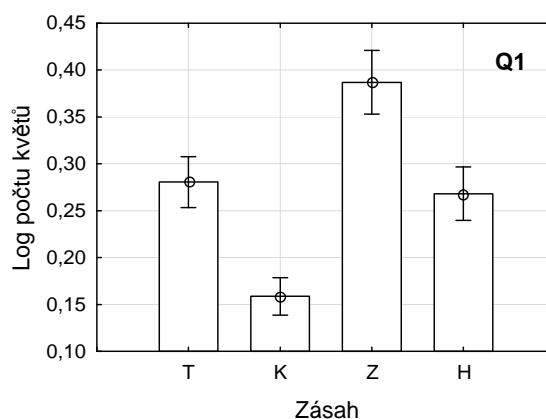
Tabulka 11 Celkový počet květů borůvky a průměrný počet květů borůvky na všechny jedince a na všechny kvetoucí jedince v jednotlivých letech pod vlivem zásahů. *Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).*

		T	Z	H	K
Počet	2008	141	225	268	77
	2009	170	292	268	45
	2010	208	551	64	132
	Celkem	519	1 068	600	254
Průměr na jedince	2008	1,88 (± 0,5)	3,00 (± 0,8)	3,57 (± 0,8)	1,03 (± 0,3)
	2009	2,27 (± 0,5)	3,89 (± 0,9)	3,57 (± 0,9)	0,60 (± 0,1)
	2010	2,77 (± 0,5)	7,35 (± 1,6)	0,85 (± 0,2)	1,76 (± 0,6)
	Průměr	2,31 (± 0,3)	4,75 (± 0,7)	2,67 (± 0,4)	1,13 (± 0,2)
Průměr na kvetoucí jedince	2008	5,88 (± 1,1)	8,03 (± 1,8)	10,72 (± 1,8)	3,85 (± 0,9)
	2009	5,86 (± 0,8)	8,85 (± 1,6)	7,66 (± 1,7)	2,25 (± 0,3)
	2010	6,30 (± 0,9)	13,11 (± 2,6)	3,20 (± 0,5)	5,50 (± 1,7)
	Průměr	6,03 (± 0,5)	10,37 (± 1,3)	7,50 (± 1,0)	3,97 (± 0,7)

Počet květů byl signifikantně ovlivněn simulovanými zásahy. Průkazný vliv měla i interakce zásah×rok (tab. 12). Na plochách T a Z je v letech znatelná stoupající produkce květů. Plochy H v prvních dvou letech spíše stagnovaly, ale poslední rok došlo k prudkému poklesu. Plochy K se v čase neměnily (obr. 15). Signifikantně se od sebe tedy lišily Z a K, mezi ostatními rozdíl nebyl (LSD test, $P = 0,05$). Celkově byly K plochy na květy nejméně bohaté (obr. 16).



Obrázek 15 Grafický výstup analýzy ANOVA pro množství květů borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). ◻ zásah T, ◻ zásah Z, ◻ zásah H, ◻ zásah K.



Obrázek 16 Grafický výstup analýzy ANOVA pro souhrnné množství květů borůvky pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

Tabulka 12 Výsledky analýzy ANOVA pro počet květů a přírůstek borůvky pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Testované faktory	Počet květů_B			Přírůstek_B		
	df	F-ratio	P-value	df	F-ratio	P-value
zásah	3	2,85	0,046*	3	3,00	0,038*
rok	2	2,16	0,115	1	0,01	0,914
zásah×rok	6	6,92	0,000*	3	1,53	0,206
lokalita	2	1,03	0,365	2	12,16	0,000*
plocha (zásah×lokalita)	54	2,58	0,000*	54	1,93	0,000*
jedinec (plocha×zásah×lokalita)	240	3,16	0,000*	237	1,20	0,076

Počet plodů (Q2) nebyl statisticky testován z důvodu nízkého n . Informace o množství plodů jsou shrnuty v tab. 14., nejvyšší produkce plodů byla zaznamenána na plochách Z, nejnižší na plochách H. Nejvyšší úspěšnost tvorby plodů na množství produkovaných květů byla překvapivě zaznamenána na plochách K, které byly o více než 2 % produktivnější než druhá neúspěšnější plocha (Z) a přibližně 14% rozdíl dělil plochu K od nejméně produktivní plochy H (tab. 13).

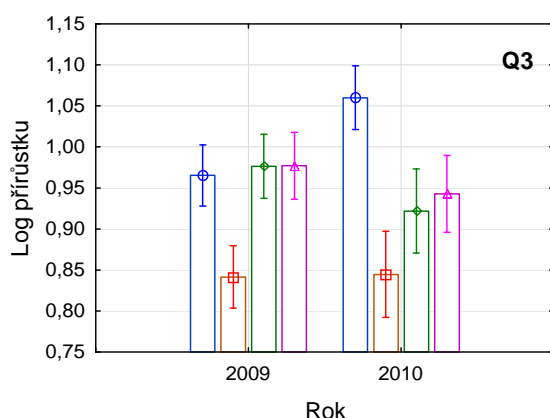
Tabulka 13 Podíl dozrálých plodů borůvky z celkového počtu nasazených květů v různých typech zásahů a jednotlivých letech (%)

	T	Z	H	K
2008	1,42	0,44	0,00	2,60
2009	5,88	7,88	0,37	2,22
2010	19,23	17,42	0,00	24,24
Průměr	10,02	11,14	0,17	13,78

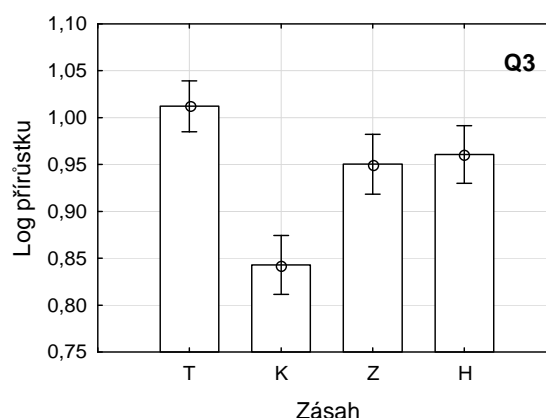
Tabulka 14 Celkový počet plodů borůvky a průměrný počet plodů borůvky na všechny jedince a na všechny plodící jedince v jednotlivých letech pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

		T	Z	H	K
Počet	2008	2	1	0	2
	2009	10	23	1	1
	2010	40	95	0	32
	Celkem	52	119	1	35
Průměr na jedince	2008	0,03 (± 0,0)	0,01 (± 0,0)	0,00 (± 0,0)	0,03 (± 0,0)
	2009	0,13 (± 0,1)	0,31 (± 0,1)	0,01 (± 0,0)	0,01 (± 0,0)
	2010	0,53 (± 0,2)	1,27 (± 0,4)	0,00 (± 0,0)	0,43 (± 0,2)
	Průměr	0,23 (± 0,1)	0,50 (± 0,2)	0,00 (± 0,0)	0,15 (± 0,1)
Průměr na plodící jedince	2008	1,00 (± 0,0)	1,00 (± 0,0)	0,00 (± 0,0)	2,00 (± 0,0)
	2009	1,43 (± 0,3)	4,60 (± 1,1)	1,00 (± 0,0)	1,00 (± 0,0)
	2010	3,33 (± 0,6)	5,94 (± 1,7)	0,00 (± 0,0)	3,20 (± 1,0)
	Průměr	2,48 (± 0,4)	5,41 (± 1,2)	1,00 (± 0,0)	2,92 (± 0,9)

Přírůstky borůvky (Q2) jsou shrnuty v tab. 15. Pro rok 2008 data chybí z důvodu metodické chyby. Zásahy měly signifikantní vliv na velikost přírůstku (tab. 12). Podmínky na kontrolních plochách byly pro vegetativní růst borůvky nejméně příhodné (obr. 17). Nejvýraznější rozdíl byl zjištěn mezi zásahy T a K (obr. 18). Plochy T, Z a H se mezi sebou vzájemně nelišily, ale všechny se lišily od K (LSD test, $P = 0,05$). Do výpočtů nebyly zahrnuty záporné hodnoty přírůstků naměřené u borůvky, jednalo se celkem o 84 měření, pro rok 2009 T (11), Z (10), H (12), K (13), pro rok 2010 T (3), Z (11), H (9), K (15).



Obrázek 17 Grafický výstup analýzy ANOVA pro přírůstek borůvky pod vlivem zásahů v jednotlivých letech. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). \square zásah T, \square zásah Z, \square zásah H, \square zásah K. V grafech nejsou zahrnuty záporné hodnoty přírůstku.



Obrázek 18 Grafický výstup analýzy ANOVA pro přírůstek borůvky pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). V grafech nejsou zahrnuty záporné hodnoty přírůstku.

Tabulka 15 Velikost přírůstku borůvky v jednotlivých letech pod vlivem zásahů. *Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).*

	T	Z	H	K
2009	10,84 (± 0,9)	11,53 (± 1,0)	10,82 (± 0,9)	8,16 (± 0,8)
2010	13,52 (± 1,0)	10,87 (± 0,8)	10,98 (± 0,9)	8,32 (± 0,7)
Celkový průměr	12,20 (± 0,7)	11,20 (± 0,6)	10,90 (± 0,6)	8,24 (± 0,5)

4.2.2 Vřes obecný

Počet květů a velikost přírůstku

Údaje o produkci květů vřesu (Q1) shrnuje tab. 16. V roce 2010 byl na teplotně ovlivněných plochách (T, Z, H) zjištěn nejvyšší počet květů ze všech sledovaných sezón a dosahoval dokonce více než dvojnásobku počtu květů za obě předchozí sezóny dohromady. Nejvyšší množství květů bylo zaznamenáno na plochách ošetřených zásahem Z, na druhém místě zásahem H. Kontrolní plochy byly celkově na množství květů nejchudší (tab. 16).

Tabulka 16 Celkový počet květů vřesu a průměrný počet květů vřesu na všechny jedince a na všechny kvetoucí jedince v jednotlivých letech pod vlivem zásahů. *Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).*

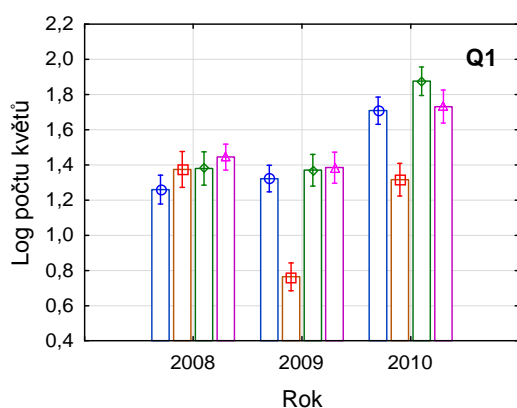
		T	Z	H	K
Počet	2008	3 182	5 164	4 237	5 919
	2009	3 465	4 792	4 940	1 226
	2010	8 524	12 891	11 612	4 646
	Celkem	15 171	22 847	20 789	11 791
Průměr na jedince	2008	43,00 (± 6,8)	68,85 (± 9,9)	57,26 (± 7,9)	78,92 (± 11,1)
	2009	46,82 (± 6,8)	63,89 (± 8,6)	66,76 (± 10,0)	16,35 (± 2,8)
	2010	113,65 (± 15,9)	171,88 (± 26,5)	154,83 (± 25,2)	61,95 (± 9,9)
	Průměr	68,03 (± 6,6)	101,54 (± 10,4)	93,22 (± 9,9)	52,40 (± 5,3)
Průměr na kvetoucí jedince	2008	52,16 (± 7,8)	84,65 (± 11,2)	63,24 (± 8,4)	102,05 (± 12,8)
	2009	51,72 (± 7,3)	76,06 (± 9,5)	76,00 (± 10,9)	24,04 (± 3,7)
	2010	118,39 (± 16,3)	181,56 (± 27,6)	175,94 (± 27,7)	76,16 (± 11,5)
	Průměr	75,86 (± 7,1)	117,16 (± 11,6)	104,99 (± 10,9)	69,36 (± 6,5)

Manipulované podmínky prostředí měly průkazný vliv na množství květů vřesu (tab. 17). Signifikantní byla i interakce zásah×rok, která je způsobena odlišným chováním kontroly i ostatních zásahů. Kontrola ve druhém roce prudce poklesla a pokles se udržoval i třetí rok, zatímco u ostatních zásahů byla ve druhém roce patrná

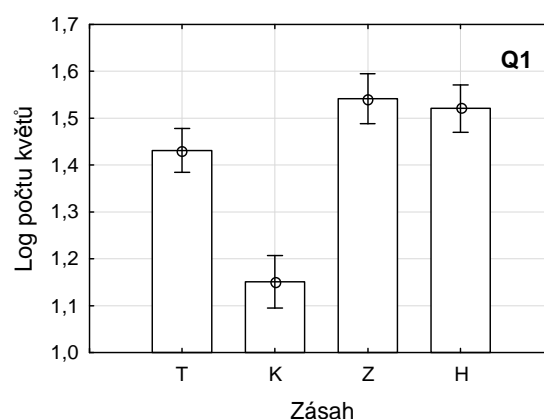
stagnace a ve třetím roce vzestup. V roce 2008 se množství květů mezi plochami příliš nelišilo (obr. 19). Celkově nejnižší produkce květů byla zaznamenána na plochách K (obr. 20). Průměrně se zásahy T, Z a H od sebe nelišily, ale všechny se lišily od kontroly (LSD test, $P = 0,05$).

Tabulka 17 Výsledky analýzy ANOVA pro počet květů a přírůstek vřesu pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Testované faktory	Počet květů_V			Přírůstek_V		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	3,84	0,014*	3	11,45	0,000*
rok	2	41,08	0,000*	1	5,43	0,020*
zásah×rok	6	5,62	0,000*	3	0,34	0,798
lokalita	2	9,05	0,000*	2	0,46	0,632
plocha (zásah×lokalita)	54	3,39	0,000*	54	4,35	0,000*
jedinec (plocha×zásah×lokalita)	240	1,5	0,000*	238	1,41	0,003*



Obrázek 19 Grafický výstup analýzy ANOVA pro množství květů vřesu pod vlivem zásahů v jednotlivých letech. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). □ zásah T, □ zásah Z, □ zásah H, □ zásah K.

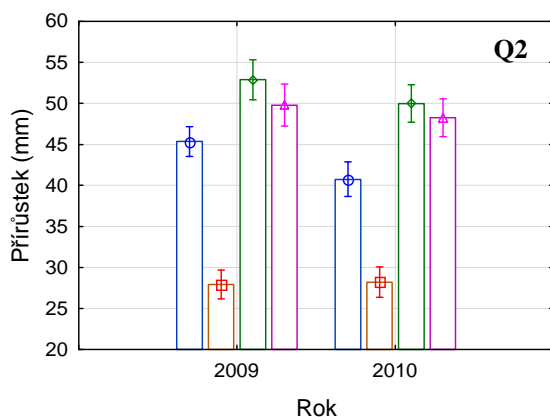


Obrázek 20 Grafický výstup analýzy ANOVA pro množství květů vřesu pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

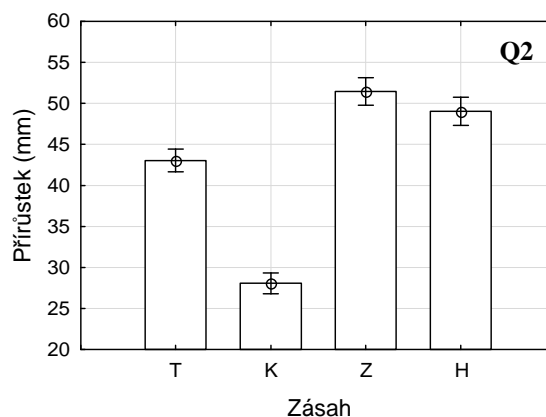
Hodnoty přírůstku vřesu (Q2) jsou uvedeny v tab. 18. Pro rok 2008 data chybí z důvodu metodické chyby. Zásahy měly významný signifikantní vliv na velikost přírůstku (tab. 17). Během sledovaných dvou let se přírůstky u shodných typů zásahů příliš nelišily, na kontrolních plochách byly podstatně nižší než na ostatních plochách (obr. 21). Jednotlivé zásahy T, Z, H se mezi sebou vzájemně nelišily, ale všechny se lišily od K (LSD test, $P = 0,05$). Celkově byly přírůstky nejvyšší na Z a H plochách, nejnižší na K (obr. 22).

Tabulka 18 Velikost přírůstku vřesu v jednotlivých letech pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

Přírůstek_V	T	Z	H	K
2009	45,15 (± 1,7)	51,63 (± 2,1)	49,22 (± 2,2)	30,88 (± 1,5)
2010	40,73 (± 1,7)	49,79 (± 2,0)	47,83 (± 2,0)	28,77 (± 1,5)
Celkový průměr	42,90 (± 1,2)	50,69 (± 1,5)	48,52 (± 1,5)	29,78 (± 1,0)



Obrázek 21 Grafický výstup analýzy ANOVA pro přírůstek vřesu pod vlivem zásahů v jednotlivých letech. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). o zásah T, x zásah Z, x zásah H, x zásah K.



Obrázek 22 Grafický výstup analýzy ANOVA pro přírůstek vřesu pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

4.3 Poměr kvetoucích jedinců

Při zpracování výsledků jsme zjišťovali rovněž vztah mezi zásahy a množstvím kvetoucích jedinců borůvky i vřesu srovnáním podílů kvetoucích jedinců z celku. V tab. 19 je uvedeno, kolik jedinců vykvetlo během sledovaných let na různých plochách.

Tabulka 19 Počet kvetoucích jedinců borůvky a vřesu v jednotlivých letech pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

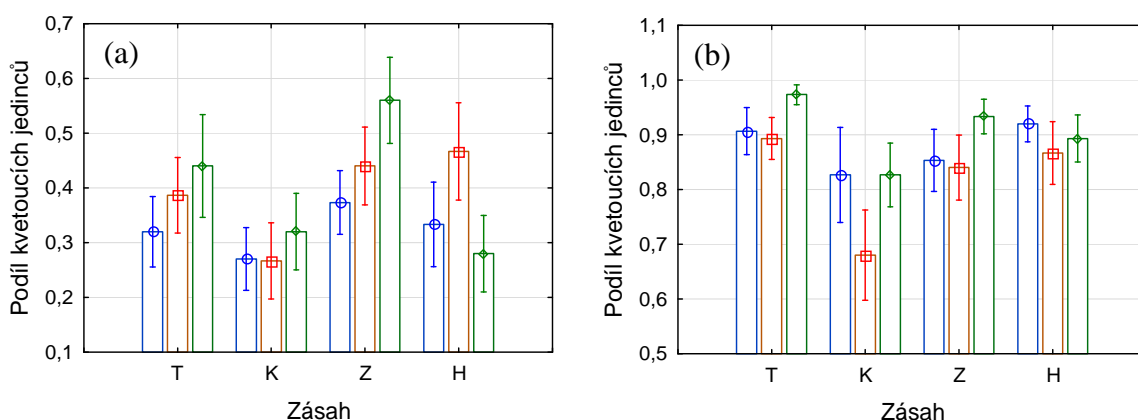
	Borůvka				Vřes			
	T	Z	H	K	T	Z	H	K
2008	24	28	25	20	61	61	67	58
2009	29	33	35	20	67	63	65	51
2010	33	42	20	24	72	71	66	61
Celkem	86	103	80	64	200	195	198	170

Reakce druhů se od sebe lišily. Zatímco na borůvku neměly manipulované faktory signifikantní vliv, vřes byl zásahy ovlivněn. U borůvky se typy zásahů meziročně lišily (tab. 20). Během let se množství kvetoucích jedinců borůvky spíše zvyšovalo, jinak tomu bylo u ploch H, kde došlo v posledním roce k poklesu. Kontrolní plochy měly relativně nízké množství kvetoucích jedinců, ale pouze v roce 2008 a 2009, v roce 2010 byl počet srovnatelný s H. (obr. 23a). Celkově na plochách K vykvetlo nejméně jedinců (obr. 24a).

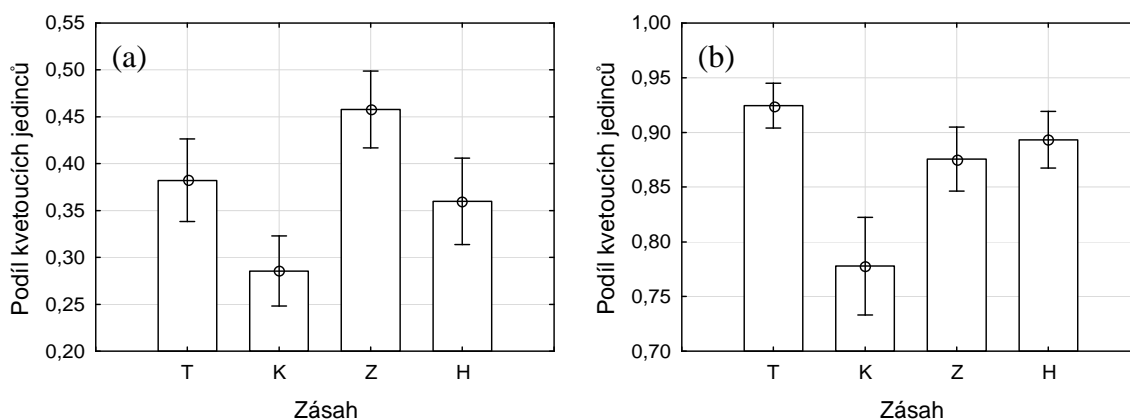
Počet kvetoucích jedinců vřesu byl zásahy signifikantně ovlivněn (tab. 20). Ve všech sledovaných sezónách kvetlo na K plochách ve srovnání s ostatními typy zásahů nejméně jedinců (obr. 23b). Zásahy T, Z, H se mezi sebou vzájemně nelišily, všechny se však lišily od K (LSD test, $P = 0,05$). Obr. 24b ukazuje celkový rozdíl kvetoucích jedinců na různých plochách, kdy na plochách K vykvetlo oproti ostatním zásahům o cca 10–15 % jedinců méně.

Tabulka 20 Výsledky analýzy ANOVA pro podíl kvetoucích jedinců borůvky a vřesu z celku pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

Podíl kvetoucích jedinců Testované faktory	Borůvka			Vřes		
	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	1,46	0,235	3	3,01	0,038*
rok	2	2,83	0,063	2	3,72	0,027*
zásah×rok	6	2,21	0,047*	6	0,72	0,632
lokalita	2	3,39	0,041*	2	5,80	0,005*
plocha (zásah×lokalita)	54	4,30	0,000*	54	1,91	0,002*



Obrázek 23 Grafický výstup analýzy ANOVA pro podíl kvetoucích jedinců borůvky (a) a vřesu (b) z celku v jednotlivých letech pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). □ rok 2008, □ rok 2009, ◊ rok 2010.



Obrázek 24 Grafický výstup analýzy ANOVA pro podíl kvetoucích jedinců borůvky (a) a vřesu (b) z celku pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

4.4 Délka sezónní aktivity

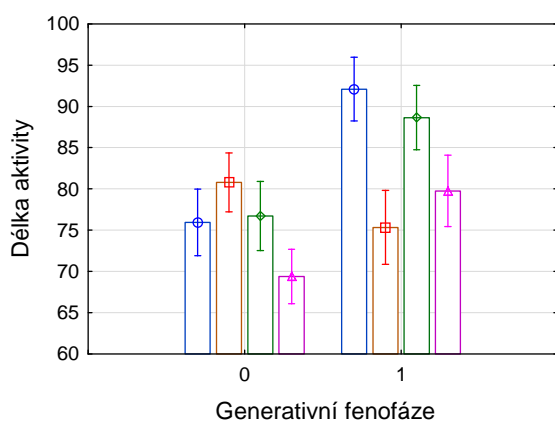
Délka sezónní aktivity byla zjišťována pouze pro borůvku, neboť jen u tohoto druhu byla sledována senescentní fáze (P6). Délka sezónní aktivity je uváděna jako počet dní od první fenologické fáze, kdy se započala fyziologická aktivita (tj. P2), do prvního zaznamenání senescentní fáze (tj. P6).

Tabulka 21 Výsledky analýzy ANOVA pro délku sezónní aktivity borůvky pod vlivem testovaných faktorů. * $P < 0,05$.

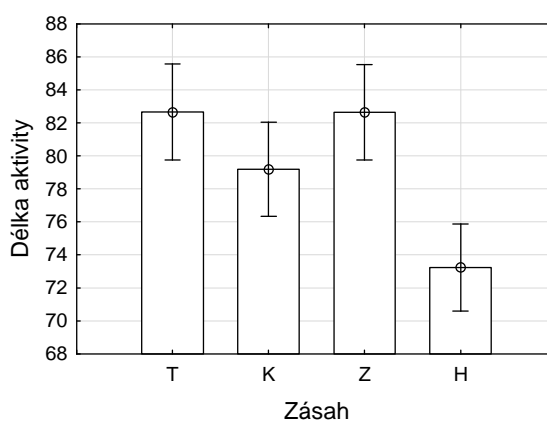
Testované faktory	<i>df</i>	<i>F-ratio</i>	<i>P-value</i>
zásah	3	14,97	0,000*
generativní fenofáze	1	4,79	0,029*
zásah×generativní fenofáze	3	2,78	0,041*
lokalita	2	1316,29	0,000*
rok	1	40,90	0,000*

Na délku vegetační aktivity borůvky působily průkazně všechny testované faktory. Vliv zásahu byl vysoce signifikantní, délka sezónní aktivity byla ovlivněna i nástupem nebo absencí generativní fenofáze (tab. 21). Z obr. 25 je patrné, nehledě na typ zásahu, že u jedinců, kteří nevstoupili do generativní fáze, byla délka vegetační aktivity kratší (asi o 2 týdny). U kvetoucích jedinců byla růstová sezóna výrazně prodloužena díky manipulovaným faktorům, a to o cca 17 dní (T), 12 dní (Z) a 11 dní (H). U K ploch k prodlužování aktivity nedocházelo, spíše se chovaly opačně a kvetoucí

jedinci zkracovali vegetační sezónu. Rozdíl mezi skleníkovými a kontrolními plochami byl signifikantní. V rámci zásahu se od sebe průkazně lišily T 0–1 a Z 0–1. Rozdíly H 0–1 a K 0–1 nebyly statisticky průkazné (LSD test, $P = 0,05$). Při celkovém srovnání délky aktivity borůvky pod vlivem jednotlivých typů zásahů jsme zjistili, že výrazně nejkratší vegetační aktivita probíhala na plochách ošetřených zásahem H (obr. 26). Zásahy T a Z se mezi sebou nelišily, jinak se lišily všechny zásahy od všech (LSD test, $P = 0,05$).



Obrázek 25 Grafický výstup analýzy ANOVA pro délku aktivity borůvky pod vlivem zásahů a generativní fenofáze. 0–absence generativní fenofáze, 1–proběhlá generativní fenofáze. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K). □ ○



Obrázek 26 Grafický výstup analýzy ANOVA pro délku aktivity borůvky pod vlivem zásahů. Typy zásahů: pouze zahřívání (T), zahřívání + zalévání (Z), zahřívání + hnojení (H), kontrola (K).

5 Diskuze

Tříletý výzkum probíhající v alpínských ekosystémech potvrdil, že základním omezujícím faktorem pro růst a prosperování keříčků jsou zejména klimatické faktory (nízká teplota) a omezený přísun živin. Nejvýznamnější rozdíly byly pozorovány mezi kontrolními plochami a plochami s nainstalovanými skleníčky. Jednotlivé zásahy s teplotní manipulací (T, Z, H) se od sebe většinou nelišily. Fenologické reakce rostlin k pozměněným faktorům prostředí byly druhově závislé. Borůvka nevykazovala, až na fázi senescence, žádné průkazné odezvy na manipulované zásahy v kvalitativní fenologii, kvantitativní fenologické fáze však ovlivněny byly. Vřes se ukázal být k zásahům celkově mnohem více senzitivnější, podléhal změnám faktorům ve všech sledovaných fenologických fázích. Vřes pod vlivem příznivějších teplotních podmínek častěji vstupoval do generativní fáze kvetení, u borůvky byla vysledována delší sezónní aktivita. Důležitou roli ve fyziologických pochodech rostlin však sehrála zejména meziroční variabilita a odlišnost jednotlivých lokalit, dokonce i ploch. Odtávání sněhu na lokalitách bylo skleníčky urychleno jen málo a nepodstatně.

Kvalitativní fenologické fáze - borůvka

Tříletý výzkum odhalil přímý i nepřímý vliv zásahů na kvalitativní fenologické fáze studovaných druhů rostlin. Odezvy borůvky nebyly tolik výrazné jako odezvy vřesu. Listy borůvky pučely ve sklenících mírně rychleji ve srovnání s kontrolními plochami, jednalo se však o nepatrný rozdíl. To je poměrně překvapující, nejen proto, že tepelný efekt OTC bývá nejmarkantnější na začátku vegetační sezóny (Suzuki a Kudo 2000) a nejvýraznější urychlení fyziologických pochodů je vysledováno u brzkých jarních druhů (Dunne et al. 2003), ale i proto, že již při sběru dat bylo možno vizuálně pozorovat dřívější fyziologickou aktivitu u jedinců chráněných a zahříváných skleníky. Je však pravděpodobné, že skutečný vliv manipulovaných zásahů byl zastřen jinými faktory, a to např. okusem listových pupenů, zřejmě malými hlodavci, či oklováním ptáky. Pupy byly poškozeny brzy na jaře, většinou ve fázi nalévání těsně před rozpučením listů. Okus byl pozorován až u 40 i více % jedinců (bez rozdílu zásahu). V extrémních případech docházelo i k úplnému zničení nasazených pupenů jedinců, což

u nich vedlo k notně zpožděnému olist'ování. V případech mírnějšího okusu byly preferovány vrcholové pupeny, z nichž by se listy rozvinuly s největší pravděpodobností nejdříve. Dá se předpokládat, že se tento biologický faktor významnou měrou podepsal na uniformizaci výsledků mezi jednotlivými typy zásahů, v důsledku čehož nebylo pozorováno průkazné urychlení jarní aktivity borůvky, jako naproti tomu zaznamenaly jiné výzkumy (Jonasson et al. 1996a, Hartley et al. 1999, Prieto et al. 2009).

Doba olist'ování byla ukončena nástupem další fenologické fáze, kterou bylo buďto kvetení nebo, v případě absence reprodukční fáze, první známka senescence. Délka trvání se odvíjela od množství kvetoucích jedinců a částečně i od množství květů. Nejkratší dobu trvala fáze olist'ování zpravidla na plochách s nejvíce kvetoucími jedinci. Proto byla délka fáze u hnojených zásahů v roce 2010 mnohem delší než předchozí léta, neboť na nich kvetlo nejméně jedinců ze všech sezón. Nejdéle trvala fáze na kontrolních plochách, kde celkově kvetlo nejméně jedinců borůvky.

Borůvky každoročně vykvetly dříve ve skleníčcích než na kontrolních plochách, ale výsledek nebyl průkazný. Nejmarkantněji opožděné kvetení na kontrolních plochách bylo zaznamenáno v roce 2009. Zde pravděpodobně sehrály úlohu klimatické charakteristiky. Relativně vysoké jarní hodnoty průměrných denních teplot vzduchu byly sice srovnatelné s rokem 2008, ale rok 2009 byl srážkově podstatně chudší (Zahradník 2011). Sušší půda se ohřívá snáze a za spolupůsobení skleníků ještě rychleji (Marion et al. 1997b), což zřejmě způsobilo o týden urychlený rozkvět borůvek na skleníčkových plochách. Pozitivní vliv sucha na dobu rozkvétání borůvky zaznamenal i jiný výzkum (Jentsch et al. 2009). V roce 2010 rozkvétaly borůvky nejpozději ze všech sledovaných sezón, je to zřejmě dáno chladnějšími jarními teplotami a silnějšími srážkovými úhrny. Silné deště opoždí kvetení rostlin (ibid.).

Délka kvetení se lišila více v letech než v typech zásahů. Nejvíce se od sebe lišil rok 2009 a 2010. Poslední rok byl ovlivněn častými a vydatnými dešti, které zřejmě zkrátily dobu kvetení. Ta byla natolik krátká, že nezřídka kdy byla fáze rozkvetení i odkvětu borůvky zaznamenána v jeden den. Naopak v rok 2009 byla aktivit kvetení nejdelší, což s největší pravděpodobností souvisí s příznivými teplotami a nízkým množstvím srážek. Zkrácení kvetení borůvky při silných deštích a naopak prodloužení kvetení během sucha pozorovala i Jentsch et al. (2009).

Datum odkvétání borůvky bylo závislé na datu jejího rozkvětu. Téměř ve všech případech odkvetla v tom pořadí, ve kterém vykvetla. Kontrolní plochy obyčejně

odkvétaly později v čase, čímž v některých případech (rok 2009) paradoxně přispěly k prodloužení celkového období kvetení borůvky, neboť v době, kdy na teplotně ošetřených plochách květy už opadávaly, na kontrolních začaly rozkvétat.

Délka fáze odkvétání borůvky byla ohraničena buďto vytvořením zralého plodu nebo prvními příznaky senescence. V roce 2008 se délka odkvétání borůvky v jednotlivých zásazích příliš nelišila, zřejmě kvůli absenci tvorby plodů. V letech 2009 a 2010 jsou výsledky již více rozkolísané, což je způsobeno právě přechodem jedinců borůvky do obou typů fází. Nejkratší trvání fáze bylo zaznamenáno na kontrolních a hnojených plochách, což bylo způsobeno rychlým vstupem do senescentní fáze.

Během našeho výzkumu jsme zaznamenali statisticky průkazný vliv zásahu H (hnojení+zvýšené teploty) na senescentní projevy borůvky. U jedinců, na něž byl dusík aplikován, jsme pozorovali nápadné i méně znatelné chřadnutí listů, rezavění a usychání, což vedlo k jejich předčasnému stárnutí. U borůvek rostoucích na nehnojených plochách byly výše popsané znaky v téže době pozorovány jen zřídka a rozdíl mezi hnojenými a nehnojenými jedinci byl sledovatelný i pouhou vizuální kontrolou.

Výše dávky dusičnanu amonného, kterou jsme se rozhodli aplikovat na vegetaci, byla poměrně vysoká (20 kg N/ha/rok). Vzhledem k tomu, že přirozené pozadí dusíkové depozice na sledovaných lokalitách bylo i bez našeho zásahu vysoké, a to průměrně 18 kg N/ha/rok (Jiroušek et al. 2011), představoval celkový přísun dusíku do ekosystému několikanásobně překročenou kritickou hladinu, která byla pro alpské vřesoviště odhadnuta na 5–15 kg N/ha/rok (Achermann a Bobbink 2003 in Britton a Fisher 2007).

Výzkumy ukazují, že nadbytek dusíku může být pro rostliny škodlivý až letální (Ingestad 1973). Snižuje množství vody v pletivech, což způsobuje nekrózy (Van der Heijden et al. 2000). My jsme ke hnojení použili dusičnan amonný, jehož obě části (amonium i nitrát) jsou borůvkou dobře přijímány. Pokud jsou dostupné obě tyto složky, je lépe vychytáván a zabudováván NH_4^+ (ibid.). Amonný ion je ale pro rostliny toxický (Bobbink et al. 2010). Borůvka má velmi úzké optimum dusíku, a proto je citlivá k vyšším dávkám hnojení. Mladé listy trpí chlorózami, růst je brzděn a při velmi vysokých dávkách borůvka umírá (Ingestad 1973). Škodlivý vliv dusíku byl pravděpodobně ještě umocněn nainstalovanými skleníky, které na plochách ve slunečných dnech citelně zvyšovaly teplotu vzduchu. Snižování vody v pletivech nadbytkem dusíku mohlo být podporováno i vyšší teplotou, což v konečném důsledku vedlo ke spálení listů borůvky.

Vysoký vstup dusíku způsobuje okyselování půdy, ztrátu její pufrací kapacity, vymývání kationtů a zvýšení koncentrace toxických kovů (Van Breemen et al. 1982). Pod těmito vlivy mohou být rostliny náchylnější k nepříznivým klimatickým faktorům (sucho, mráz), herbivornímu hmyzu nebo patogenům (Bobbink et al. 1998, Power et al. 1998). Zvýšený vstup dusíku do ekosystému přispívá k rozsáhlejším houbovým nákazám rostlin, např. parazitické houby, jejímž hostitelem je borůvka, *Valdensia heterodoxa* (Witzell et al. 2005, Strengbom et al. 2006).

Tyto výsledky náš výzkum rovněž potvrzuje, neboť jsme na hnojených plochách zaznamenali vyšší nárůst houbových onemocnění na listech borůvky, která se postupně šířila, až vedla k předčasné senescenci listů. Stejná pozorování přinesly i jiné práce, které zkoumaly vliv hnojení dusíkem na houbové parazity borůvky. Při hnojení 25 kg N/ha/rok (v podobě NH_4NO_3) se vyskytovaly 2 druhy houbové nákazy 2× častěji oproti kontrole a při dávce 50 kg N/ha/rok až 5× častěji, což se dokonce projevilo již během jedné sezóny pokusu (Nordin et al. 1998). K podobným závěrům dochází i jiný výzkum, který rovněž potvrzuje četnější výskyt houbové nákazy borůvky při vyšším vstupu dusíku, což způsobuje těžké nekrózy a předčasné opadávání listů (Witzell et al. 2005, Strengbom et al. 2006). Obvykle jsou houbové patogeny citlivé ke zvýšené humiditě a jejich nákaza v průběhu let kopíruje množství srážek (Strengbom et al. 2006), což náš výzkum s určitostí tvrdit nemůže, neboť v nejhumidnějším roce 2010 nebyla zaznamenána na hnojených plochách nejrychlejší senescence vůči ostatním zásahům. Ta byla naopak zjištěna v teplém a velmi suchém roce 2009. Je možné, že v tomto případě se více než vliv houbových patogenů, uplatnil toxický vliv dusíku ve spojení s vysokými teplotami. Borůvka je druhem poměrně senzitivním k suchu a z různých opadavých stromů/keřů na něj obzvláště reaguje velmi rychlým zhnědnutím až opadem listů. Sucho ve vrcholu vegetační sezóny má na borůvku mnohem více devastující účinky než během začínající sezóny (Taulavuori et al. 2010)

Počátek senescence byl ukončen celkovou senescencí, která obvykle nastala v rámci jednotlivých let v úzkém časovém horizontu. Dá se tedy říci, že čím dříve stárnutí u borůvky začalo, tím déle i trvalo, nejdéle tudíž trvala na hnojených plochách.

Na úplnou změnu barvy listů borůvky neměly zásahy prakticky žádný vliv. V jednotlivých letech tato fáze nastávala téměř shodně nehlídě na typ manipulace. Jako hlavní faktor zde totiž působil chod teplot vzduchu. Po prvním příchodu mrazů borůvky velmi rychle přešly do celkové senescence a začínaly shazovat listy. V roce 2010 nastala fáze úplného stárnutí na kontrolních plochách s výrazným předstihem. Zde se

zřejmě částečně uplatnil teplotní vliv zásahů, neboť borůvky z kontrolních ploch nebyly, narozdíl od jedinců ze skleníků, uchráněny prvních chladných teplot. U skleníkových jedinců nastal přechod do posledního stadia sledované fenologie až s příchodem následného a citelnějšího ochlazení.

Kvalitativní fenologické fáze - vřes

Vřes na plochách s nainstalovanými OTC projevoval urychlenou fyziologickou aktivitu ve všech sledovaných fenologických fázích. Výskyt květních pupenů bylo možno zaznamenat v průběhu června, přičemž na zahříváných plochách průkazně dříve než na kontrolních. Zejména rok 2009 tento trend ilustruje nejnázorněji. Kontrolní plochy jsou oproti manipulovaným až o 2 týdny opožděné, což je nejvíce ze všech sledovaných sezón. Pravděpodobně se zde, podobně jako u borůvky, uplatnily klimatické charakteristiky. Tento rok byl obzvláště teplý a srážkově chudý. Vyšší teplota vzduchu zřejmě výrazně podpořila ohřevnou funkci skleníků, v důsledku čehož docházelo k podstatně rychlejšímu nasazování květních pupenů ve srovnání s kontrolními plochami.

Jiné výzkumy zřejmě nezkoumaly fenologickou fázi výskytu květních pupenů. Spíše se zaměřovaly na jarní fenologii, na pučení listů a prodlužování větvíček. Ale i přesto došly k podobným závěrům, že zvýšená teplota urychluje jarní fyziologii vřesu (Gordon et al. 1999, Prieto et al. 2009, Sæbø 2001). Někdy však mohou teplejší podmínky fenologii opozdit, a to dokonce až o měsíc. To je přičítáno spolupůsobení tepla a sucha (ibid.). Celkově byly plochy s kombinovaným zásahem (zalévání×ohřívání a hnojení×ohřívání) urychleny více než ohřívání samotné, ale výsledek nebyl průkazný. Hnojení mohlo urychlovat pučení listových pupenů vřesu (Power et al. 1998) a zalévání mohlo eliminovat vliv případného sucha způsobeného vyšší teplotou (Jentsch et al. 2009, Prieto et al. 2009).

Za povšimnutí stojí délka přechodu od fáze pučení k fázi vykvetení v roce 2009, kdy sice na kontrolách vřesy nejpozději pučely i kvetly, ale zároveň nejrychleji přešly z jednoho stádia do druhého. Je zde možno vypořádat jistou vyčkávací strategii na optimální podmínky, kdy je pak v krátké době energie investována do rychlého rozkvětu. Zahříváné plochy sice nasadily pupeny dříve, ale zároveň déle setrvaly v klidovém stádiu a zřejmě rovněž vyčkávaly na vhodné podmínky k vykvetení. Tímto kontrolní plochy zkrátily předstih nejrychlejších ploch (Z a H) o celý týden.

Teplotní manipulace významně urychlily rozkvétání vřesu. Vyšší teplota působí jako spouštěč řady fyziologických procesů vedoucích ke kvetení rostlin (Bernier 1988). Dřívější tvorbu květů vřesu při zvýšené teplotě zaznamenal i jiný výzkum (Gordon et al. 1999) a vysvětluje ho naměřenou zvýšenou hladinou fotosyntézy. Vliv jednotlivých zásahů se nelišil, přestože aplikace dusíku může kvetení vřesu oddalovat (ibid) i stimulovat (Pitcairn et al. 1991 in Gordon et al. 1999). Ani simulované srážky nebyly natolik významné, aby působily jako silné deště a posunuly datum kvetení (Jentsch et al. 2009). Gordon (1999) pozoroval během sucha poškození vřesů a opožděné kvetení, přičemž předpokládal ještě horší efekt při spolupůsobení vyšší teploty. Přestože byl rok 2009 srážkami chudý a teplý a působili jsme na rostliny zvýšenou teplotou i hnojením, nedocházelo u vřesů k významnému poškození, přestože někteří jedinci rezavěli a usychali. Dokonce hnojené plochy spolu se zalévanými vykazovaly nejdelší dobu kvetení.

Přestože byla doba kvetení na kontrolních plochách nejkratší, nedokázaly manipulované faktory natolik příznivě ovlivnit podmínky prostředí, aby skleníčkové vřesy kvetly i po dobu kvetení kontrolních jedinců. Došlo zde k určité časové stratifikaci, kdy část rostlin vykvetla dříve a do příznivějšího období roku, což jí mohlo pomoci k úspěšnému opylení a poskytlo jí více času na dozrání semen, aby se mohla generativně rozmnožit. Na straně druhé jsou později kvetoucí jedinci, kteří sice mohou být více ohroženi příchodem nepříznivých klimatických podmínek, ale zároveň poskytují delší dobu potravy svým opylovačům, což může napomáhat k udržení rovnovážného vztahu a přežití obou druhů. Vztah rostlina–opylovač však nabývá na největším významu zejména na počátku a ve vrcholu vegetační sezóny (Hegland et al. 2009).

Kvantitativní fenologické fáze - borůvka, počet květů

Borůvka na kontrolních plochách produkovala celkově nejnižší množství květů. Zřejmě nejvýznamnější příčina tohoto jevu spočívá v celoroční instalaci skleníčků na plochách. Borůvka zakládá své květní pupeny již na podzim (Selås 2000) a jakožto chinofilní druh potřebuje v zimě dostatečnou sněhovou pokrývku, aby nebyla vystavena poškození mrazem (Theurillat a Schlüssel 2000). Význam sněhové ochrany neklesá ani v období brzkého jara, kdy odtání sněhu znamená pro borůvku velké nebezpečí náhlých poklesů teploty pod bod mrazu. Následkem toho může dojít

k poškození listových i květních pupenů, odumírání větvíček a následně ke snížení generativní reprodukce (Ögren 1996, Bokhorst et al. 2011).

Plochy byly vytyčeny na vyfoukávaných lokalitách a skleníky v zimě fungovaly jako sněhové akumulátory. Borůvka tak přezimovala pod ochranou dostatečné vrstvy sněhu a vyhnula se nepříznivým vlivům mrazu, větru a ledu, narozdíl od exponovaných kontrolních jedinců, kteří v období strádali, což se negativně projevovalo na jejich vzrůstu i životních projevech. V OTC roztával na jaře sníh o málo dříve, což mohlo borůvku vystavit většímu počtu mrazových událostí (Rixen et al. 2010). Na druhou stranu skleníky na manipulovaných plochách zvyšovaly teplotu vzduchu, čímž zřejmě borůvku před mrazem chránily.

Prvním předpokladem pro vysokou produkci květů tedy bylo úspěšné přezimování květních pupenů, druhým vhodné podmínky během vegetační sezóny. Zde zřejmě sehrály roli manipulované faktory. Zvýšená teplota vzduchu např. stimuluje opadavé keříčky k vyšší produkci květů (Suzuki a Kudo 2000). I dodání dusíku může zvyšovat množství květů borůvky (Grelet et al. 2003). Nejproduktivnější se ukázaly být zalévané plochy. Silné deště mohou výrazně snižovat generativní produkci borůvky (Phoenix et al. 2001). Náš zásah (simulování cca 50% nárůstu srážek ve vegetačním období) buď nebyl natolik silný, aby působil nepříznivě nebo může dokonce zvýšená vláhla kvetení podporovat. Třetím předpokladem je úspěšné založení co nejvyššího množství květů na následující sezónu, který může být ohrožen např. vysokou podzimní teplotou (Selås 2000).

Zásahy T a Z měly tendenci v čase zvyšovat množství květů borůvky, zásah H zpočátku též, ale poslední rok zde množství květů dramaticky kleslo, snad kvůli převažujícímu negativnímu vlivu hnojení, které se na borůvce podepisovalo předčasným hnědnutím listů, usycháním a zvýšenou houbovou nákazou. Vzrůst květů v letech na T a Z plochách se dá vysvětlit např. kumulováním pozitivního vlivu ochrany skleníků v zimě. V prvním roce bylo přirozeně počet květů na plochách nejméně, neboť v zimě byli všichni jedinci bez rozdílu vystaveni drsným klimatickým podmínkám. Následující zimu však již chráněni byli, poté je čekala další vegetační sezóna, kdy mohli profitovat z příznivějších podmínek simulovaných zásahů, a kvetli více. A v následujícím roce se situace opakovala.

Také je ale možné, že jsme v roce 2010 zachytili semenný rok borůvky, který se opakuje v intervalu 2–5 let (Selås 2000), či 3–4 let (Laine a Henttonen 1983). Pravidelnost v těchto intervalech ovšem bývá narušovaná nepříznivými podmínkami

počasí (Selås 2000). Pokud by se jednalo o plodný rok, měla by borůvka snížit vegetativní růst (Silvertown a Lovett-Doust 1993 in Selås 2000). Ze dvou sezón měření přírůstků se však nedá mnoho vyčíst a nelze usuzovat na vegetativní chování jedinců. Dalším vysvětlením velmi vysoké produkce květů na všech plochách v roce 2010, kromě H, může být i souhrn příznivých klimatických faktorů od podzimu 2009 do léta 2010.

Kvantitativní fenologické fáze - borůvka, počet plodů

Borůvka patří mezi druhy se semennými roky, které nejspíše vznikly jako adaptace na herbivory a zřejmě zvyšují pravděpodobnost opylení (Shibata et al. 1998). Ale u borůvky jsou semena šířena hlavně ptáky a herbivorie tudíž může být žádoucí (Selås 2000). Přestože je plodnost borůvky omezena horskými podmínkami a vysokou nadmořskou výškou (Ritchie 1956), podléhá i jiným faktorům. Ke snížení tvorby plodů dochází při vysoké teplotě během předchozím podzimu, při vysoké teplotě v zimě doprovázené nízkou sněhovou pokrývkou, při nízké teplotě během kvetení na jaře a při nedostatku srážek v době zrání borůvek. Tyto výsledky však mají vypovídající hodnotu, jen pokud jsou vzata v úvahu 2 kritéria, a to reprodukce a počasí z předchozího roku (Selås 2000). I celkově vysoké srážky během vegetační sezóny snižují množství plodů (Phoenix et al. 2001).

Množství květů je kopírováno množstvím plodů. Během let se produkce plodů zvyšovala, až do roku 2010, který byl výrazně nejplodnější - u všech ploch kromě H. Během let rostl i reprodukční úspěch, tj. poměr plodů na množství květů. Výjimkou zůstávaly plochy H, na nichž se urodil jediný plod za všechny sezóny, oproti 119–35 na plochách Z–K. Dávkování dusíku pravděpodobně překročilo tolerované množství, ovlivnilo negativně fyziologické pochody borůvky a snížilo množství plodů.

Velmi zajímavý výsledek ale přináší porovnání reprodukčního úspěchu mezi jednotlivými typy ploch. Zjistíme totiž, že nejproduktivnější jsou kontrolní plochy. Stále však musíme brát v úvahu relativně nízký počet *n*. Pokud by tomu tak opravdu bylo, nabízí se vysvětlení, že v nainstalovaných sklenících může být snížená pravděpodobnost opylení, i když bylo zatím vysledováno jen u uzavřených skleníků (Marion et al. 1997b). Borůvky byly ale vůči okolí kryty nejen stěnou skleníků, ale i vzrostlou travní vegetací, ve které se často ztrácely. Borůvka je schopna samoopylení jen v omezené míře, většinou je závislá na opylovačích (Kudo a Suzuki 2002).

Kvantitativní fenologické fáze - borůvka, přírůstek

Rostliny alpské tundry jsou značně ovlivňovány dostupností živin, hlavně fosforu a dusíku, neboť v chladném a vlhkém prostředí dochází jen k pozvolnému rozkladu organického materiálu (Henry a Molau 1997, Marion et al. 1997a), snad proto jsou růstové reakce rostlin nejvýraznější v experimentech s přihnojováním (Henry a Molau 1997). V našem výzkumu byl přírůstek nejvyšší při působení samotné teploty. Nejnižší hodnoty byly naměřeny na kontrolních plochách.

Vyšší teplota může vést k urychlené činnosti mikroorganismů a tím i dekompozici opadu (Chapin et al. 1995), což může mít příznivý dopad i na růst borůvky. Otázkou ale zůstává, do jaké míry je teplota půdy ovlivňována zvýšenou teplotou vzduchu. Náš výzkum odhalil, že na skleníkových plochách se teplota půdy zvýšila jen nepatrně oproti kontrole nebo byla dokonce nižší, což se shoduje s výsledky jiných výzkumů tohoto typu (Marion et al. 1997b, Suzuki a Kudo 1997). Jedna z prací naměřila na plochách s nainstalovanými OTC nižší hodnoty teploty půdy než na kontrolních plochách, přestože teplota vzduchu ve sklenících byla vyšší než okolní teplota (Marion et al. 1997b). Vysvětluje to buď špatným měřením, prostorovou heterogenitou nebo energetickou bilancí. Na našich plochách se vysvětlení nabízí v bujné a husté vegetaci, která ve sklenících vyrostla. Je možné, že zachytila většinu tepelné energie, a proto se půda více neprohřívala, popř. byla i chladnější. Vliv mohlo mít i zalévání, které půdu ochlazovalo.

Zdá se tedy, že v tomto výzkumu zvýšená dekompozice nehrála roli v přirůstání borůvky, ač v jiných ano (Hartley et al. 1999). My jsme dokonce nezaznamenali ani silnější růstovou odezvu vůči kombinovanému zásahu hnojení×ohřívání. Je to poměrně zvláštní, neboť borůvka rostoucí na živinami chudých půdách bývá k obohacení dusíkem velmi senzitivní a její nadzemní biomasa může vzrůst až o 70–170% (Grelet et al. 2003). Jiné výzkumy navíc ukazují, že se současně zvýšenou teplotou jsou účinky ještě razantnější (Parsons et al. 1994, Jonasson et al. 1996a). Je možné, že borůvkám z našeho výzkumu mohl dusík škodit zvýšeným výskytem patogenů (Strengbom et al. 2006).

Pozitivní vliv zvýšené teploty na vegetativní růst a prodlužování větvíček borůvky zaznamenali i jiní (Press et al. 1998, Hartley et al. 1999, Peñuelas et al. 2004, Prieto et al. 2009). Nezaznamenali jsme vliv vyšších srážek na růst stonků borůvky (Phoenix et al. 2001).

Důležitou úlohu určitě hrála celoroční přítomnost skleníků na plochách, kdy byly borůvky uchráněny mrazového poškození. Oproti tomu rostliny z kontrolních ploch vystavené v zimě intenzivnějšímu působení nepříznivých podmínek strádaly, což se negativně projevilo na jejich vzrůstu (jedinci byli nízcí, docházelo u nich k odumírání větvíček i celých jedinců, vrcholové části větvíček byly zaschlé). Borůvky dobře chráněné sněhem mívají nejdelší přírůstky, ty nechráněné naopak nižší (Tahkokorpi et al. 2007). Výjimkou jsou silně poškození jedinci, kteří na jaře vytváří nepřírodně dlouhé větvíčky (Tolvanen 1997, Tahkokorpi et al. 2007), což jsme také pozorovali.

Některé hodnoty přírůstků skleníkových jedinců dosahovaly záporných hodnot díky usychání a olámání větvíček po zimě nebo kvůli okusu větvíček v průběhu vegetační sezóny zřejmě drobnými hlodavci a zajíci. Významnou roli na velikost přírůstků mohl hrát i věk ramet, neboť bylo zjištěno, že růst větvíček stálezelených i opadavých druhů rodu *Vaccinium* může více záviset na něm než na klimatických faktorech (Shevtsova et al. 1995).

Kvantitativní fenologické fáze - vřes, počet květů

Vřes je zdatný strestolerantní kompetitor (Gimingham 1958) s širokou ekologickou amplitudou (Grime et al. 1986), přesto se pro něj zhoršují životní podmínky s rostoucí nadmořskou výškou, což se projevuje mimo jiné snížením produkce květů (Chapman a Bannister 1995). Na chudých půdách se surovým humusem bývá vřes nižší a disponuje omezenými květními zónami na halouzkách (Gimingham 1958).

Předpokládali jsme, eliminováním nepříznivých faktorů se navodí u vřesu vyšší reprodukční úsilí. A skutečně bylo zjištěno, že větší množství květů produkovaly vřesy, které rostly na plochách s nainstalovanými skleníčky. Tento výsledek se nedostavil hned první rok po založení výzkumu. Je možné, že se příznivý vliv simulovaných faktorů nestihl během jediné sezóny projevit. Již další rok ale došlo k významnému působení manipulovaných zásahů a kontrolní plochy se rázem ocitly s počtem květů na posledním místě. I v příštím roce se tato situace opakovala.

Na kontrolních plochách tedy vřesy produkovaly celkově nejméně květů. Přestože se od sebe vliv zásahů T, Z a H průkazně nelišil, bylo větší množství zaznamenáváno na plochách s kombinovanými zásahy, tj. zalévání×ohřívání a

hnojení×ohřívání. Všechny manipulované zásahy však na rostliny působily zvýšenou teplotou, která je mnohými autory označována za jednoho z nejvýznamnějších činitelů, který ovlivňuje fenologii rostlin v alpínských oblastech (Shaver et al. 1998, Hartley et al. 1999, Bokhorst et al. 2008). Vřes může na vyšší teplotu reagovat velmi značným vzrůstem počtu květů (Gordon et al. 1999). Méně průkazné zvýšení květů při vyšších teplotách zaznamenali i jiní (Peñuelas et al. 2004).

Dá se očekávat, že významný vliv bude mít i zvýšená depozice dusíku na živinami chudých horských půdách, protože dusík se zdá být hlavním limitujícím faktorem pro růst rostlin (Shaver a Chapin 1995). Vřesu skutečně kvetl při aplikaci dusíku více (Power et al. 2006, Pitcairn et al. 1991 in Gordon et al. 1999), někdy i výrazně více (Gordon et al. 1999). Množství květů se zřejmě zvyšuje i z toho důvodu, že pod vlivem zvýšené teploty (ibid.) a hnojení (Carroll et al. 1999, Gordon et al. 1999) prodlužují přírůstky, čímž se zvětšují i květní zóny vřesu (Gimingham 1958). Pokud vyšší teplotu doprovází i sucho, může být množství květů značně redukováno (Power et al. 2006, Peñuelas et al. 2004).

Rok 2010 byl podobně jako u borůvky nejpříznivějším pro produkci květů. Na všech plochách s výjimkou kontrolních kvetlo obrovské množství květů. Uplatňoval se tu tedy zřejmě vliv zásahu, ale i příhodných klimatických podmínek.

Kvantitativní fenologické fáze - vřes, přírůstek

Vřes přežívající na velmi exponovaných místech roste obvykle poléhavě a dosahuje jen nízkého vzrůstu. Hlavní příčinou je silný vítr a dále sněhová pokrývka, která tlačí vřes k zemi. Dlouhé větve pak zakrňují, plazí se po zemi a adventivně koření, zatímco ty krátké pokračují v růstu a tvoří hustý propletený koberec (Gimingham 1958).

Předpokládali jsme, že za zmírněných podmínek prostředí bude vřes lépe a více přirůstat. Statistické výsledky jasně ukazují, že přírůstek vřesu byl nejnižší na kontrolních plochách. Za zvýšenou vegetativní produkcí vřesu tedy stojí buďto teplota samotná nebo teplota v kombinaci s některým ze simulovaných faktorů. Tyto odezvy souhlasí s výzkumy prováděnými na severu Británie (Peñuelas et al. 2007), kdy byl zjištěn pozitivní vztah zvýšené teploty a přírůstku vřesu. tento příznivý efekt zvýšené teploty na hodnotu přírůstku se vysvětluje např. zvýšenou dostupností živin, zejména dusíku v důsledku vyšší teploty (Emmett et al. 2004, Henry a Molau 1997, Suzuki a Kudo 2000), což v našem případě nemůžeme s jistotou tvrdit. Jedním z hlavních

limitujících faktorů pro růst rostlin je dusík, o to více se jeho vliv projevuje na mělkých nedostatečně vyvinutých půdách horského alpínského bezlesí, které jsou neustále ovlivňovány větrnou erozí, vymýváním živin a pomalým rozkladem organického materiálu (Shaver a Chapin 1995, Körner 1999). Přestože rozdíl nevyšel statisticky, měla teplota v souvislosti s hnojením výraznější vliv na přírůstek než teplota samotná. To může naznačovat, že se vřesu lépe daří na hnojených plochách. Power et al. (2006) i Gordon et al. (1999) zdůrazňuje, že je důležité zkoumat i vzájemnou interakci dvou hlavních globálních změn prostředí, a to zvýšené teploty a zvýšeného přísunu dusíku, neboť ve vzájemném působení mohou mít silnější vliv, jak dokazuje práce od Jonasson (1996a). Pozitivní vliv dusíku na přírůstek vřesu zjistily i jiné pokusy (Carrol et al. 1999, Gordon et al. 1999, Power et al. 2006).

Dalším vysvětlením je prodloužení vegetační sezóny (Whitehead et al. 1997, Peñuelas a Filella 2001), ke které v našem výzkumu u borůvky docházelo, nebo zvýšení fotosyntézy (Welekr et al. 1997). Gordon et al. (1999) však při zvýšeném přírůstku pod vlivem hnojení zaznamenal dokonce nižší fotosyntézu. Zalévání může mít pozitivní vliv na vřes po skončení zimy. Rostliny totiž vlivem drsných podmínek v zimě vysychají a na jaře je množství vody v pletivech minimální (Hancock 2008). Zalévání minimalizuje riziko suchého teplého jara, které by vedlo k dalšímu poškození až odumírání vřesu. Obsah vody v pletivech se rychleji zvyšuje a díky tomu může vřes dříve započít vegetativní růst (Davies et al. 2010). Zimní hnědnutí vřesu jsme na lokalitách rovněž pozorovali a je možné, že simulované zalévání se v tomto ohledu skutečně uplatnilo, protože byl přírůstek na zalévaných plochách nejvyšší.

Poměr kvetoucích jedinců

Rostliny ve vyšších nadmořských výškách produkují obecně méně květů než jedinci stejného druhu v nižších nadmořských výškách. U vřesu byla vysledována negativní závislost počtu květů na výškovém gradientu, ať už se jednalo o reálné množství květů nebo kvetoucích stonků (Chapmann a Bannister 1995). U borůvky byla zjištěna podobná závislost, nad 1000 m n. m. vytváří jen málo květů, a tak je schopná se v tomto typu prostředí rozmnožovat semeny jen velmi vzácně (Grime et al. 1986). Podobně i Ritchie (1956) zmiňuje, že množství květů borůvek na exponovaných místech ve výšce nad 1000 m n. m. je velmi nízké.

Na základě výše uvedených informací lze předpokládat, že přirozené podmínky prostředí budou pro borůvku i vřes stresovým faktorem, který je bude omezovat v generativní produkci. Naopak zmírnění podmínek by mělo rostlinám umožnit tvorbu více květů. Rostliny vystavené běžným klimatickým podmínkám alpínské tundry mají určitý poměr kvetoucích/nekvetoucích jedinců. Při pozitivní změně mikroklimatických faktorů (aplikace zásahů T, Z, H) by se měl poměr zvýšit ve prospěch kvetoucích jedinců.

Ukázalo se, že rostliny skutečně fungují na podobném principu, jaký jsme předpokládali. U borůvky byl sice počet kvetoucích jedinců na skleníkových plochách zvýšen vůči kontrolám nesignifikantně, ale u vřesu se vliv příznivějších mikroklimatických podmínek projevil statisticky průkazně. Jak už bylo zmíněno výše, borůvka produkuje nad 1000 m n. m. květy spíše ojediněle (Grime et al. 1986) a nejinak tomu bylo i v našem výzkumu, který byl založen v nadmořské výšce průměrně 1450 m n. m. Proto mohl být právě nízký počet kvetoucích jedinců borůvky hlavním faktorem ovlivňujícím statistické analýzy.

Příznivý vliv zásahů na množství kvetoucích jedinců borůvky lze přičíst jednak pozitivnímu působení na většinu fenologických fází, včetně kvantitativních, a jednak změně abiotických podmínek. Borůvka zakládá své květní pupeny už na podzim (Selås 2000), proto je úspěšnost vykvetení závislá na průběhu zimních charakteristik, zejména na výšce sněhové pokrývky (Tahkokorpi et al. 2007). V zimě poskytovaly nainstalované skleníky plochám závětří, čímž v nich docházelo k vyšší akumulaci sněhu oproti okolí. Přestože by se rozdíl mohl zdát na první pohled nevýznamný, je důležité mu přikládat váhu, neboť sněhová pokrývka na lokalitách bývala i velmi nízká a rostliny tak byly vystaveny mrazu, větru a ledovým krystalkům, které je mohly vážně poškodit. Vyšší sněhová pokrývka lépe chránila borůvky i s květními pupeny před mrazem, čímž zřejmě přispěla k následné vyšší produkci květů/kvetoucích jedinců na manipulovaných plochách. Zajímavé je, že borůvky měly na plochách T a Z tendenci v letech zvyšovat množství kvetoucích jedinců i produkci květů. Je možné, že se tak dělo právě díky celoročně nainstalovaným skleníkům. V OTC byla kromě sněhové pokrývky zvýšena i denní teplota, denní teplotní maximum a ochrana před větrem, která ještě významněji přispívala k ohřevu vzduchu ve skleníku (Marion et al. 1997b). Hnojením jsme rostlinám usnadnili dostupnost dusíku, což rovněž mohlo vést k vyšší produkci květů borůvky (Grelet et al. 2003), protože dusík je v těchto drsných horských podmínkách jedním z nejvýznamnějších limitujících faktorů (Henry a Molau 1997).

Jako skrytý faktor se ale mohlo uplatnit např. jarní poškození pupenů borůvky drobnými živočichy. Jednak není známo, kolik z okousaných pupenů bylo květních a kolik listových a jednak mohl tento biologický faktor působit na borůvku natolik stresově, že již nedokázala vykvést. Příkladem může být situace z Jeseníků, kde byl poměr poškozených jedinců kvetoucích:nekvetoucích v jednotlivých letech následující: 0:31 (2008), 11:31 (2009), 6:11 (2010). Dohromady tedy vykvetlo 17 jedinců z 90 okousaných. Tento údaj jistě není vypovídající sám o sobě a ke správné interpretaci výsledku by bylo zapotřebí provedení výzkumu, ale je pravděpodobné, že se i jarní poškození pupenů promítlo do množství kvetoucích jedinců.

Všechny typy experimentálních zásahů působily na vřes zvýšenou teplotou, která mimo dusíku snad nejvíce ovlivňuje fenologii alpských druhů rostlin (Bokhorst et al. 2008) a ve spojení s jinými faktory může být její vliv ještě vyšší, např. se zvýšeným množstvím srážek (Suzuki a Kudo 1997). Vřes většinou bohatě kvetl i v podmínkách alpské tundry, v naprosté většině kvetlo 80%–90% pozorovaných jedinců. Vyšší zastoupení kvetoucích vřesů na manipulovaných plochách oproti kontrolním je plně ve shodě s jinými výzkumy. Množství květů vřesu je významně podporováno zvýšenou teplotou, která zároveň stimuluje jedince k produkci květů (Gordon et al. 1999). Ne vždy však dochází pod vlivem teplejších podmínek k tak průkaznému navýšení květů (Peñuelas et al. 2004). Ohřívání ploch stimuluje vřes k intenzivnějšímu dlouhivému růstu, stejná odpověď se dostavuje i po aplikaci dusíku. Zvýšený růst větví má pak pozitivní vztah k produkci květů (Gordon et al. 1999). Aplikace dusíku se podepisuje na generativní produkci vřesu podobně jako ohřívání, četnost květů i kvetoucích jedinců se zvyšuje (Gordon et al. 1999, Power et al. 2006). Hnojení dusíkem však nese riziko zvýšené náchylnosti vřesu k suchu (Gordon et al. 1999), které způsobuje redukci květů zaznamenanou více studiemi (Gordon et al. 1999, Peñuelas et al. 2004, Power et al. 2006). Kombinace sucha a zvýšeného dusíku poškozují vřes ještě více (Gordon et al. 1999).

Množství kvetoucích jedinců je závislé i na společenstvu, ve kterém rostou. Ve společenstvu tvořeném převážně homogenním porostem vřesu či keřků, kvete vřes častěji než ve porostu keřků a trav (Jentsch et al. 2009).

Délka sezónní aktivity

Delší růstová sezóna může mít pro alpské rostliny významnější vliv než zvýšení teploty uprostřed sezóny (Suzuki a Kudo 1997), neboť se prodlužuje životnost listů. Zvyšuje se tak výtěžek z fotosyntézy a zisk uhlíku (Welker et al. 1997).

Rostliny, které rostou v prostředí s nepříznivými podmínkami (vysoká nadmořská výška, mělké kyselé půdy, silný vítr, nízké teploty, dlouhotrvající sněhová pokrývka, vysychání mrazem a větrem) obecně prosperují méně než jedinci stejného druhu v mírnějších podmínkách (Chapman a Bannister 1995, Ritchie 1956). Kromě výše zmíněných negativních činitelů se musí rostliny vypořádat s další charakteristikou jejich životního prostředí, kterou je zkrácená vegetační sezóna v důsledku pozdního odtání sněhové pokrývky a brzkého příchodu zimního období (Parmentier et al. 2011). Dosavadní výzkumy ukazují, že rostliny rostoucí na hranici svých možností si mohou jen částečně dovolit investovat energii do generativní reprodukce (Chapman a Bannister 1995), která navíc bývá v těchto podmínkách ojedinělá. I pokud jsou semena životaschopná, klíčení mladých semenáčků trvá dlouho a často podlehnou nepříznivým klimatickým faktorům nebo jsou utlačeni vzrostlými jedinci (Ritchie 1956).

Předpokládali jsme, že borůvka, která bude vkládat úsilí do pohlavního rozmnožování, nebude mít již dostatek energie na udržení prosperujícího vegetativního růstu a rychleji přejde do senescentní fáze, čili že její listy začnou měnit barvu dříve než rostliny nekvetoucí. Pod vlivem příznivějších mikroklimatických podmínek by ale jedinci měli disponovat vyšším potenciálem pro generativní růst, který by je nestál tolik energetických výdajů, a tím oddálit stárnutí listů.

Náš výzkum tuto domněnku potvrdil. U kvetoucích jedinců borůvek z kontrolních ploch byla vegetační sezóna kratší než u nekvetoucích, i když rozdíl nebyl příliš výrazný. Na plochách ovlivněných zásahy T, Z, H tomu bylo naopak, tj. u kvetoucích jedinců byla vegetační sezóna delší než u nekvetoucích. Zdá se tedy, že manipulované zásahy skutečně působily pozitivním vlivem na mikroklimatické podmínky prostředí a borůvky si mohly dovolit vykvést, aniž by za to platily vyčerpáním energie a zkrácením vegetační sezóny. Z výše uvedených informací lze tedy usuzovat, že generativní fenofáze má zřejmě v podmínkách alpského stupně negativní vliv na délku sezónní aktivity borůvky. Kvetoucí rostliny dosahují dříve senescence, čímž se zkracuje doba jejich vývoje.

Potvrdili jsme, že zvýšená teplota buďto samotná nebo v kombinaci s dalším faktorem (hnojení, zalévání) zvyšuje množství květů borůvky, jak potvrzují i jiné výzkumy (Suzuki a Kudo 2000, Grelet et al. 2003). Rovněž jsme pozorovali, ač neprůkazně, zvýšený poměr kvetoucích jedinců borůvky na plochách s umělým zásahem. Obě pozorované skutečnosti spolupůsobí na prodlužování vegetační sezóny borůvky. Tuto odezvu lze vysvětlit zmírněním nepříznivých klimatických faktorů ve sklenících. Jednak dochází ke zvyšování teploty a denního teplotního maxima na manipulovaných plochách, v důsledku čehož se celkově prodlužuje vegetační období až o 2–3 týdny, a jednak jsou rostliny chráněny před větrem, což ještě významněji zvyšuje teplotu (Suzuki a Kudo 1997). Význam urychlené dekompozice se v prodlužování sezóny zřejmě neuplatňuje (viz výše).

Na reprodukční fenologii rostlin může mít významný vliv i doba odtání sněhu, neboť mnohé druhy zvyšují produkci květů na plochách, které odtály pod vlivem ohřevných zásahů dříve (Johnstone a Henry, nepublikovaná data, in Henry a Molau 1997). Rychlejší odtání navíc prodlužuje sezónu (Marion et al. 1997b). Ale protože jsou naše zkoumané lokality charakteristické nízkou sněhovou pokrývkou, rozdíl v odtání sněhu nebyl nijak velký. Snad je tedy tím nejvýznamnějším faktorem teplejší prostředí (Schwartz 1999). Dokazují to i Suzuki a Kudo (1997, 2000), kteří zjistili průkazně oddálenou senescenci listů na plochách s OTC. Mnoho výzkumů dochází k závěru, že zejména zvýšená teplota může mít pozitivní vliv na vývoj rostlin rostoucích na místech limitovaných teplotou (Chapman a Bannister 1995), takže rostliny mohou prospívat podobně jako jedinci stejného druhu z klimaticky příznivějších oblastí.

Přestože byla na všech teplotně ovlivněných plochách vegetační sezóna kvetoucích jedinců vůči kontrole prodloužená, celkově nejkratší růstová aktivita byla zaznamenána na hnojených plochách. Důvodem byl rozsáhlejší výskyt houbové infekce a usychání borůvky, což vedlo k předčasné senescenci (viz. výše).

Ostatní pozorování

V této práci jsou zpracována data z let 2008–2010, nicméně výzkum probíhal i po část roku 2011. Právě kvůli neuzavřenému sběru dat zde není rok 2011 řešen. Přesto počátek vegetační sezóny 2011 přinesl zajímavá pozorování. Zejména v reakci na výšku sněhové pokrývky a významný opakovaný výkyv teplot v jarním období.

Zima na přelomu let 2010/2011 byla velice chudá na sněhovou pokrývku, sníh napadl v půlce prosince a až do jara výška sněhové pokrývky víceméně klesala (Zahradník 2011). V půlce března se velmi oteplilo a je pravděpodobné, že došlo k odtání ploch, ale 20.3. znovu nasněžilo. Počátkem dubna se opět oteplilo, plochy se ocitly bez ochrany sněhu, ale 13.4. opět silně nasněžilo. 20. duben byl stanoven jako den odtání a o týden později, kdy bylo provedeno i první hnojení, již začaly borůvky pučet, z čehož lze odvodit, že jejich fyziologická aktivita započala mnohem dříve, než v době naší kontroly. Začátkem května však opět nasněžilo a po 3 dny ležel na plochách sníh. Následující kontrolu byly borůvky ve vrcholových partiích Vysoké hole velkoplošně poškozeny, rezavěly a usychaly. Podobný scénář byl pozorován i na ostatních lokalitách.

Výzkumy dokazují, že borůvka je jakožto chinofilní druh náchylná k mrazu (Theurillat a Schlüssel 2000). Brzké odtání sice prodlužuje sezónu, ale více se projevuje vliv drsných podmínek (Rixen et al. 2010). Simulované oteplení v zimě může zvýšit až o 80 % odumírání větvíček borůvky a celkově se negativně podepsat na kvalitativní i kvantitativní fenologii. Borůvka zřejmě ztrácí mrazuvzdornost (Bokhorst et al. 2011). Podobné výsledky pozoroval i Ögren (1996). Oteplení působí nejhůře v době s prodlužujícím se dnem, což rostliny mohou více vnímat jako nástup jara. Dokonce je poškození větší při menším oteplení, neboť listy borůvky již transpirují, ale půda je zamrzlá (Bokhorst et al. 2011).

V tomto roce byly borůvky mimo usychání poškozeny i abnormálním okusem. Není jisté, zda spolu tyto faktory souvisí (snížená nabídka potravy odumíráním borůvky vedla k intenzivnějšímu okusu zdravých jedinců), každopádně se oba podepsaly na velice nízké produktivitě květů, nejnižší za všechny sledované sezóny. Pro srovnání s výsledky z dřívějších let byly počty květů na všech lokalitách následující: 68 (T), 79 (Z), 21 (H), 36 (K). Celkově bylo tedy v roce 2011 vytvořeno 204 květů, oproti 955 (2010), 775 (2009) a 711 (2008). Na hnojených plochách bylo dokonce ještě méně květů než na kontrolních plochách, což by opět potvrzovalo domněnku, že vysoké dávky dusíku borůvce škodí. Výzkumy dokazují, že při simulovaném oteplení v prosinci může množství květů poklesnout o 95 %, při oteplení na jaře i o 100 % (Bokhorst et al. 2011). Přestože však bývá borůvka ve srovnání s jinými keříčky mrazem nejvíce poškozená, má i největší regenerační schopnost, takže se předpokládá, že je na tyto události adaptovaná (ibid.). Sledováním vlivu předčasného oteplení na

životnost borůvky se zabývají i další výzkumy (Tolvanen 1997, Bokhorst et al. 2008, Tahkokorpi et al. 2007).

Nejinak se klimatické podmínky podepsaly na vřesu. Vřes ke konci zimy hnědne, zřejmě vlivem fyziologického sucha kvůli zamrzlé jarní zemi, poškození ledovými krystalky, ledem a mrazem poškozené kutikule (Davies et al. 2010). Možná se ale jedná přímo o adaptaci na chladné podmínky (Bannister 1976 in Davies et al. 2010).

Hnědnutí vřesu po zimě bylo běžným úkazem v každé jarní sezóně. Roku 2011 však pozorování jedinci vřesu často nevykazovali ani s postupem sezóny téměř žádnou fyziologickou aktivitu a mnozí jedinci umírali. V Jeseníkách jich plná třetina umřela a drtivá většina přežívajícího zbytku byla vážně poškozena. Na Králickém Sněžníku byla pozorována podobná situace, většina jedinců se ale během vegetační sezóny alespoň trochu zazelenala. V Krkonoších odumírání pozorováno nebylo, zřejmě díky vyšší sněhové pokrývce, která rostliny více chránila a také kvůli vyššímu úhrnu srážek ve vegetační sezóně. Výzkum v této sezóně neběžel tak dlouho, aby bylo možno provést sčítání květů, což by jistě přineslo zajímavé výsledky, ale i tak bylo možno pozorovat, že kvetlo podstatně méně jedinců, kteří produkovali mnohem méně květů než v jiných sezónách.

Pokud bylo zaznamenáno rozsáhlé odumírání vřesu po zimním období, obvykle se jednalo o teplou a suchou jarní sezónu (Hancock 2008). Přestože naše plochy opakovaně zjara zasněžily i roztály, což vřesu mohlo poskytnout potřebnou vláhu, zřejmě se nejednalo o dostatečné množství. Jaro roku 2011 bylo hodnoceno jako suché. K výraznějšímu vysychání vřesu přispívá i otevřenost lokality a severní orientace (ibid.). Zřejmě se uplatnily i mrazy v únoru 2010, kdy byly rostliny kryty nízkou sněhovou pokrývkou, což může rovněž přispívat k odumírání vřesů (Hancock 2008, Davies 2010).

Je pravděpodobné, že vzniklá situace je i jakýmsi završením postupného vývoje životaschopnosti vřesu na plochách. Ve sklenících se totiž, a zejména v Jeseníkách, rozbujela vegetace graminoidů. Rostliny byly kryty před větrem a nízkou sněhovou pokrývkou, což jim zřejmě umožnilo zvýšit růst. Vřesy však na jaře trpěly, neboť byly zadušeny polehlou biomasou trav, odspodu zasychaly a snažily se investovat energii do vrcholového růstu, aby přežily. Rok od roku se však na plochách s extrémně bujnou vegetací jejich životní stav zhoršoval, byly travinami utlačeny a odumíraly. Je pak logické, že ve špatné kondici nedokážou dost dobře vzdorovat nepříznivým podmínkám

počasí. Na Králickém Sněžníku vegetace tolik nebudela, snad i proto zde bylo procento přeživších jedinců vyšší.

Význam studie fenologických reakcí rostlin nabývá na významu v souvislosti s opylovači a jejich vzájemným vztahem (Kudo a Hirao 2006, Hegland et al. 2009). Náš výzkum již nebyl schopen z kapacitních důvodů tuto souvislost pozorovat na úrovni výzkumu, ale během prováděných kontrol bylo možno vysledovat, že opylovači nejspíše netrpěli nedostatkem potravní nabídky. Pokud se objevili již brzy zjara na hřebenových partiích, měli příležitost sletět níže, kde již rostliny začínaly rozkvétat. Během sezóny se pak jednotliví opylovači objevovali zároveň s nabídkou potravy, tj. např. čmeláci s rozkvětem borůvky, *Diptera* s rozkvětem podbělic.

Závěr

Přestože byl výzkum ovlivněn mnohými faktory, přinesl i průkazné a velmi zajímavé výsledky, které se ne vždy shodovaly s naším očekáváním. Povedlo se nám zdokumentovat základní fenologické projevy dvou studovaných druhů, brusnice borůvky a vřesu obecného. Zjistili jsme, že dochází ke změně fyziologických pochodů pod vlivem experimentálních zásahů, že reakce druhů na stejné faktory byla odlišná, že markantnější výsledky přinášela kvantitativní fenologie a že v plné míře platí pouze 2 hypotézy, které jsme vyslovili.

- teplotní zásahy sice uspíšily fenologické projevy vřesu, ale už je průkazně neovlivnily u borůvky. Rovněž jsme očekávali, že senescence nebude pod vlivem manipulovaných faktorů urychlena, ale u kombinovaného zásahu hnojení×ohřívání byl opak pravdou
- ne všechny teplotní zásahy oddálily senescenci borůvky a prodloužily její vegetační aktivitu, zásah hnojení×ohřívání působil právě opačně
- očekávali jsme silnější ovlivnění kvalitativní fenologie u borůvky nebo obecně v jarním období, jak dokazovalo mnoho studií. Silnější odezvy však projevoval vřes, u něhož jsme začínali sledovat fyziologickou aktivitu až v pokročilé vegetační sezóně, a borůvka průkazně reagovala až ve fázi stárnutí.
- kvantitativní fenologie obou druhů byla skutečně příznivě ovlivněna teplotními zásahy a to ve všech sledovaných bodech

- nejsilnější vliv byl rovněž dle očekávání zaznamenán u zvýšené teploty a kombinovaného zásahu zvýšená teplota×zvýšený dusík (H), i když druhý jmenovaný působil jinak, než jsme předpokládali

Výzkum, který probíhá *in vivo*, je vždy ovlivněn spoustou faktorů, které nelze vždy odfiltrovat. V našem případě se jednalo o obrovskou meziroční variabilitu, která ve výsledcích pravděpodobně hrála největší roli. K podobným závěrům dochází téměř všechny výzkumy, které se zabývají podobnou problematikou (Shevtsova et al. 1995, Prieto et al. 2009 aj.). Dalším faktorem byla velmi významná odlišnost jednotlivých studovaných lokalit, ploch a dokonce i samotných sledovaných jedinců (Škrottová 2009), přestože jsme se snažili s co největší pečlivostí zvolit podobné lokality i plochy a jedinci byli vybíráni náhodně. I samotný design výzkumu v sobě skrývá mnohé proměnné, které nelze vždy eliminovat, jejich souhrn je uveden v Škrottová (2009).

Přesto je možné některé situace kompenzovat. Meziroční variabilitu je možno jen těžce odfiltrovat, ale její význam by se snížil, pokud by byl fenologický výzkum prováděn v dlouhé časové řadě, nejlépe alespoň 20 let (Miller-Rushing et al. 2008). Rozdíly u jedinců by bylo možno zmírnit podchyčením jen určitého věkového stádia rostlin, neboť s věkem se mění zejména kvantitativní charakteristiky (Gimingham 1986, Shevtsova et al. 1995). Vhodné by bylo zkrátit 7denní interval kontrol na 5denní (Miller-Rushing et al. 2008), aby nedocházelo k zaznamenání 2 fenologických fází v jeden den (konkrétně vykvetení i opad květů borůvky) a dále upravit stanovení počátku fenologických fází. My jsme zaznamenávali první projev fáze, čímž jsme sice podchytili první aktivitu rostliny, ale zároveň jsme zaznamenávali okrajové hodnoty. Ty však v krátké časové řadě nemusí mít takovou vypovídající váhu, jako kdyby bylo za počátek pučení borůvky považováno např. datum, kdy bude pučet 50 % jedinců. Tento přístup je ve studiu fenologie běžnější (Chapman a Bannister 1995, Power et al. 2006, Jentsch et al. 2009, Prieto et al. 2009). Na druhou stranu je však nutné přiznat, že takový design fenologických kontrol by byl z časového hlediska velice těžce proveditelný.

Zajímavé by bylo rovněž zkoumat vliv faktorů samostatně i ve všech kombinacích. V našem výzkumu nebyl téměř pozorován odlišný vliv jednotlivých zásahů T, Z, H, přestože mnozí jiní autoři ho zaznamenávají (např. silný vliv aplikovaného dusíku bez kombinace s jiným faktorem). Je zvláštní, že pokud spolu dva faktory interagují, je jejich vliv spíše nižší narozdíl od samostatného působení (Sæbø

2011). Zdá se, že ekosystém je odolnější vůči změnám, pokud je pozměněn více než jeden faktor (Larsen et al. 2011).

Náš výzkum přinesl mnohé informace, které se v některých případech plně shodovaly s jinými pracemi, jindy tyto výsledky vyvracel. Jedná se o první práci, která přispěla k poznání vlivu globálních změn prostředí na fenologii alpínských druhů rostlin v jedinečném ekosystému arкто-alpínské tundry České republiky. Přestože výzkum přináší průkopnické informace, má jistě natolik silnou vypovídající hodnotu, aby na něm bylo možno dále stavět.. Některé odezvy rostlin na experimentální zásahy zřejmě neznamenaají ohrožení pro fungování společenstva, ale jiné mohou působit alarmujícím dojmem. Zejména zvýšený přísun dusíku se zdá být ohrožujícím činitelem, neboť může poškozovat keříčky a tím prospívat graminoidům. Je zapotřebí dalších výzkumů, které by se více zaměřily na zkoumání fenologických reakcí k pozměněným faktorům v různých kombinacích a které by lépe rozkódovaly směr a intenzitu působení skrytých faktorů na fenologii rostlin (okus, vzrůstu biomasy, vliv společenstva, houbové nákazy...). S dostatečnými a věrohodnými informacemi bude možno navrhnout účinný management pro udržení cenného společenstva tundry.

6 Souhrn

1. Kvalitativní fenologie borůvky reagovala na experimentální zásahy slaběji než vřes
2. Všechny kvalitativní fenologické projevy vřesu byly pod vlivem zásahů oproti kontrole urychleny
3. Hnojení v kombinaci se zvýšenou teplotou způsobilo dřívější senescenci borůvky
4. Všechny testované znaky kvantitativní fenologie borůvky i vřesu byly experimentálními zásahy příznivě ovlivněny
5. Experimentální zásahy průkazně zvýšily podíl kvetoucích jedinců vřesu
6. Zvýšená teplota a zvýšená teplota v kombinaci se zaléváním prodloužily sezónní aktivitu borůvky. Zvýšená teplota v kombinaci s hnojením sezónu výrazně zkrátily
7. Vliv manipulovaných faktorů se mezi sebou nelišil, jedinou výjimkou byla urychlená senescence borůvky při zásahu hnojení×ohřívání

7 Reference

- Aerts R, Cornelissen JHC, Dorrepaal E. 2006. Plant performance in a warmer world: general responses of plants from cold, northern biomes and the importance of winter and spring events. *Plant Ecology*. 182:65–77.
- Aerts R, Cornelissen JHC, Dorrepaal E, Van Logtestijn RSP, Callaghan TV. 2004. Effects of experimentally imposed climate scenarios on flowering phenology and flower production of subarctic bog species. *Global Change Biology*. 10:1599–1609.
- Andrews CJ. 1996. How do plants survive ice? *Annals of Botany*. 78:529–536.
- Berendse F, van Breemen N, Rydin H, Buttler A, Heijmans MMPD, Hoosbeek MR, Lee, JA, Mitchell E, Saarinen T, Vasander H, Wallén B. 2001. Raised atmospheric CO₂ levels and increased N deposition cause shifts in plant species composition and production in Sphagnum bogs. *Global Change Biology*. 7:591–598.
- Bernier G. 1988. The control of floral evocation and morphogenesis. *Annual Review of Plant Physiology*. 39:175–219.
- Bobbink R, Hicks K, Galloway J, Spranger T, Alkemade R, Ashmore M, Bustamante M., Cinderby S, Davidson E, Dentener F, Emmett B, Erisman JW, Fenn M, Gilliam F, Nordin F, Pardo L, De Vries W. 2010. Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications*. 20(1):30–59.
- Bobbink R, Hornung M, Roelofs JGM. 1998. The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology*. 86:717–738.
- Bokhorst S, Bjerke JW, Bowles FW, Melillo J, Callaghan TV, Phoenix GK. 2008. Impacts of extreme winter warming in the sub-Arctic: growing season responses of dwarf shrub heathland. *Global Change Biology*. 14:2603–2612.
- Bokhorst S, Bjerke W, Street LE, Callaghan TV, Phoenix GK. 2011. Impacts of multiple extreme winter warming events on sub-Arctic heathland: phenology, reproduction, growth, and CO₂ flux responses. *Global Change Biology*. 17: 2817–2830.
- Bouwman AF, Van Vuuren DP, Derwent RG, Posch M. 2002. A Global analysis of acidification and eutrophication of terrestrial ecosystems. *Water, Air, and Soil Pollution*. 141:349–382.
- Bradley NL, Leopold AC, Ross J, Huffaker W. 1999. Phenological changes reflect climate change in Wisconsin. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, 96, 9701–9704.
- Britton AJ, Fisher JM. 2007. Interactive effects of nitrogen deposition, fire and grazing on diversity and composition of low-alpine prostrate *Calluna vulgaris* heathland. *Journal of Applied Ecology*. 44:125–135.
- Campbell BD, Grime JP, Mackey JML, Jalili A. 1991. The quest for mechanistic understanding of resource competition in plant communities: the role of experiments. *Functional Ecology*. 5: 241–253.
- Carroll JA, Caporn SJM, Cawley L, Read DJ, Lee JA. 1999. The effect of increased deposition of atmospheric nitrogen on *Calluna vulgaris* in Upland Britain. *Nex Phytologist*. 141:423–431.

- Clear RM, Patrick SK. 2000. Fusarium head blight pathogens isolated from Fusarium-damaged kernels of wheat in western Canada, 1993 to 1998. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 22:51–60.
- Cleland EE, Chuine I, Menzel A, Mooney HA, Schwartz MD. 2007. Shifting plant phenology in response to global change. *TRENDS in Ecology and Evolution*. 22(7):357–365.
- Coudun Ch, Gégout JC. 2007. Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *Journal of Vegetation Science*. 18: 517-524.
- Coufal J, Šebek O. 1969. Klimatické poměry Krkonoš. In: Fanta J, editors. Příroda Krkonošského národního parku. 1. vydání, Praha: SZN. p. 88–101.
- Currey PM, Johnson D, Dawson LA, van der Wal R, Thornton B, Sheppard LJ, Leith ID, Artz RRE. 2011. Five years of simulated atmospheric nitrogen deposition have only subtle effects on the fate of newly synthesized carbon in *Calluna vulgaris* and *Eriophorum vaginatum*. *Soil Biology & Biochemistry*. 43:495–502.
- Čvančara A. 1990. *Vacciniaceae* S. F. GRAY – borůvkovité. In: Hejný S, Slavík B, editors. Květena ČR 2. 1. vydání. Praha: Academia. p. 503–508.
- Davies GM, Legg CJ, O'Hara R, MacDonald AJ, Smith AA. 2010. Winter desiccation and rapid changes in the live fuel moisture content of *Calluna vulgaris*. *Plant Ecology & Diversity*. 33:289–299.
- Diaz HF, Bradley R. 1997. Temperature variations during the last century at high elevation sites. *Climatic Change*. 36:253–279.
- Dirnböck T, Dullinger S, Grabherr G. 2003. A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. *Journal of Biogeography*. 30:401–417.
- Dueck TA, Van der Eerden LJ, Beemsterboer B, Elderson J. 1991. Nitrogen uptake and allocation by *Calluna vulgaris* (L.) Hull and *Deschampsia flexuosa* (L.) Trin. exposed to ¹⁵NH₃. *Acta Botanica Neerlandica*. 40: 257–267.
- Dunne JA, Harte J, Taylor KJ. 2003. Subalpine meadow flowering phenology responses to climate change: Integrating experimental and gradient methods. *Ecol. Monogr*. 73:69–86.
- Dvořák J, Vaněk J. 2002. Krkonošský národní park. In: Faltysová H, Mackovičín P, Sedláček M. a kol. Královéhradecko: Chráněná území ČR, svazek V. In: Mackovičín P, Sedláček M, editors. Chráněná území ČR.
- Emmett BA, Beier C, Estiarte M, Tietema A, Kristensen HL, Williams D, Peñuelas J, Schmidt I, Sowerby A. 2004. The response of soil processes to climate change: results from manipulation studies across an environmental gradient. *Ecosystems* 7:625–637.
- Fitter AH, Fitter RSR. 2002. Rapid changes in flowering time in British plants. *Science*. 296:1689–1691.
- Galloway JN, Dentener FJ, Capone DG et al. 2004. Nitrogen cycles: past, present, and future. *Biogeochemistry*. 70:153–226.
- Gimingham CH. 1958. *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Journal of Ecology*. 48(2):455–483.
- Głowicki F. 1997. Wieloletnia seria pomiarów temperatury powietrza na Snieżce. In: Sarosiek J, Štursa J, editors. Geoekologiczne problemy Karkonoszy. Poznań: Tom 1. Acarus.
- Gordon C, Woodin SJ, Alexander IJ, Mullins CE. 1999. Effects of increased temperature, drought and nitrogen supply on two upland perennials of

- contrasting functional type: *Calluna vulgaris* and *Pteridium aquilinum*. *New Phytol.* 14(2):243–258.
- Grelet GA, Alexander IJ, Millard P, Proe MF. 2003. Does morphology or the size of the internal nitrogen store determine how *Vaccinium* spp. respond to spring nitrogen supply? *Functional Ecology.* 17:690–699.
- Grime JP et. al. 1968. *Comparative plant ecology: A functional approach to common British species.* Unwin Hyman Ltd., London. 742p.
- Grabherr G, Gottfried M, Pauli H. 1994. Climate Effects on Mountain Plants. *Nature.* 369:448.
- Hancock MH. 2008. An exceptional *Calluna vulgaris* winter die-back event, Abernethy Forest, Scottish Highlands. *Plant Ecology & Diversity.* 1(1):89–103.
- Hansen J, Sato M, Ruedy R, Lo K, Lea DW, Medina-Elizade M. 2006. Global temperature change. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 103: 14288–14293.
- Hartley AE, Neill Ch, Melillo JM, Crabtree R, Bowles FP. 1999. Plant performance and soil nitrogen mineralization in response to simulated climate change in subarctic dwarf shrub heath. *Oikos.* 86:331–343.
- Hegland SJ, Nielsen A, Lázaro A, Bjerknes AL, Totland Ø. 2009. How does climate warming affect plant-pollinator interactions? *Ecology letters.* 12:184–195.
- Henry GHR, Molau U. 1997. Tundra plants and climate change: the international tundra experiment ITEX). *Global Change Biology* 3(Suppl. 1):1–9.
- Hofland-Zijlstra JD, Berendse F. 2009. The effect of nutrient supply and light intensity on tannins and mycorrhizal colonisation in Dutch heathland ecosystems. *Plant Ecology.* 201:661–675.
- Chapin FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics.* 11:233–260.
- Chapin FS, Shaver GR, Giblin AE, Nadelhoffer KJ, Laundre JA. 1995. Responses of arctic tundra to experimental and observed changes in climate. *Ecology.* 76(3):694–711.
- Chapman HM, Bannister P. 1995. Flowering, shoot extension, and reproductive performance of heather, *Calluna vulgaris* (L.) Hull, in Tongariro National Park, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany* 33:111–119.
- Chytrý M, Kučera T, Kočí M, editors. 2001. *Katalog biotopů České republiky. Interpretáční příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd.* 1. vydání. Praha: AOPK ČR. p.307.
- Ingestad T. 1973. Mineral nutrient requirements of *Vaccinium vitis-idea* and *Vaccinium myrtillus*. *Physiologia plantarum.* 29:239–246.
- Inouye DW, Saavedra F, Lee-Yang W. 2003. Environmental influences on the phenology and abundance of flowering by *Androsace septentrionalis* (*Primulaceae*). *Am. J. Bot.* 90:905–910.
- IPCC. 2007. *Mezivládní panel pro změnu klimatu, 4. hodnotící zpráva. Změna klimatu 2007: Souhrnná zpráva, shrnutí pro politické představitele* [internet]. Dostupný z www.env.cz. Český překlad.
- Jeník J. 1961. *Alpínská vegetace Krkonoš, Hrubého Jeseníku a Králického Sněžníku.* Praha: ČSAV. p. 407.
- Jentsch A, Kreyling J, Boettcher-Treschkow J, Beierkuhnlein C. 2009. Beyond gradual warming: extreme weather events alter flower phenology of european grassland and heath species. *Global Change Biology.* 15:837–849.
- Jonas T, Rixen Ch, Sturm Ch, Stoeckli V. 2008. How alpine plant growth is linked to snow cover and climate variability. *Journal of geophysical research.* 113:1–9.

- Jonasson S, Lee JA, Callaghan TV, Havström M, Parsons AN. 1996a. Direct and indirect effects of increasing temperatures on subarctic ecosystems. *Ecological Bulletins*. 45:180–191.
- Jonasson S, Michelsen A, Schmidt IK, Nielsen EV, Callaghan TV. 1996b. Microbial biomass C, N and P in two arctic soils and responses to addition of NPK fertilizer and sugar: implications for plant nutrient uptake. *Oecologia*. 106:507–515.
- Kavalcová V, Kavalec K. 2003. Jeseníky. In: Šafář J. a kol. Olomoucko: Chráněná území ČR, svazek IV. In: Mackovičín P, Sedláček M, editors. Chráněná území ČR. 1. vydání. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a Ekocentrum Brno.
- Knowles N, Dettinger MD, Cayan DR. 2006. Trends in snowfall versus rainfall in the western United States. *Journal of Climate*. 19: 4545–4559.
- Kociánová M, Sekyra J. 1995. Distribution of vegetated patterned grounds. In: Soukupová L, Kociánová M, Jeník J, Sekyra J, editors. Arctic-alpine tundra in the Krkonoše, the Sudetes. *Opera Cocontica*. 32:54–66.
- Kočí M. 2007. Acidofilní alpské trávníky (*Juncetea trifidi*). In: Chytrý M, editor. Vegetace České republiky 1: Travinná a keříčková vegetace. Praha: Academia. p. 76–83.
- Körner Ch. 1999. Alpine plant life. 1.vydání. Berlín: Springer. p. 338.
- Krahulec F. 1990. Alpine vegetation of the Králický Sněžník Mts. (The Sudeten Mts.). *Preslia*. 62:307–322.
- Kreyling J, Beierkuhnlein C, Pritsch K, Schloter M, Jentsch A. 2008. Recurrent soil freeze-thaw cycles enhance plant productivity. *New Phytologist*. 177:938–945.
- Křísa B. 1990. *Ericaceae* JUSS. – vřesovité. In: Hejný S, Slavík B, editors. Květena ČR 2, 1. vydání. Praha: Academia. p. 495–503.
- Kudo G, Hirao AS. 2006. Habitat-specific responses in the flowering phenology and seed set of alpine plants to climate variation: implications for global-change impacts. *Popul Ecol*. 48:49–58.
- Kudo G, Suzuki S. 2002. Relationships between flowering phenology and fruit-set of dwarf shrubs in alpine fellfields in Northern Japan: A comparison with a subarctic heathland in Northern Sweden. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*. 34(2):185–190.
- Laine K, Henttonen H. 1983. The role of plant production in microtine cycles in northern Fennoscandia. *Oikos*. 40:407–418.
- Larigauderie A, Kummerow J. 1991. The sensitivity of phenological events to changes in nutrient availability for several plant growth forms in the arctic. *Holarctic ecology*. 14:38–44.
- Larsen KS, Andresen LC, Beier C, Jonasson S, Albert KR, Ambus P, Arndal MF, Carter MS, Christensen S, Holmstrup M, Ibrom A, Kongstad J, van der Linden V, Maraldo K, Michelsen A, Mikelsen T, Pilegaard K, Prieme A, Ro-Poulsen H, Schmidt IK, Selsted MB, Stevnbak K. 2011. Reduced N cycling in response to elevated CO₂, warming, and drought in a Danish heathland: Synthesizing results of the CLIMAITE project after two years of treatments. *Global Change Biology*. 17: 1884–1899.
- Lednický V. 1985. Podnebí Pradědu. Šumperk, Severní Morava, sv. 49. p. 44–48.
- Lexer MJ, Honninger K, Scheifinger H, Matulla Ch, Groll N, Kromp-Kolb H, Schadauer K, Starlinger F, Englisch M. 2002. The sensitivity of Austrian forest to scenarios of climatic change: a large-scale risk assessment based on a

- modified gap model and forest inventory data. *Forest Ecology and Management*. 162: 53–72.
- Limpens J, Raymakers JTAG, Baar J, Berendse F, Zijlstra JD. 2003b. The interaction between epiphytic algae, parasitic fungus and *Sphagnum* as affected by N and P. *Oikos*. 103: 59–68.
- Linderholm HW. 2006. Growing season changes in the last century. *Agricultural and Forest Meteorology*. 137: 1–14.
- Mäkipää R. 1999. Response patterns of *Vaccinium myrtillus* and *V. vitis-idaea* along nutrient gradients in boreal forest. *J. Veg. Sci.* 10: 17–26.
- Marion GM, Hastings SJ, Oberbauer SF, Oechel WC. 1989. Soil-plant element relationships in a tundra ecosystem. *Holarctic Ecology*. 12:296–303.
- Marion G.M., Bockheim J.G., Brown J. 1997a. Arctic soils and the ITEX experiment. *Global Change Biology* 3(Suppl. 1):33–43.
- Marion G.M., Henry G.H.R., Freckman D.W., Johnstone J., Jones G., Jones M.H., Lévesque E., Molau U., Mølgaard P., Parsons A.N., Svoboda J., Virginia R.A. 1997b. Open-top designs for manipulating field temperature in high-latitude ecosystems. *Global Change Biology* 3(Suppl. 1):20–32.
- Menzel A, Fabian P. 1999. Growing season extended in Europe. *Nature*. 397:659–659.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Koch E, Aasa A, Ahas R, Alm-Kübler K, Bissolli P, Braslavská O, Briede A, Chmielewski FM, Çrepinšek Z, Curnel Y, Dahl Å, Defila C, Donnelly A, Filella Y, Jatzak K, Måge F, Mestre A, Nordli Ø, Peñuelas J, Pirinen P, Remišová V, Scheifinger H, Striz M, Susnik A, van Vliet AJH, Wielgolaski FE, Zach S, Züst A. 2006a. European phenological response to climate change matches the warming pattern. *Global Change Biology*. 12:1969–1976.
- Menzel A, Sparks TH, Estrella N, Roy DB. 2006b. Altered geographic and temporal variability in phenology in response to climate change. *Global Ecology and Biogeography*. 15:498–504.
- Miller-Rushing AJ, Inouye DW, Primack RB. 2008. How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of population size and sampling frequency. *Journal of ecology*. 96:1289–1296.
- Molau U, Mølgaard P, editors. 1996. *The International Tundra Experiment Manual*. Danish Polar Center. Copenhagen. p. 82.
- Nařízení vlády ČR č. 41 Sb., z roku 1963.
- Nordin A, Näsholm T, Ericson L. 1998. Effects of simulated N deposition on understorey vegetation of a boreal coniferous forest. *Functional ecology*. 12:691–699.
- Nordin A, Strengbom J, Witzell J, Näsholm T, Ericson L. 2005. Nitrogen deposition and the biodiversity of boreal forests: Implications for the nitrogen critical load. *Ambio*. 34: 20–24.
- Ögren E. 1996. Premature dehardening in *Vaccinium myrtillus* during a mild winter: a cause for winter dieback?
- Parmentier FJW, van der Molen MK, van Huissteden J, Karsanaev SA, Kononov AV, Suzdalov DA, Maximov TC, Dolman AJ. 2011. Longer growing seasons do not increase net carbon uptake in the northeastern Siberian tundra. *Journal of geophysical research.biogeosciences*. 116.
- Parsons AN, Welker JM, Wookey PA, Press MC, Callaghan TV, Lee JA. 1994. Growth responses of four sub-Arctic dwarf shrubs to simulated environmental change. *Journal of Ecology*. 82(2):307–318.
- Peñuelas J, Filella I. 2001. Responses to a warming world. *Science*, 294: 793–795.

- Peñuelas J, Gordon C, Llorens L, Nielsen T, Tietema A, Beier C, Bruna P, Emmett B, Estiarte M, Gorissen A. 2004. Nonintrusive Field Experiments Show Different Plant Responses to Warming and Drought Among Sites, Seasons, and Species in a North–South European Gradient. *Ecosystems*. 7:598–612.
- Peñuelas J, Prieto P, Beier C, Cesaraccio C, de Angelis P, de Dato G, Emmet EA, Estiarte M, Garadnai J, Gorissen A, Láng EK, Kröel-Dulay G, Llorens L, Pellizzaro G, Riis-Nielsen T, Schmidt IK, Sirca C, Sowerby A, Spano D, Tietema A. 2007. Response of plant species richness and primary productivity in shrublands along a north–south gradient in Europe to seven years of experimental warming and drought: reductions in primary productivity in the heat and drought year of 2003. *Global Change Biology*. 13: 2563–2581.
- Phoenix GK, Gwynn-Jones D, Callaghan TV, Sleep D, Lee JA. 2001. Effects of global change on a sub-arctic heath: effects of enhanced UV-B radiation and increased summer precipitation. *Journal of Ecology*. 89: 256–267.
- Power SA, Ashmore MR, Cousins DA. 1998. Impacts and fate of experimentally enhanced nitrogen deposition on a British lowland heath. *Environmental Pollution*. 102: 27–34.
- Power SA, Green ER, Barker ChG, Bell JNB, Ashmore MR. 2006. Ecosystem recovery: heathland response to a reduction in nitrogen deposition. *Global Change Biology*. 12:1241–1252.
- Pop EW, Oberbauer SF, Starr G. 2000. Predicting vegetative bud break in two arctic deciduous shrub species, *Salix pulchra* and *Betula nana*. *Oecologia*. 124:176–184.
- Press MC, Potter JA, Burke MJW, Callaghan TV, Lee JA. 1998. Responses of subarctic dwarf shrub heath community to simulated environmental change. *Journal of ecology*. 86:315–327.
- Prieto P, Peñuelas J, Niinemets Ü, Ogaya R, Schmidt IK, Beier C, Tietema A, Sowerby A, Emmett BA, Láng EK, Kröel-Dulay G, Lhotsky B, Cesaraccio C, Pellizzaro G, de Dato G, Sirca C, Estiarte M. 2009. Changes in the onset of spring growth in shrubland species in response to experimental warming along a north–south gradient in Europe. *Global Ecology and Biogeography*. 18: 473–484.
- Prins AH, Berdowski JJM, Latuhihin MJ. 1991. Effect of NH₄ fertilization on the maintenance of a *Calluna vulgaris* vegetation. *Acta Botanica Neerlandica*. 40:269–279.
- Quitt E. 1971. Klimatické oblasti Československa. Brno: Academia. *Studia Geographica* 16, GgÚ ČSAV. p. 73.
- Räisänen J, Hansson U, Ullerstig A, Doscher R, Graham LP, Jones C, Meier HEM, Samuelsson P, Willen U. 2004. European climate in the late twenty-first century: regional simulations with two driving global models and two forcing scenarios. *Climate Dynamics*. 22: 13–31.
- Reay DS, Dentener F, Smith P, Grace J, Feely RA. 2008. Global nitrogen deposition and carbon sinks. *Nature Geoscience*. 1:430–437.
- Ritchie JC. 1956. *Vaccinium myrtillus* L. *Journal of Ecology* 44(1):291–299.
- Rixen Ch, Schwoerer Ch, Wipf S. 2010. Winter climate change at different temporal scales in *Vaccinium myrtillus*, an Arctic and alpine dwarf shrub. *Polar Research*. 29:85–94.
- Robeson SM. 2004. Trends in time-varying percentiles of daily minimum and maximum temperature over North America. *Geophysical research letters*. 31: L04203.

- Rustad LE, Campbell JL, Marion GM, Norby RJ, Mitchel MJ, Hartley AE, Cornelissen JHC, Gurevitch J. 2001. A meta-analysis of the response of soil respiration, net nitrogen mineralization, and aboveground plant growth to experimental ecosystem warming. *Oecologia*. 126:543–562.
- Sæbø A, Håland Å, Skre O, Mortensen LM. 2001. Influence of Nitrogen and Winter Climate Stresses on *Calluna vulgaris* (L.) Hull. *Annals of Botany*. 88:823–828.
- Sanetřík M. 2004. Evropské národní parky. 1. vydání. Štíty: Pavel Ševčík - Veduta. p. 150.
- Selås V. 2010. Seed production of a masting dwarf shrub, *Vaccinium myrtillus*, in relation to previous reproduction and weather. *Can. J. Bot.* 78: 423–429.
- Shaver GR, Chapin FS. 1995. Long-term responses to factorial, NPK fertilizer treatment by Alaskan wet and moist tundra sedge species. *Ecography*. 18(3):259–275.
- Shaver GR, Johnson LC, Cades DH, Murray G, Laundre JA, Rastetter EB, Nadelhoffer KJ, Giblin AE. 1998. Biomass and CO₂ flux in wet sedge tundras: responses to nutrients, temperature, and light. *Ecological Monographs*. 68:75–97.
- Shevtsova A, Ojala A, Neuvonen S, Vieno M, Haukioja E. 1995. Growth and Reproduction of Dwarf Shrubs in a Subarctic Plant Community: Annual Variation and Above-Ground Interactions with Neighbours. *Journal of Ecology* 83(2):263–275.
- Shibata M, Tanaka H, Nakashizuka T. 1998. Causes and consequences of mast seed production of four co-occurring *Carpinus* species in Japan. *Ecology*. 79:54–64.
- Schlesinger WH. 2009. On the fate of anthropogenic nitrogen. *Proceedings of the National Academy of Science*. 106:203–208.
- Schwartz MD. 1999. Advancing to full bloom: planning phenological research for the 21st century. *International Journal of Biometeorology*. 42:113–118.
- Schwartz MD, Ahas R, Aasa A. 2006. Onset of spring starting earlier across the Northern Hemisphere. *Global Change Biology*. 12: 343–351.
- Smart SM, Robertson JC, Shield EJ, Van de Poll HM. 2003. Locating eutrophication effects across British vegetation between 1990 and 1998. *Global Change Biology*. 9:1763–1774.
- Sparks TH, Menzel A. 2002. Observed changes in seasons: an overview. *International Journal of Climatology*. 22: 1715–1725.
- Strengbom J, Englund G, Ericson L. 2006. Experimental scale and precipitation modify effects of nitrogen addition on a plant pathogen. *Journal of Ecology*. 94:227–233.
- Strengbom J, Walheim M, Näsholm T, Ericson L. 2003. Regional differences in the occurrence of understorey species reflect nitrogen deposition in Swedish forests. *Ambio*, 32, 91–97.
- Sullivan PF, Wolker JM. 2005. Warming chambers stimulate early season growth of antarctic sedge: results of minirhizotron field study. *Oecologia*. 142: 616–626.
- Suzuki S., Kudo G. 1997. Short-term effects of simulated environmental change on phenology, leaf traits, and shoot growth of alpine plants on a temperate mountain, northern Japan. *Global Change Biology* 3(Suppl. 1):108–115.
- Suzuki S, Kudo G. 2000. Responses of alpine shrubs to simulated environmental change during three years in the mid-latitude mountain, northern Japan. *Ecography*. 23:553–564.

- Šafář J. 2003. Králický Sněžník. In: Šafář J. a kol. Olomoucko: chráněná území ČR, svazek IV. In: Mackovičín P, Sedláček M, editors. Chráněná území ČR. 1. vydání. Praha: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a Ekocentrum Brno.
- Škrottová P. Fenologické odezvy vybraných alpínských chamaefytů a hemikryptofytů na globální změny prostředí. Bakalářská práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 61s.
- Tahkokorpi M, Taulavuori M, Laine K, Taulavuori E. 2007. After-effects of drought-related winter stress in previous and current year stems of *Vaccinium myrtillus* L. *Environmental and Experimental Botany*. 61:85–93.
- Tape K, Sturm M, Racine C. 2006. The evidence for shrub expansion in northern Alaska and the Pan-Arctic. *Global Change Biology*. 12:686–702.
- Taulavuori E, Tahkokorpi M, Laine K, Taulavuori K. 2010. Drought tolerance of juvenile and mature leaves of a deciduous dwarf shrub *Vaccinium myrtillus* L. in a boreal environment. *Protoplasma*. 241:19–27.
- Tejnský J, Tejnská S. 1972. Klimatické poměry Pradědu. *Campanula*. 3:53–56.
- Theurillat JP, Guisan A. 2001. Potential impact of climate change on vegetation in the European Alps. A review. *Climatic Change*. 50:77–109.
- Theurillat JP, Schlüssel ACh. 2000. Phenology and distribution strategy of key plant species within the subalpine-alpine ecocline in the Valaisan Alps (Switzerland). *Phytocoenologia*. 30(3–4):439–456.
- Tierney GL, Fahey TJ, Groffman PM, Hardy JP, Fitzhugh RD, Driscoll CT. 2001. Soil freezing alters fine root dynamics in a northern hardwood forest. *Biogeochemistry*. 56:175–190.
- Tolvanen A. 1997. Recovery of the bilberry (*Vaccinium myrtillus* L.) from artificial spring and summer frost. *Plant Ecology*. 130:35–39.
- Van Bremen, Borrough PA, Velthorst EJ, Dobben HF, van Wit T, de Ridder TB, Reijnders HFR. 1982. Soil acidification from atmospheric ammonium sulphate in forest canopy throughfall. *Nature*. 299:548–550.
- Van den Berg LJJ, Peters CJH, Ashmore MR, Roelofs JGM. 2008. Reduced nitrogen has a greater effect than oxidized nitrogen on dry heathland vegetation. *Environmental Pollution*. 154:359–369.
- Van der Heijden E, Verbeek SK, Kuiper PJC. 2000. Elevated atmospheric CO₂ and increased nitrogen deposition: effects on C and N metabolism and growth of the peat moss *Sphagnum recurvum* P. Beauv. Var. *mucronatum* (Russ.) Warnst. *Global Change Biology*. 6:201–212.
- Van Wijk MT, Williams M, Laundre JA, Shaver GR. 2003. Interannual variability of plant phenology in tussock tundra: Modelling interactions of plant productivity, plant phenology, snowmelt and soil thaw. *Global Change Biology*. 9:743–758.
- Verburg PSJ, van Breemen N. 2000. Nitrogen transformations in a forested catchment in southern Norway subjected to elevated temperature and CO₂. *Forest Ecology and Management*. 129:31–39.
- Vitousek P. 1994. Beyond global warming: ecology and global change. *Ecology*. 75: 1861–1876.
- Vyhláška MŽP ČR č. 6/1991 Sb. ze dne 14. 12. 1990.
- Walther G, Post E, Convey P, Menzel A, Parmesan C, Beebee TJC, Fromentin J, Hoegh-Guldberg O, Bairlein F. 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*. 416: 389–395.

- Welker JM, Molau U, Parsons AN, Robinson CH, Wookey PA. 1997. Response of *Dryas octopetala* to ITEX environmenta! manipulations: a synthesis with circumpolar comparisons. *Global Change Biol*, 3 (Suppl. 1): 61-73.
- Whitehead SJ, Caporn SJM, Press MC. 1997. Effects of elevated CO₂, nitrogen and phosphorus on the growth and photosynthesis of two upland perennials: *Calluna vulgaris* and *Pteridium aquilinum*. *New Phytologist*. 135(2):201–211.
- Yesmin L, Gammack SM, Cresser MS. 1996. Effects of atmospheric nitrogen deposition on ericoid mycorrhizal infection of *Calluna vulgaris* growing in peat soils. *Applied Soil Ecology*. 4:49–60.
- Zahradník D. 2011. In: Banaš M, Zeidler M, Hofmeister J, Zahradník D. 2011. Změny alpských ekosystémů na území KRNAP, NPR Králický Sněžník a CHKO Jeseníky v kontextu globálních změn: Závěrečná zpráva o řešení projektu (2011). Olomouc, 159 pp.
- Zhou LM, Tucker CJ, Kaufmann RK, Slayback D, Shabanov NV, Myneni RB. 2001. Variations in northern vegetation activity inferred from satellite data of vegetation index during 1981 to 1999. *Journal of Geophysical Research—Atmospheres*. 106:20 069–20 083.

Internetové zdroje:

<http://maps.google.cz>

8 Přílohy



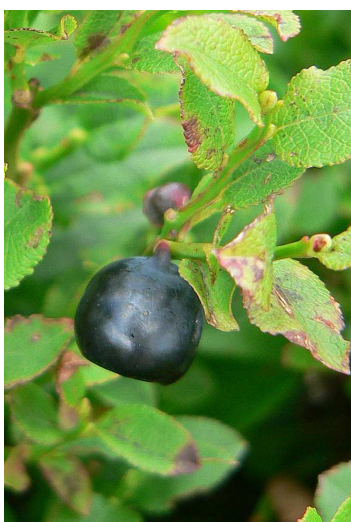
Borůvka - fenofáze P1



Borůvka - fenofáze P2



Borůvka - fenofáze P3 a P4



Borůvka - fenofáze P5



Borůvka - fenofáze P6



Borůvka - fenofáze P7



Vřes - fenofáze P1



Vřes - fenofáze P2 a P3



Vřes - fenofáze P4



Plocha s OTC, zařízení na jímání dešťové vody, v pozadí praděd. Lokalita Petrova Kameny



Okus listových pupenů borůvky, foto J. Červinka



Usychání borůvky na jaře roku 2011, Jeseníky. Foto J. Červinka



Houbová nákaza na listech borůvky, Jeseníky



Sesychající vegetace v OTC včetně rezavějícího vřesu. Foto J. Červinka