

Univerzita Palackého v Olomouci
Přírodovědecká fakulta
Katedra ekologie a životního prostředí



Vliv globálních změn prostředí na obsah dusíku a
uhlíku v biomase rostlin alpínských vřesovišť
v pohořích Vysokých Sudet

Marie RÁČKOVÁ

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. Miroslav Zeidler, Ph.D.

Olomouc 2012

Ráčková, M.: Vliv globálních změn prostředí na obsah dusíku a uhlíku v biomase rostlin alpínských vřesovišť v pohořích Vysokých Sudet. Diplomová práce. Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 51 s., 8 příloh, česky.

Abstrakt

Vegetace alpínského vřesoviště je přizpůsobena nízkým teplotám vzduchu a nízké dostupnosti živin z půdy. Globální změny by mohly způsobit změnu teplotních a chemických vlastností alpínského prostředí a tak ohrozit tuto keříčkovou vegetaci. Cílem práce bylo porovnat vlivy globálních změn na zastoupení dusíku a uhlíku v biomase rostlin alpínských vřesovišť. V každém ze 3 pohoří Vysokých Sudet byly vymezeny trvalé plochy, které byly vystaveny vlivu zvýšené teploty nebo zvýšené teploty a zalévání nebo zvýšené teploty a hnojení. Po 4 letech působení vlivů byl na pokusných plochách proveden odběr biomasy. U nadzemní biomasy byly rozlišeny 3 ekologické skupiny rostlin, tj. neopadavé keříčky *Calluna vulgaris*, opadavé keříčky *Vaccinium myrtillus* a trávy. Pro nadzemní i podzemní biomasu bylo zjištěno množství elementárního dusíku a uhlíku. Výsledky ukázaly, že na studijních plochách se zvýšenou teplotou došlo ke snížení koncentrace dusíku v nadzemní biomase v důsledku vyšší produkce biomasy. Na hnojených a zároveň zahřívaných plochách bylo v nadzemní biomase průměrně vyšší procentuální zastoupení i celkové hmotnostní zastoupení dusíku. U vřesu a borůvky došlo ke snížení koncentrace dusíku na zahřívaných plochách. V případě vřesu bylo příčinou zvýšení růstu biomasy a/nebo jeho dřívější fenologie. U borůvky byl pokles způsoben její opadavostí a/nebo nižší konkurenční schopností jejích kořenů. U trav došlo ke zvýšení procentuálního zastoupení dusíku i produkci biomasy na hnojených a zároveň zahřívaných plochách. Trávy jsou na hnojení nejcitlivěji reagující skupinou rostlin v alpínské zóně. Díky zvýšené dostupnosti dusíku v půdě by mohlo dojít k posunu konkurenčních vztahů ve prospěch trav. Z různých typů managementů přichází u vegetace alpínského vřesoviště v úvahu strhávání drnu nebo přidávky labilního uhlíku, který by imobilizoval v mikrobiální biomase volně dostupný půdní dusík.

Klíčová slova: alpínská zóna, dusík, globální změny, teplota, hnojení, zakrslé keříčky, trávy, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*

Ráčková, M.: The Impact of Global Environmental Changes on Nitrogen and Carbon Contents in Plant Biomass of Alpine Heaths in High Sudetes Mountain Ranges. Diploma Thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University of Olomouc, 51 p., 8 Appendices, in Czech.

Abstract

Vegetation of alpine heath is adapted to low air temperature and to low availability of mineral supply from the soil. Global changes may change temperature and chemical properties of alpine zone, and thus they may endanger this type of vegetation. The aim of this paper was to assess influences of global environmental changes on nitrogen and carbon rates in biomass of alpine dwarf shrub vegetation. Permanent plots were established in all 3 mountain ranges of the High Sudetes. Increased air temperature or increased air temperature with watering or increased air temperature with fertilization were applied on these plots for duration of 4 years. In the final year, collection of biomass from plots was done. Shoot biomass was sorted out into 3 ecological groups of plants: evergreen dwarf shrub *Calluna vulgaris*, deciduous dwarf shrub *Vaccinium myrtillus* and grasses. Percentual content of nitrogen and carbon were analysed for aboveground and belowground biomass. Results showed that increased air temperature lowered nitrogen concentration in shoot biomass because of enhanced biomass production. Weight and concentration of nitrogen were greater in the aboveground biomass on plots with increased air temperature and fertilization. Diminished nitrogen concentration was found at *C. vulgaris* and *V. myrtillus* as result of applied increased air temperature. The reason of this nitrogen drop at *C. vulgaris* is plant growth and/or earlier phenology. At *V. myrtillus* lower nitrogen concentration was caused by its deciduousness and/or lower competitive ability of its roots. Percentual nitrogen content and biomass production at grasses were shifted up due to increased air temperature and fertilization. This fact indicates that grasses are the most responsive group of alpine plants to fertilizing. It seems that global changes will raise the amount of available nitrogen in the soil. Increased soil nitrogen can cause shifts of competitive relationships toward expansion of grasses. Appropriate management of alpine heath can be moving off the turf or addition of labile carbon. The application of labile carbon cause immobilization of available soil nitrogen in the microbial biomass.

Key words: alpine zone, nitrogen, global changes, temperature, fertilization, dwarf shrubs, grasses, *Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus*

Prohlášení

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

V Pardubicích 8. května 2012

.....
podpis

Obsah

Seznam tabulek	vii
Seznam obrázků	viii
Seznam příloh	ix
Poděkování	x
1 ÚVOD	1
Dusík a uhlík v rostlinném těle	2
Vliv klimatických faktorů na příjem dusíku a výnosy fotosyntézy	5
Globální změny v alpínském prostředí	6
Cíle práce	8
2 CHARAKTERISTIKY ÚZEMÍ A VYBRANÝCH DRUHŮ SPOLEČENSTVA	9
Charakteristiky území	9
Charakteristiky vybraných druhů společenstva	12
3 MATERIÁL A METODY	16
Lokalizace experimentu	16
Design experimentu	18
Zpracování vzorků	19
Postup C, N analýz a statistické zpracování	20
4 VÝSLEDKY	22
Obsah prvků v nadzemní a podzemní biomase	22
Obsah prvků v ekologických skupinách rostlin	25
5 DISKUSE	31
Obsah prvků v nadzemní a podzemní biomase	31
Obsah prvků v ekologických skupinách rostlin	36
Budoucnost alpínských vřesovišť	39
6 ZÁVĚR	42
7 LITERATURA	44

Seznam tabulek

Tab. 1: Rozdělení nadzemní biomasy do skupin pro potřeby analýzy C a N.....	20
Tab. 2: Výsledky analýzy ANOVA vyjadřující rozdíly v procentuálním zastoupení uhlíku a dusíku u ekologických skupin rostlin mezi kontrolními plochami a plochami se zásahem	26
Tab. 3: Tab. 3: Výsledky analýzy ANOVA vyjadřující rozdíly v poměru C/N u ekologických skupin rostlin.....	29

Seznam obrázků

Obr. 1: Lokalizace pokusných ploch u Petrových kamenů.....	16
Obr. 2: Lokalizace pokusných ploch u vrcholu Králického Sněžníku.....	17
Obr. 3: Lokalizace pokusných ploch u Studniční hory.....	17
Obr. 4: Schematický nákres hexagonálního tvaru komory (OTC) pro zvyšování teploty prostředí.....	19
Obr. 5: Porovnání procentuálního zastoupení dusíku v nadzemní biomase pro všechna pohoří dohromady na plochách s různými zásahy.....	22
Obr. 6: Porovnání poměru C/N nadzemní biomasy pro všechna pohoří dohromady na plochách s různými zásahy.....	23
Obr. 7: Porovnání procentuálního zastoupení dusíku a uhlíku v podzemní biomase pro všechna pohoří dohromady na plochách s různými zásahy.....	24
Obr. 8: Procentuální zastoupení dusíku u ekologických skupin rostlin na plochách s různými zásahy.....	25
Obr. 9: Procentuální zastoupení uhlíku u ekologických skupin rostlin na plochách s různými zásahy.....	26
Obr. 10: Porovnání procentuálního zastoupení dusíku mezi kontrolními plochami a zahříványými plochami pro vřes a borůvku a mezi kontrolními plochami a plochami se zvýšenou koncentrací dusíku a zvýšenou teplotou pro trávy.....	28
Obr. 11: Porovnání poměru C/N u ekologických skupin rostlin mezi kontrolními plochami a plochami se zásahem.....	30

Seznam příloh

Příloha 1: Pohled na lokalitu u Petrových kamenů v Jeseníkách

Příloha 2: Pohled na lokalitu na Králickém Sněžníku

Příloha 3: Pohled na lokalitu u Studniční hory v Krkonoších

Příloha 4: Skleníčky (OTC) na lokalitě Petrovy kameny

Příloha 5: Ilustrační foto čerpání a demineralizace srážkové vody a zalévání ploch

Příloha 6: Ilustrační foto aplikace hnojení na plochy

Příloha 7: Ilustrační foto odběru nadzemní biomasy z trvalých ploch

Příloha 8: Ilustrační foto odběru podzemní biomasy z trvalých ploch po odstranění nadzemních částí rostlin

Poděkování

Děkuji vedoucímu mé práce Miroslavu Zeidlerovi za cenné rady při psaní této práce a za vstřícnost. Dále Marku Banašovi za možnost účastnit se na projektu a panu Petru Hekerovi za pomoc při laboratorním zpracování vzorků.

Poděkování patří mé rodině a přátelům za podporu a obětavé doprovázení do terénu, jmenovitě Pavlu Burgertovi. Dále děkuji svým milým kolegyním a kolegům, kteří se podíleli na uskutečnění celého výzkumu, za jejich skvělou spolupráci. Díky těmto všem budu na chvíle strávené na horách i v laboratoři vždycky ráda vzpomínat.

V Pardubicích 28. dubna 2012

1 ÚVOD

Alpínská zóna je oblast nad přirozenou horní hranicí lesa. Celkový globální povrch alpínského pásma s pokryvem vegetace je přibližně čtyři milióny km², což je skoro 3 % pevninského povrchu. Tuto relativně malou plochu obsazuje až 10 000 druhů vyšších rostlin, což naznačuje velkou druhovou diverzitu (Körner 2003).

Podnebí alpínské oblasti mírného pásma je charakteristické některými jevy, které jsou spojené se stoupající nadmořskou výškou. Radiace za jasného počasí s nadmořskou výškou stoupá, čímž je podporována fotosyntéza a ohříván povrch rostlin i svrchní vrstvy půdy. Avšak frekvence oblačnosti také stoupá s nadmořskou výškou, a tak je vliv zvýšené radiace do určité míry potlačován (Körner 2003). Teplota s nadmořskou výškou klesá cca o 0,65 °C na 100 m nadmořské výšky (Vysoudil 2006). Nízké teploty zkracují délku vegetační sezóny, zpomalují fyziologické procesy v rostlinách a rozkladné procesy v půdě (Bowman *et Seastedt* 2001). Alpínská společenstva rostlin se tak častokrát označují jako společenstva limitována dusíkem nebo fosforem, protože tyto a další živiny jsou vázány v půdním organickém materiálu (Soudzilovskaia *et al.* 2005).

Limitace alpínských rostlin dusíkem je však zpochybňována. Podle Körnera (2003) jsou rostliny alpínského pásma celkově adaptovány svým pomalým růstem na nízké teploty a málo úživné prostředí a naopak přijímají nadstandardní příjem dusíku, který se v pletivech nezřídí dalším růstem. Toto tvrzení podporuje fakt, že koncentrace živin v pletivech (především dusíku a fosforu) stoupá s nadmořskou výškou (Woodward 1986, Morecroft *et al.* 1992), což platí napříč klimatickými zónami, funkčními skupinami i druhy a nejen pro listy, ale i pro stonky a kořeny (Körner 2003). Tímto tématem se zabývá také Larcher ve svém díle *Physiological Plant Ecology*. Zde uvádí, že sporá výživa nemusí nutně vést k snížení koncentrace živiny v případě, že je růst pozastaven kvůli jiným faktorům, jakými jsou genetický daný zakrslý vzrůst, nedostatek vody, zima (Larcher 1995). K podobnému zjištění došla i Chlumská (2011), že totiž rostliny vysokých poloh jsou ve svém růstu (tj. příjmu uhlíku) omezovány nízkými teplotami a proto u nich dochází k vyšším koncentracím dusíku.

Dusík a uhlík jsou základními stavebními prvky rostlinných pletiv a jejich množství v rostlinném těle, případně vzájemný poměr, může vypovídat o dalších funkčních vlastnostech rostliny i o její ekologii a životních podmínkách (Chlumská

2011). Proto těmto prvkům a jejich roli v rostlinném organismu je věnována samostatná podkapitola.

Dusík a uhlík v rostlinném těle

Dusík je pro život rostliny důležitý coby základní složka protoplazmy a enzymů. Dále představuje strukturální složku chloroplastů (Larcher 1995). Dusík se v rostlinném těle nachází v různých formách. Volně se vyskytuje ve vakuolách jako dusičný iont nebo je vázán v organických sloučeninách, tj. v aminokyselinách, bílkovinách, pyrolových jádrech, v kofaktorech (NADH) a fytohormonech (Pavlová 2005). Bílkoviny obsahují 15–19 %, průměrně však 16 % dusíku. Dusíkaté sloučeniny se kumulují v mladých výhonkách, listech, pupenech, semínkách i zásobních orgánech. Nedostatek dusíku způsobuje u bylin a listnatých dřevin růst malých listů s nedokonale fungujícími stomaty, dále zakrslost, skleromorfózu, nízké hodnoty poměru shoot/root (S/R) a předčasné žloutnutí listů (Larcher 1995).

Dusík se v půdě vyskytuje jako dusičný iont, amonný iont nebo je organicky vázaný. Vznik iontů dusíku v půdě zprostředkovává mikrobiální biomasa (Slavíková 1982). Amonný iont je adsorbovaný na jílových minerálech a v humusu, dusičný iont se nachází ve formě roztoku. Při určitých hodnotách půdního pH může většina rostlin přijímat obě formy dusíku. Při vyšším pH má rostlina tendenci více přijímat dusičné ionty. Při nízkém pH, což je případ všech půd nacházejících se v pohoří Vysokých Sudet (Mackovčín *et al.* 2002, Kavalcová *et al.* 2003), pak rostlina více vstřebává naopak amonné ionty (Larcher 1995). Některé rostliny mohou díky mykorrhize využívat také plynného dusíku (Kroon *et Visner* 2003). Jednoduché organické sloučeniny, např. aminokyseliny, jsou rostlinami z půdy vstřebávány pouze výjimečně (z alpských rostlin např. druhy rodu *Carex*; Kielland 1994)

Z procentuálního vyjádření zastoupení určitého prvku v biomase rostliny se nedá určit, zda je rostlina limitovaná v růstu (Körner 2003). Koncentrace živin v pletivech může být totiž nízká díky závažným limitacím ve výživě nebo může být nízká díky rychlejšímu růstu (*ibid.*). Pokud totiž příjem živin nestačí asimilaci uhlíku (růstu biomasy) během dlouhivé fáze, poměr suché organické hmoty ku přijatým živinám začne stoupat a dochází k efektu „naředění“ (Larcher 1995). Ten způsobuje, že obsah

živin v pletivech se najednou zdá být menší, i přes to, že se celková hmotnost daného prvku v biomase nezměnila.

Na druhou stranu lze z koncentrace živin odvodit řadu poznatků. Například je možné vypočítat množství vyprodukované organické hmoty, když určitá jednotka hmotnosti prvku odpovídá příslušnému množství vyprodukované biomasy. Hodnoty procentuálního zastoupení určité živiny pak přispívají k porozumění cyklu prvků v ekosystému (Shaver *et* Chapin 1991). Efektivita využití určitého prvku se také počítá z jeho koncentrace, a to jako inverzní hodnota ke koncentraci¹ (nízká koncentrace prvku indikuje vysokou efektivitu). Procentuální zastoupení živin dále ukazuje, zda mají pletiva nízkou nebo vysokou kapacitu metabolické aktivity (tj. fotosyntézy), protože koncentrace dusíku, bílkovin a fyziologická aktivita spolu úzce souvisí (Larcher 1995). Podle Körnera (2003) koncentrace určitého prvku indikuje, zda se rostlina nachází nebo nenachází v závažném deficitu dané živiny. Pro metabolismus rostliny je důležité právě procentuální zastoupení určité živiny, nikoli celková hmotnost (Larcher 1995). Symptomy deficitu určitého prvku se pak častokrát rozvíjí v případě mimořádně rychlého růstu (*ibid.*). Chlumská (2011) uvádí, že obsah dusíku je pozitivně korelován s obsahem fosforu v nadzemní i pozemní biomase. Koncentrace dusíku tedy indikuje především fotosyntetickou kapacitu pletiva a efektivitu využití dusíku rostlinou, případně extrémní deficit dusíku.

Uhlík je základní stavební složka rostlinného těla. Vyskytuje se většinou ve formě karbohydrátů. Ty jsou pak základem pro cukry, tuky i škrob, které se u horských rostlin vyskytují ve vyšších koncentracích než u nížinných (Larcher 1995). Uhlíkaté sloučeniny jsou v rámci rostliny translokovány z fotosynteticky aktivních míst svého vzniku (*source*) do tkání, kde jsou spotřebovány nebo uloženy (*sink*). Výtěžky fotosyntézy tedy putují z listů či stonku do meristematických pletiv, plodů, semen nebo zásobních orgánů (*ibid.*). Koncentrace uhlíku zůstává nejčastěji bez ohledu na růst rostliny konstantní (Nybakken *et al.* 2011).

Při zjištění hmotnostního zastoupení dusíku a uhlíku v biomase lze spočítat poměr uhlíku a dusíku (*carbon/nitrogen*, dále jen C/N). C/N rostlinných pletiv skrze svůj opad významně ovlivňuje C/N půdy (Steltzer *et* Bowman 1998; Rejmánková 2001; Seastedt 2001 *in* Steltzer *et* Bowman 1998; McGroddy *et al.* 2004). C/N rostlinné tkáně je také důležitým indikátorem atraktivnosti rostliny pro herbivory. Herbivoři

¹ Efektivita využití prvku se udává i jako samostatná veličina (EUE - element use efficiency; více White 1972).

vyhledávají pletiva s nízkými hodnotami C/N, protože uhlíkaté sloučeniny, jako např. hrubá vláknina, jsou pro živočichy těžce stravitelné (Hejman *et al.* 2004). Vysoký obsah dusíku v rostlinné biomase je živočichy naopak vyhledáván (Richardson *et al.* 2002). Z hodnoty C/N lze tedy usuzovat na intenzitu herbivorie (*ibid.*) nebo na kvalitu píče, která je důležitá z hlediska pastevnictví potažmo agrárního využití (Regal 1958).

Způsob, jakým rostlina s živinami nakládá, je odrazem její životní strategie. Životní strategie jsou „seskupení podobných genových charakteristik, které jsou časté u rostlinných druhů nebo populací a díky nimž pak rostlinné druhy a populace vykazují podobnou ekologii“ (přeloženo z anglického originálu Grime 1981). Grime u rostlin rozpoznává tři rozdílné životní strategie: kompetitory, stres-tolerující rostliny a rudreály. Kompetitoři prosperují v prostředí s malou intenzitou stresu a bez častých disturbancí. Genetická výbava kompetitorů jim zprostředkovává vysoký přísun živin i přes hustý zápoj porostu. Stres-tolerující rostliny jsou typické dlouhověkostí a specifickými adaptacemi, které jim umožňují přežít období nízké produktivity. Stres-strategií na nedostatek živin je zakrslý vzrůst (Larcher 1995). Poslední skupinou rostlin jsou ruderály, které prosperují v prostředí s častými disturbancemi. Jedná se většinou o jednoleté rostliny se schopností rychlého využití zdrojů a s tím spojeného rychlého růstu. Zařazení druhu rostliny k určité životní strategii může predikovat, jakým způsobem bude reagovat na dostupnost živin v prostředí.

Rostliny využívají prvky ve svém těle také podle toho, k jaké přísluší růstové formě. U alpských rostlin jsou 4 nejdůležitější růstové formy: zakrslé dřevnaté keřky, traviny, bylinné vytrvalé rostliny a polštářové rostliny (Körner 2003). Zakrslé keřky se dále dělí na neopadavé a opadavé. Chapin *et al.* (1995) zjistil, že druhy stejné růstové formy si byly podobné v odpovědi na změny zdrojů (světlo, živiny), ale lišily se v odpovědi na zahřívání. Množství dusíku a dalších prvků v biomase se tedy u různých růstových forem a životních strategií rostlin může lišit.

Příjem dusíku rostlinou i fotosyntéza jsou významně ovlivňovány vnějšími faktory prostředí, kterými jsou především teplota, přísun vody a minerálních látek. Těmito faktory prostředí se zabývá následující podkapitola.

Vliv klimatických faktorů na příjem dusíku a výnosy fotosyntézy

Teplota ovlivňuje metabolické procesy, protože má vliv na reakční rychlost chemických reakcí a ovlivňuje aktivitu enzymů. Dle van't Hoffovy rovnice stoupá reakční rychlost s teplotou exponenciálně. Pokud je rozdíl teplot např. 10 stupňů, aktivita enzymů se zvyšuje 1,4 krát nebo až na dvojnásobek původní rychlosti, fyziologické procesy pak maximálně na 1,3 násobek původní rychlosti. Při nižších teplotách se reakční rychlost zvyšuje více než za vyšších teplot, protože za vyšších teplot dochází k limitaci difúzní rychlostí (Larcher 1995).

Voda je nezbytnou sloučeninou pro fyziologické procesy v rostlině. V metabolismu dusíku je důležitým enzymem nitrát reduktáza, která je ze všech enzymů nejvíce narušena vodním deficitem. I krátké období negativní vodní bilance sníží její aktivitu o 20 %, delší doba dokonce o 50 %. V období sucha pak v těle rostliny po aplikaci hnojiv narůstá obsah nitrátu (Larcher 1995). Z hlediska fotosyntézy je dostatečné množství vody potřebné především k zavodnění protoplazmy, protože nedostatek vody pak způsobuje pokles turgoru. V celosvětovém měřítku je vodní deficit nejkritičtější faktorem limitujícím asimilaci (*ibid.*). V alpských podmínkách k přímému omezení fotosyntézy kvůli deficitu vody nedochází (Körner 2003).

Z hlediska příjmu dusíku rostlinou je důležitá teplota jako faktor ovlivňující aktivitu půdních mikroorganismů. Dlouhé období zimy a krátká období vegetační sezóny se sníženými teplotami zpomalují dekompoziční procesy v půdě, které jsou určující pro přítomnost rostlinou přijatelných forem dusíku (Bowman *et Seastedt* 2001). Zatímco zdrojem fosforu, draslíku a dalších potřebných iontů je i matečná hornina (Soudzilovskaia *et al.* 2005), dusík se do půdy dostává hlavně v odumřelém rostlinném materiálu a depozicí z atmosféry (fixace vzdušného N_2 je zde zanedbatelná; Körner 2003). Pozitivní vliv vyšší teploty na rychlost rozkladu organické složky půdy (Chapin *et al.* 1995; Makarov *et al.* 2003; Callaghan *et al.* 2004) se může projevit ve vyšším hmotnostním zastoupení dusíku v rostlině (Richardson *et al.* 2002).

Dostupnost živin z půdy je ovlivněna kromě teploty i množstvím vody v prostředí (Larcher 1995). Při občasném vysychání svrchní vrstvy půdy dochází k zastavení půdních procesů a tím ke snížení dostupnosti živin (Körner 2003). Bowman *et Seastedt* (2001) uvádí, že aktivita mikroorganismů, která zprostředkovává pro rostliny

přijatelné formy dusíku, je omezena nejen extrémně suchým ale i extrémně vlhkým prostředím.

V současné době je věnována pozornost klimatickým změnám, které mohou změnit základní charakteristiky alpínského pásma právě v oblasti teploty, přísunu vody a minerálních látek.

Globální změny v alpínském prostředí

Součástí globálních změn prostředí je globální oteplování a s ním spojená vyšší četnost extrémních povětrnostních situací a depozice dusíkatých látek vlivem antropogenního znečištění (Climate Change 2007: Synthesis Report 2008). Od 19. století stoupla globální teplota Země o 2 C° (Beniston *et al.* 1997). Odhady teplotního nárůstu během 100 let (počítáno od konce 20.století) se pohybují mezi 1,8 až 4 stupni (Climate Change 2007: Synthesis Report 2008). Stoupající teplota má vliv také na množství srážek. Obecný trend v chodu srážek směřuje k extremizaci současných místních podmínek prostředí, tedy k snížení četnosti srážek v suchých oblastech a naopak k jejich navýšení v již vlhkých oblastech (Beniston *et al.* 1997). Pro Alpy je očekáváno extrémní zvýšení srážek při nárůstu teploty o 2 a více stupňů (Schaer 1996). Dešťové a sněhové srážky jsou hlavními zdroji dusíku v alpínském ekosystému, takže jsou z hlediska množství dostupného dusíku pro rostliny významné (Brooks *et al.* 1997). Množství rozpuštěného dusíku dopadajícího ve srážkách navíc stále roste. V mnoha regionech alpínského stupně severní polokoule je několikanásobně vyšší než v době před průmyslovou revolucí. Roční přísun dusíku z atmosféry je v centrálních Alpách 0,5 až 1,4 g·m⁻² (Graber *et al.* 1996). Pro alpínské pásmo se tedy očekává zvýšení průměrné teploty prostředí, větší úhrn srážek a depozice dusíku z atmosféry.

Globální změny prostředí mají na vegetaci alpínského pásma různý vliv. Rostlinstvo adaptované na chladné prostředí reaguje na oteplování migrací do vyšších nadmořských výšek (Woodward *et al.* 1995). Alpínská zóna ale zaujímá z celkové rozlohy země jen nepatrnou část, pouze 3 % pevninského povrchu, a je silně omezena na nejvýše položené horské oblasti (Körner 2003). Při kontinuálním zvyšování teploty by pak docházelo k stálému zmenšování biogeografických ostrovů, k procesům fragmentace stanovišť a v případě nejvyšších pásů vegetace k úplné ztrátě stanovišť

(Krajick 2004). Změny v přísunu vody by měly podstatný vliv na dostupnost prvků pro rostliny a tak pravděpodobně i na růst rostlin (Knapp *et al.* 2001). Srážky jsou navíc v současné době obohacovány o dusíkaté látky, takže vliv na vegetaci by byl ještě umocněn. Bylo dokázáno, že alpské rostlinstvo na experimentální přísuny dusíku reaguje více či méně citlivě (Michelesen *et al.* 1999; Bowman *et al.* 2004; Soudzilovskaia *et al.* 2005; Britton *et al.* 2007). Bobbink *et al.* (1996) uvádí, že 0,5–1 g dusíku·m⁻² je pro severskou tundru dostatečným množstvím pro vyvolání změn v rozsahu několika let. Globální změny tedy mohou mít na alpskou vegetaci významné dopady.

Alpská zóna je obzvláště vhodná ke studiu globálních změn prostředí. Horská vegetace je jedním z nejcitlivějších ekologických indikátorů, protože vliv abiotických faktorů je zde silnější než biotické faktory (např. konkurence; Körner 2003). Dalším důvodem je, že alpská zóna se jako jediný biogeografický celek vyskytuje ve všech zeměpisných šířkách (*ibid.*). Vegetace rostoucí za nízkých teplot vykazuje fyziognomické podobnosti, takže umožňuje celosvětové porovnávání (např. alpských rostlin s rostlinami z tundry). Navíc nedostupné vysokohorské oblasti byly v minulosti člověkem využívány jen omezeně (Nagy *et al.* 2003). Nenahraditelnost alpské zóny spočívá v přítomnosti zdrojů pitné a závlahové vody, takže až 40 % lidské populace je určitým způsobem závislých na horském prostředí (Beniston 2003; Körner 2003, Britton *et al.* 2007). V alpské zóně se také nacházejí centra biodiverzity národního i mezinárodního významu (Körner 2003). Závažné narušení alpského prostředí a ohrožení jeho druhového bohatství je pod vlivem globálních změn pravděpodobné (Britton *et al.* Fisher 2007), proto je jejich výzkum v tomto ekosystému potřebný.

Alpská zóna se nachází v České republice ve třech pohořích: v Hrubém Jeseníku, v masívu Králického Sněžníku a v Krkonoších. Všechny tři oblasti se též označují jako pohoří Vysokých Sudet a svojí výškou zasahují do tzv. středohor (asi 1400–2500 m n.m.), které tvoří přechod mezi horami a velehorami. Vysoké Sudety jsou domovem mnoha endemických a reliktních druhů rostlin a živočichů (Jeník 1961) a jejich vrcholové partie jsou nejcennější částí Hercynských pohoří střední Evropy. V nejvyšších partiích pohoří Vysokých Sudet se vyskytuje společenstvo alpského vřesoviště, které je ve srovnání s jinými typy vegetací alpského pásma velmi chudé na živiny (Makarov *et al.* 2003; Shaver *et al.* 1991; Welker *et al.* 2005). Jevy související se zvyšující se globální teplotou a depozicí dusíku mohou narušit nízkou úživnost alpského vřesoviště. Tyto změny by dále vedly k posunu konkurenčních

vztahů ve prospěch určitých druhů a tak ke změně kompozice celého společenstva (Körner 2003; Mack *et al.* 2004; De Graaf *et al.* 2009). Na hřebenech Krkonoš byly v posledních desetiletích zaznamenány spady sloučenin dusíku, které se pohybovaly mezi 1–3,5 g·m⁻² za rok (Hejcman *et al.* 2004). Z výše uvedeného vyplývá, že je třeba zjistit vliv globálních změn na množství dusíku ve vegetaci alpínského vřesoviště a s tím související další změny v tomto společenstvu.

Cíle práce

Cílem této práce je:

- Porovnat vlivy globálních změn na zastoupení dusíku a poměr uhlíku a dusíku v nadzemní biomase a podzemní biomase alpínského vřesoviště Vysokých Sudet;
- Zhodnotit zastoupení dusíku pod vlivem globálních změn mezi jednotlivými ekologickými skupinami alpínského vřesoviště Vysokých Sudet;
- Nastínit potenciální změny budoucího vývoje a managementu.

2 CHARAKTERISTIKY ÚZEMÍ A VYBRANÝCH DRUHŮ SPOLEČENSTVA

Charakteristiky území

V České republice se nachází pouze tři oblasti nad přirozenou výškovou hranicí lesa, tj. alpského pásma, a těmi jsou Jeseníky, Králický Sněžník a Krkonoše. Pro odebrání vzorků biomasy byla vybrána jedna lokalita z každého pohorí: Petrovy kameny v Jeseníkách, vrchol Králického Sněžníku a Studniční hora v Krkonoších. Jejich charakteristiky jsou následující.

Petrovy kameny

Lokalita se nachází v Hrubém Jeseníku v NPR Praděd (okres Bruntál, kraj Severomoravský) v nadmořské výšce 1430 m n.m. Jedná se o vrcholovou část Hrubého Jeseníku patřícího geologicky do desenské klenby, jejíž podloží tvoří především biotické a dvojslídne ruly (Správa CHKO Jeseníky 2012). Samotná skála Petrovy kameny má původ v mrazovém zvětrávání z dob ledových (Správa CHKO Jeseníky 2012). Půda se dá charakterizovat jako litozem s rankery a nevyvinutými podzoly až kryptopodzoly, což odpovídá geologickému vývoji i klimatickým podmínkám (Kavalcová *et al.* 2003).

Klimaticky náleží území podle Quittova dělení (Quitt 1971) do chladné oblasti CH4. Průměrná teplota vzduchu je 1,1°C s nejnižší měsíční průměrnou teplotou -7,5°C v lednu a nejvyšší měsíční průměrnou teplotou 9,7°C v červenci (data z meteorologické stanice na Pradědu, dále také pro vlhkost a srážky). Nejčastější průměrná denní teplota je pod bodem mrazu a tato perioda trvá od 141 do 188 dnů v roce (Lednický 1985). Množství srážek na Petrových kamenech je dosti vysoké. Průměrní roční úhrn srážek je 1231 mm, přičemž minima dosahují v říjnu s 69 mm a maxima v červenci se 180 mm. Na lokalitě padají srážky průměrně 200 dnů v roce, z toho dnů se sněhovými srážkami je přibližně 115. Souvislá sněhová pokrývka se vyskytuje od 4. října do 19. května s průměrnou maximální výškou 195 cm. Avšak v místě odběru výška sněhu dosahuje

menších hodnot - kolem 50 cm kvůli silnému působení větru. Relativní vlhkost vzduchu se pohybuje kolem 86 %. Co se týče větru, převládá západní proudění jako v celé České republice. Lokalita je větru silně exponovaná - 214 dnů v roce má vítr rychlost vichřice (*ibid.*).

Králický Sněžník

Vrchol Králického Sněžníku, kde se nachází lokalita odběru, dosahuje výšky 1424 m n.m. a je nejvyšším bodem stejnojmenného pohoří. V této oblasti, rozkládající se na česko-polských hranicích, je také vyhlášena NPR Králický Sněžník a administrativně přísluší do okresu Ústí nad Orlicí, kraje Pardubického. Geologicky území náleží do západosudetské oblasti typické krystalickými horninami (ruly, svory) z období starohor a prvohor (Mackovčín *et al.* 2002) a zároveň spadá do východní část orlicko-sněžnického krystalinika. Ke vzniku celého masivu došlo kerným zdvihem v období třetihor (Demek *et al.* 1987). Typ půdy je podobně jako na lokalitě Petrovy kameny litozem s občasnými rankery, dále také pro svahoviny typické kryptopodzoly a podzoly typické, humusové i kambické (Mackovčín *et al.* 2002).

Klimaticky oblast spadá do chladné oblasti CH4 typické krátkým vlhkým létem a dlouhotrvající chladnou zimou (Quitt 1971), což vyplývá i z teplotních charakteristik. Dnů s průměrnou denní teplotou pod bodem mrazu je téměř polovina (156) z celého roku. Průměrná (roční) teplota dosahuje 1,7°C. Nejteplejším měsícem v roce je červenec s průměrnou měsíční teplotou 11,2°C a zároveň je i měsícem s nejvyššími srážkami 175 mm. Nejchladnější a zároveň nejsušší měsíc představuje leden s teplotou -5,4°C a srážkovým úhrnem 83 mm. Veškeré teplotní údaje vychází z měření meteorologické stanice při polské chatě (Schronisko na Śnieżniku, 1220 m n.m.). Z průměrného úhrnu srážek 1312 mm jich nejvíce padá v letním období a v první polovině podzimu, tj. dohromady 65 %. Dnů se sněhovými srážkami je 116. Díky postavení vrcholu, od něhož se rozbíhají široká údolí, a díky své relativně vysoké nadmořské výšce je zajímavá lokalita u nejvyššího bodu Králického Sněžníku značně exponována větru a dochází zde také k výskytu fénů, které zvyšují teplotu až o 1,3°C na 100 m výškového rozdílu.

Studniční hora

Studniční hora společně s vrcholy Sněžka, Luční hora, Vysoké Kolo a Kotel leží v zóně nad přirozenou hranicí lesa (1250 m n.m.), jedná se tedy o arko-alpínskou tundru (Mackovčín *et al.* 2002). Místo odběru bylo vybráno na úbočí Studniční hory v Modrém sedle. Zájmové území spadá do první zóny Krkonošského národního parku a dle administrativního členění do okresu Trutnov, Královéhradecký kraj. Geologické podloží tvoří metamorfované horniny (krystalické břidlice) s nízkým obsahem kvarcitů, vzniklé v prvohorách z mořských sedimentů při kaledonském a variském vrásnění. Pod tyto horniny pronikl žulový krkonoško-jizerský pluton (proto území patří do krkonoško-jizerského krystalinika), který se až později odnosem nadložních vrstev dostal na povrch. Na kyselých horninách vznikly půdy chudé na živiny, patřící ke kyselým rankerům (Správa KRNAP 2009).

Území Studniční hory patří dle Quitta (1971) také do chladné oblasti CH4. Ač se v Krkonoších ze všech 3 pohoří nejvíce uplatňuje vliv Atlantického oceánu, na samotné lokalitě Modrého sedla je tomu v minimální míře, takže počasí je zde poměrně stabilní. Průměrná teplota naměřená na meteorologické stanici na Sněžce (nejbližší dostupná meteorologické stanice) je 0,2°C. S průměrnou teplotou -7,2°C se stává leden nejchladnějším měsícem v roce a červenec nejteplejším s hodnotou průměrné teploty 8,3°C. Roční úhrn srážek je 1934 mm, v místech s nadmořskou výškou 1500 m n.m. a zarovnaným terénem, mezi které lokalita odběru patří, až 2060 mm. Maxima srážek padají v měsíci srpnu, k čemuž přispívají i časté bouřky, a minima srážek byla naměřena březnu. Průměrně 120 dní v roce padají sněhové srážky (Správa KRNAP 2009). Souvislá sněhová pokrývka se na náhorních plošinách (tj. i na lokalitě Modrého sedla) vyskytuje jen 30–90 dnů v roce (oproti průměru 180 dnů pro celé Krkonoše; Správa KRNAP 2009) s mocnostmi sněhové pokrývky okolo 40 cm (Harčarik 2002). Sněhová pokrývka i vegetační kryt úzce souvisí s promrzáním půdy, ke kterému v okolí Studniční hory dochází. Převládající směr větru je západní až jihozápadní a vítr v Krkonoších nezřídka dosahuje rychlosti 150 km.h⁻¹ o síle vichřice nebo orkánu. I zde se uplatňují fény a další lokální typy proudění (Správa KRNAP 2009).

Charakteristiky vybraných druhů společenstva

Na všech 3 lokalitách se nachází společenstva alpínské keříčkové vegetace svazu *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion*, dále vyfoukávané alpínské trávníky svazu *Juncion trifidi* a zapojené alpínské trávníky *Nardu strictae – Caricion bigelowii*. V alpínské keříčkové vegetaci dominuje vřes obecný (*Calluna vulgaris*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) a kostřava nízká (*Festuca supina*). Dalšími typickými druhy tohoto společenstva je brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idea*), ostřice bigelovova (*Carex bigelowii*), mechy a lišejníky (*Cladonia* spp., *Cetraria islandica*) a další (Kočí *et* Chytrý 2007 *in* Chytrý 2007). Na lokalitě u Studniční hory se vyskytuje také smilka tuhá (*Nardus stricta*).

Vřes obecný (*Calluna vulgaris*, čeleď *Ericaceae*)

Vřes obecný je stálezelený zakrslý keř (Grime *et al.* 2007). Dřevnaté stonky jsou větvené od báze, se vzpřímeným nebo poléhavým vzrůstem (Gimingham 1958). Nejspodnější větve bývají rozprostřené a adventivně zakořeňují (*ibid.*). Rozloha jedné rostliny může být až 0,5 m² a výška rostliny je maximálně 80 cm (Grime *et al.* 2007). Vřes má xeromorfické jehlicovité listy (*ibid.*). Kvete od července do září fialovými oboupohlavnými květy (Hoskovec 2007). Plodem je pukající tobolka obsahující více jak 32 semen (Grime *et al.* 2007). Ke klíčení semen dochází jen na půdě bez vegetace (*ibid.*). Na kořenech se vyskytuje erikoidní mykorhiza. Vřes se vyznačuje nedostatkem kořenového vlášení, které je pokryto pouze jednou nebo dvěma vrstvami kortikoidních buněk, proto je přítomnost symbiotických hub z hlediska výživy významná (Kroon *et* Visser 2003). Dle Rankuerova rozdělení životních forem patří mezi chamaefyty nebo fanerofyty (Grime *et al.* 2007).

Vřes je silně acidofilní a oligotrofní druh (Pitcairn *et al.* 2006; Grime *et al.* 2007). Jen zřídka se vyskytuje na půdách s pH větším jak 5. Roste na propustných i podmáčených půdách (Grime *et al.* 2007; Hoskovec 2007). Preferuje otevřená, osluněná stanoviště (Hoskovec 2007). Vřes je nitrofobní druh vyskytující se na oligotrofních biotopech (Pitcairn *et al.* 2006). Na nízko úživné prostředí je adaptován svým vzrůstem, protože zakrslost je stres strategií k nedostatku živin. Na nízko úživné prostředí je

přízpusobený také fyziologicky, protože má extrémně nízkou aktivitu nitrát reduktázy a sklon k hromadění lipidů, což je typické pro celou čeleď *Ericaceae* (Larcher 1995). Vřes má životní strategii stres-tolerujícího kompetitora (Grime *et al.* 2007). Roste na vřesovištích, pastvinách, písčínách i skalách, od planárního až po alpský stupeň (Hoskovec 2007).

Brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*, čeleď *Ericaceae*)

Jedná se o opadavý zakrslý keř se zelenými dřevnatými stonky dorůstající 60 cm (Grime *et al.* 2007). Může vytvářet rozsáhlé porosty, které i přes svou opadavost mají značnou fotosyntetickou plochu i přes zimu a brzy na jaře (*ibid.*). Listy jsou vejčité, na vrcholu zašpičatělé, na bázi zaokrouhlené, na okrajích jemně zoubkaté (Hoskovec 2007). Květy mají kulovitě baňkovitou bílou nebo narůžovělou korunu. Kvete od dubna do června. Plodem jsou kulovité bobule, většinou modročerné, dužnaté (*ibid.*). Druh je značně variabilní ve velikosti, tvaru listů i barvě plodů, rozeznává se řada variet a forem (*ibid.*). Klíčení semen je vzácné a dochází k němu pouze na volné půdě (Grime *et al.* 2007). Borůvka se tedy šíří především vegetativně horizontálními oddenky, které vyrůstají z laterálně z hlavního oddenku (Ritchie 1956). Stejně jako u vřesu se i u borůvky vyskytuje chudé kořenové vlášení s erikoidní mykorhizou (Kroon *et Visser* 2003). Kořeny mohou zasahovat 15–20 cm pod povrch půdy (Grime *et al.* 2007). Borůvka patří mezi chamaefyty (*ibid.*).

Borůvka má velmi podobnou ekologii jako vřes obecný. Vyskytuje se na silně kyselých půdách s pH nejčastěji pod 4,5. Nikdy neroste na půdách s pH větším jak 6 (Grime *et al.* 2007). Borůvka špatně snáší zamokření (*ibid.*), zároveň se vyhýbá vysychavým půdám (Hoskovec 2007). Borůvka je mnohem tolerantnější k zastínění oproti vřesu. V lesích a křovinách někdy vytváří klonálním šířením rozsáhlé porosty (Grime *et al.* 2007). Stejně jako vřes je borůvka nitrofobní druh vyskytující se na neúživných biotopech (Pitcairn *et al.* 2006), na které je adaptována fyziologicky i růstovou formou (Larcher 1995). Dle Grimových rozdělení životních forem (Grime 1981) patří mezi stres-tolerující kompetitory (Grime *et al.* 2007). Roste v jehličnatých a listnatých lesích, na vřesovištích a vyjímečně na rašeliništích (Grime *et al.* 2007; Hoskovec 2007).

Metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*, čeleď *Poaceae*)

Metlička křivolaká je trsnatá vytrvalá tráva tvořící rozsáhlé husté drny (Grime *et al.* 2007). Stébla jsou obvykle hladká, lesklá a přímá, dosahující výšky 20-70 cm. Čepele šídlovitých listů s délkou až 30 cm jsou po celé délce hladké a měkké, na konci pak drsné (Dostál 1989). Květenstvím je vejčitá řídká lata. Větévky květenství jsou odstálé, hladké, s větvením lodyžky charakteristicky vlnovitě křivolakým (*ibid.*). Květy na nachových nebo stříbřitě bílých kláscích kvetou během června a července (Grime *et al.* 2007). Metlička se šíří vegetativně i semeny (*ibid.*). Oddenek je krátce a tence výběžkatý (Dostál 1989), pod zemí vytváří rozvětvený systém rhizomů (Scurfield 1954). Metlička ale zakořeňuje většinou jen do svrchních vrstev půdy (Grime *et al.* 2007). Byla u ní zjištěna přítomnost mykorrhizy (Grime *et al.* 2007). Metlička má uloženy obnovovací meristémy těsně nad povrchem země, takže patří mezi hemikryptofyty (Slavíková 1982; Grime *et al.* 2007).

Metlička křivolaká je hojně rozšířená na oligotrofních biotopech s kyselou reakcí půdy (Grime *et al.* 2007). Většinou se vyskytuje na půdách s pH menším jak 5 (*ibid.*). Bylo dokázáno, že biomasa metličky s rostoucím pH klesá (Scurfield 1954). Je indikačním druhem kyselých půd se zhoršeným rozkladem humusu (Dvorský 2009). Upřednostňuje dobře odvodněná, sušší stanoviště (*ibid.*). Obsazuje i vlhké prostředí, vyhýbá se ale podmáčeným místům (Grime *et al.* 2007). Metlička patří mezi světlomilné druhy. Roste a kvete především na plném světle, ale toleruje i částečné zastínění (Grime *et al.* 2007). Na rozdíl od vřesu a borůvky je metlička nitrofilní druh, ale stejně jako zakrslé keřičky je hojná na nízko úživných biotopech (Pitcairn *et al.* 2006). Její listy jsou chudé na dusík, fosfor a vápník a na nízkou dostupnost dusíku v prostředí reaguje vyšší efektivitou využití dusíku a zvětšením biomasy kořenového vlášení (Robinson *et al.* 1983 in Grime *et al.* 2007). Růst metličky je významně ovlivněn dostupností fosforu (Hejcman *et al.* 2007; Klauisová *et al.* 2009). Metlička je typická pomalým růstem, patří mezi stres tolerující rostliny (Grime *et al.* 2007). V České republice je metlička hojný druh vyskytující se od nížin do subalpínského pásma (Dvorský 2009). Nejčastěji roste v suchých světlých lesích (bory, chudé smrčiny, kyselé doubravy), kde zpravidla vytváří rozsáhlé nekvetoucí porosty. Dalšími biotopy metličky jsou paseky, vřesoviště, horské louky a pastviny (*ibid.*).

Kostřava nízká (*Festuca supina*, čeleď *Poaceae*)

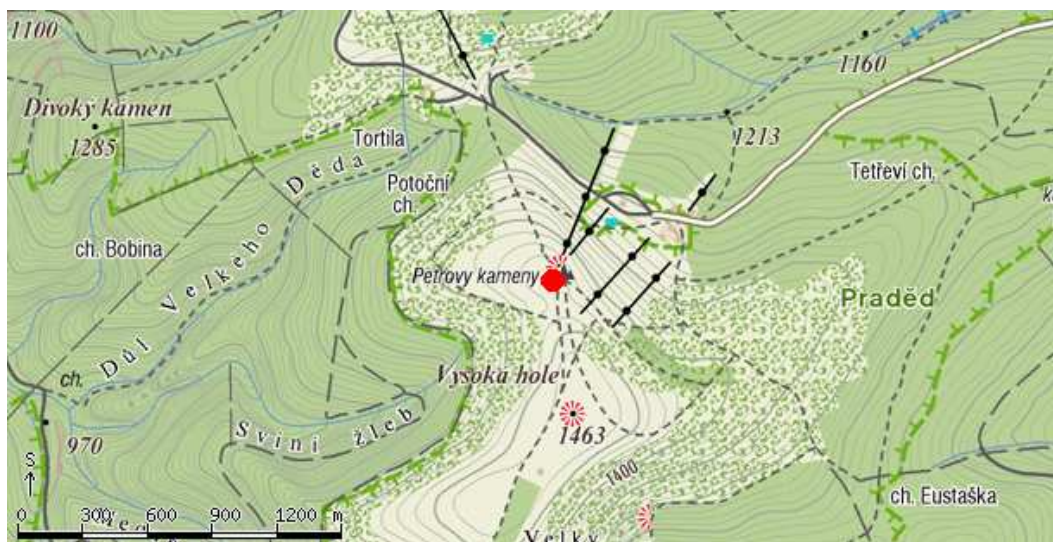
Kostřava nízká patří mezi trsnaté trávy. Nadzemní části mají sivě zelenou barvu (Dostál 1989). Stébla jsou tuhá, pýřitá nebo jen slabě drsná, dosahující výšky 10-30 cm. Čepele listů jsou vyztuženy sklerenchymatickým pletivem. Listy jsou ohnuté ven z trsu a delší než stéblo (*ibid.*). Lata bývá hustá se silně drsnými větévkami, které nesou 3 až 5 nafialovělých květů. Kvete od května do července (Grime *et al.* 2007). Na kořenech se vyskytuje mykorrhiza a kořeny nesahají hluboko do půdy (Grime *et Curtis* 1976 *in* Grime *et al.* 2007).

Kostřava má některé ekologické vlastnosti společné s metličkou křivolakou. Její růst je také pomalý a patří mezi stres tolerující druhy (Grime *et al.* 2007). Je označována jako nitrofilní druh vyskytující se na oligotrofních biotopech (Pitcairn *et al.* 2006). Na místech s vyšší produkcí klesá její zastoupení ve prospěch rychleji rostoucích druhů s širšími listy, např. *Agrostis capillaris* nebo *Festuca rubra* (Mahmoud *et Grime* 1976 *in* Grime *et al.* 2007). Na rozdíl od metličky má kostřava širokou amplitudu výskytu ve vztahu k pH půdy. Má vysokou pokryvnost na kyselých i vápnitých biotopech (Grime *et al.* 2007). Zastoupení kostřavy postupně klesá se vzestupem půdního pH až k hodnotě 7,5, při které již neroste. Vyskytuje se na vysokohorských pastvinách, vřesovištích a rašeliništích, dále na suťových svazích, skalnatých výchozech a útesech (*ibid.*).

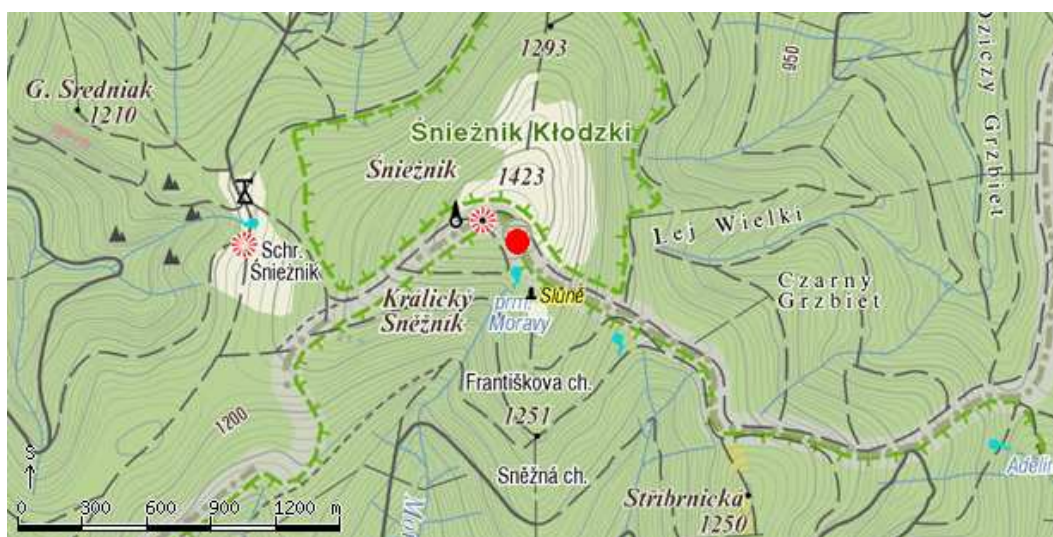
3 MATERIÁL A METODY

Lokalizace experimentu

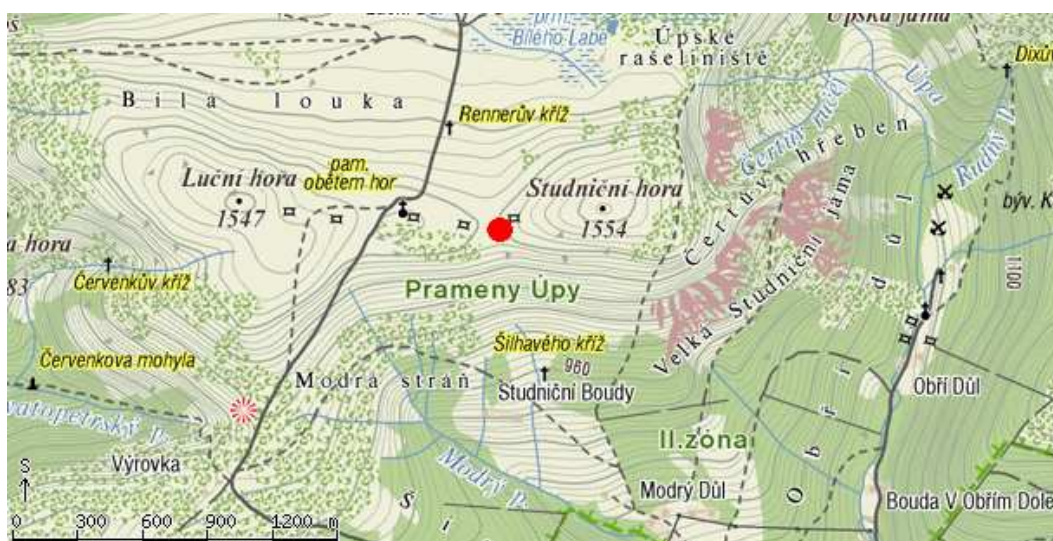
Ve třech nejvyšších pohořích České republiky, tj. Hrubý Jeseník, Králický Sněžník a Krkonoše byly vybrány lokality pro umístění pokusných ploch. Výběr byl proveden tak, aby se lokality nacházely v rozmezí nadmořských výšek 1400-1500 m n.m. a aby v nich byla přítomna vegetace alpinského vřesoviště. Lokalita v Hrubém Jeseníku se nachází přibližně 60 m západně od vrcholové skály (Obr. 1), v případě Králického Sněžníku cca 150 m jihovýchodně od vrcholu Králické Sněžníku (Obr. 2). V Krkonoších se lokalita nalézá v Modrém sedle asi 500 m západně od vrcholu Studniční hory (Obr. 3). V rámci každé lokality bylo náhodným způsobem vymezeno 20 ploch, které byly vystaveny různým typům zásahů simulujících globální změny. Tyto plochy byly umístěny do vegetačního svazu alpinského vřesoviště *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* s ohledem na homogenitu vegetace. Všechny plochy se nacházely v rovinném terénu, aby byla zajištěna stejnorodost podmínek prostředí.



Obr. 1: Lokalizace pokusných ploch u Petrových kamenů (červený bod - místa odběru);
GPS: 50°4'6N, 17°13'53E.



Obr. 2: Lokalizace pokusných ploch u vrcholu Králického Sněžníku (červený bod - místa odběru); GPS: $50^{\circ}12'25\text{N}$, $16^{\circ}50'51\text{E}$.



Obr. 3: Lokalizace pokusných ploch u Studniční hory (červený bod - místa odběru); GPS: $50^{\circ}43'37\text{N}$, $15^{\circ}42'22\text{E}$.

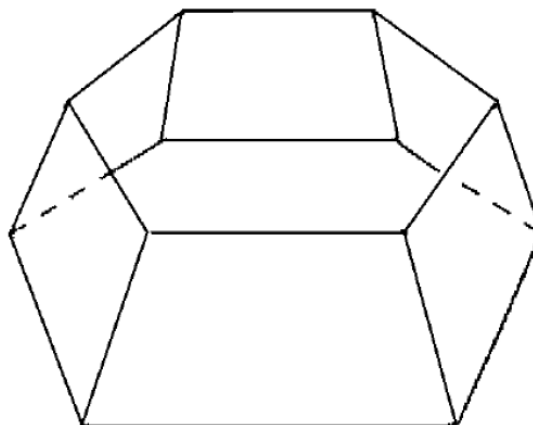
Design experimentu

V pokusu byly upravovány 3 faktory prostředí: (1) teplota, (2) zavlažování a (3) přísun dusíku. Manipulace byla prováděna po dobu 4 let (2008-2011). Experimentální design i zpracování výsledků se řídily postupy navrženými v práci Schiener *et Gurevitch* (2001).

V rámci každého ze 3 pohoří (Krkonoše, Kralický Sněžník a Hrubý Jeseník) bylo vymezeno 20 trvalých ploch. Čtvrtina ploch v každém pohoří byla pod vlivem zvýšené teploty. Druhá čtvrtina ploch byla vystavena kombinaci zvýšené teploty a vyšší koncentrace dusíku. Další čtvrtina pak byla pod vlivem zvýšené teploty a zvýšeného množství vody. Zbýlá čtvrtina ploch byla ponechána jako kontrolní bez jakéhokoli zásahu. Každý typ zásahu byl tedy proveden v 5 opakováních v každé ze 3 lokalit.

Plochy byly vymezeny ve vegetačním typu alpínské vřesoviště *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* (Molau *et Mølgaardn* 1996). Mezi jednotlivými plochami byla minimální pufrační zóna 1,5 m. Sledované plochy měly tvar čtverce o velikosti strany 0,5 m (0,25 m²) (Chapin *et al.* 1995). Pro jejich trvalé označení byly použity železné kolíky umístěné do rohů čtverců.

Pro úpravu teplotního režimu byla v tomto pokusu zvolena metoda otevřených skleníčků tzv. „open top chambers“ (OTC; obr. 4), které byly použity i v International tundra experiment ITEX (Molau *et Mølgaardn* 1996). Skleníčky způsobují zvýšení průměrné teploty okolního prostředí o 1 až 3°C (Krajick 2004). Jejich rozměry (Molau *et Mølgaardn* 1996) a tvar (hexagon) byly navrženy tak, aby se do centrální části vešla sledovaná plocha 50x50 cm. OTC byly vyrobeny z polykarbonátu (Lexan General Electric) propustného pro 86 % viditelné části spektra a s nízkou propustností pro odražené infračervené záření (Marion 1996 *in* Molau *et Mølgaardn* 1996). Bylo prokázáno, že jejich přítomnost zásadním způsobem nemění akumulaci sněhových srážek, odtávání sněhu, relativní vlhkost ani půdní vlhkost (Henry *et* Molau 1997, Arf *et al.* 1999). Instalování 15 hexagonů v každém pohoří proběhlo ihned po odtání sněhu v roce 2008. OTC byly ponechány bez jakéhokoli přemísťování i v zimním období.



Obr. 4: Schematický náčrt hexagonálního tvaru komory (OTC) pro zvyšování teploty prostředí (Molau *et* Mølgaard 1996).

Pro simulování zvýšeného množství srážek bylo použito zavlažování demineralizovanou srážkovou vodou. Voda byla aplikována na 5 vybraných plochách. Zalévání probíhalo po celou dobu vegetačních sezón (červen-září) přibližně ve 14 denních intervalech. Maximální objem jedné dávky činil 30 l. Celkový objem závlahy za jednu vegetační sezónu byl 175 l vody na plochu. Toto množství odpovídá přibližně 50 procentnímu nárůstu srážek, tj. navýšení o 700 mm.m^{-2} .

Posledním zásahem bylo hnojení, které bylo aplikováno na dalších 5 ploch. V tomto projektu byla zvolena jako látka pro hnojení NH_4NO_3 v množství 20 kg N.ha^{-1} , což odpovídá 2 g N.m^{-2} za sezónu. Aplikace NH_4NO_3 probíhala ve 4 dávkách od května do září. Pevné NH_4NO_3 bylo rozpuštěno v 200 ml destilované vody a rozprášeno na danou plochu (Britton *et* Fisher 2007).

Zpracování vzorků

Vzorky biomasy byly odebrány ze všech 60 ploch (20 ploch v každém ze 3 pohoří) v době vrcholu vegetační sezóny, tj. v první půli srpna 2011. Odběr se prováděl destruktivním způsobem (Jakrlová 1987 *in* Rychnovská). Nadzemní biomasa byla ostříhána těsně nad povrchem terénu, zbytek bylinného patra a mechové patro byly vyhrabány a materiál byl transportován v označených sáčcích do laboratoře. Zde se nadzemní biomasa roztřídila do jednotlivých druhů, poté byla vysušena při 85° a

následně zvážena. Chemické analýzy byly provedeny jen u dominantních druhů společenstva *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion*. Tyto vybrané druhy byly zařazeny do 3 ekologických skupin (Tab. 1).

Tab. 1: Rozdělení nadzemní biomasy do skupin pro potřeby C, N analýz.

Název	Obsah vzorku
Vaccinium	brusnice borůvka - <i>Vaccinium myrtillus</i>
Calluna	vřes obecný - <i>Calluna vulgaris</i>
Trávy	metlička křivolaká - <i>Avenella flexuosa</i> , kostřava nízká – <i>Festuca supina</i> , tomka vonná - <i>Anthoxanthum odoratum</i>

Podzemní biomasa byla také odebrána ze všech 60 ploch, vždy 3 vzorky z každé plochy, tj. celkem 180 vzorků. Ty se získávaly kořenovým odběrákem válcovitého tvaru s kruhovým průřezem o velikosti $4,90 \cdot 10^{-3} \text{ m}^2$. Odběr byl proveden do hloubky 15 cm. Odebraný vzorek podzemní biomasy byl po odstranění zbytků nadzemních částí rostlin i opadu rozdělen na svrchní (0-5 cm) a spodní (5-15 cm) část horizontu. Takto roztríděná podzemní biomasa byla v mikrotenových sáčcích dopravena do laboratoře, rozplavena roztokem vody a vypíráním byly odstraněny minerální příměsi. Stejně jako nadzemní části byla podzemní biomasa vysušena při 85° a zvážena. Podzemní biomasa ale nebyla rozdělována do jednotlivých druhů. Pro následné chemické rozbory byly použity pouze svrchní části horizontu podzemní biomasy.

Postup C, N analýz a statistické zpracování

Analýza koncentrace C a N probíhala na AAS analyzátoru CHN Carlo Erba NC 2500 dle metodik Moner (1972) a Ehrenberger *et* Gorbach (1973). Navážka vzorku o velikosti 10-30 mg na cínové lodičce se automatickým dávkovačem aplikovala do spalovací trubice analyzátoru. Zde docházelo ke spálení vzorku v proudu čistého kyslíku při teplotě 1020°C, při kterém byl jako katalyzátor používán oxid chromitý. Vzniklé oxidy uhlíku a dusíku byly po průchodu spalovací trubicí vedeny redukčními

trubicemi (Cu, 650°C) do separačních kolon, kde se oddělila voda a oxid uhličitý. Jako nosný plyn bylo použito helium. Obsah separovaných plynů byl stanoven vodivostním detektorem. Pro vyhodnocení signálu bylo použito softwaru Eager 200 fy CE Instruments. Výsledné množství uhlíku a dusíku bylo zjištěno v procentech.

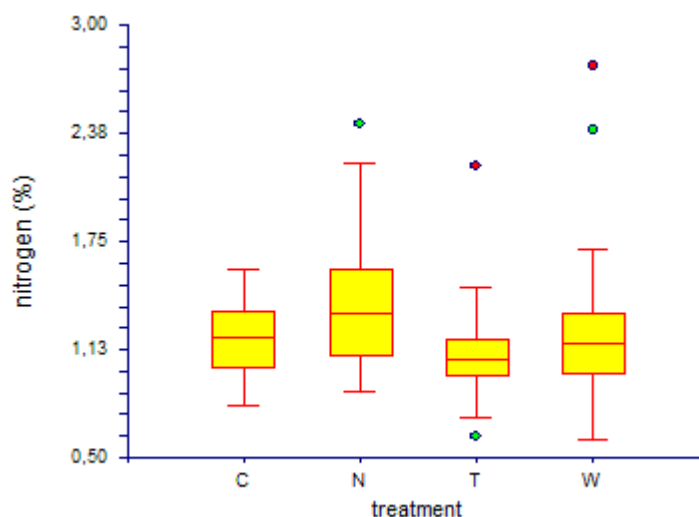
Pro nadzemní biomasu byla dále zjištěna celková hmotnost dusíku v gramech na zásah pro všechna pohoří dohromady. Celková hmotnost dusíku na zásah byla vypočtena jako násobek součtu hmotností 3 ekologických skupin rostlin ze všech pohoří dohromady na zásah a průměrné koncentrace dusíku na zásah. Pro výpočty byla použita data o hmotnosti biomasy z jednotlivých pokusných ploch od Jiráskové (nepublikováno).

Statistické vyhodnocení bylo provedeno v programu NCSS jednocestnou ANOVA. Byl zjišťován rozdíl mezi procentuálním zastoupením uhlíku a dusíku pro všechna pohoří dohromady mezi bezzásahovými plochami a plochami se zásahy. Dále byly vyhodnoceny rozdíly mezi kontrolními plochami a plochami s různými manipulacemi u 3 ekologických skupin rostlin (*Calluna vulgaris*, *Vaccinium myrtillus* a skupinu trav). Pro některé konstrukce grafů byl použit program Microsoft Excel.

4 VÝSLEDKY

Obsah prvků v nadzemní a podzemní biomase

Na základě analýzy jednocestnou ANOVA byl prokázán rozdíl v koncentraci dusíku v nadzemní biomase rostlin z kontrolních ploch oproti biomase z ploch se simulovanými vlivy globálních změn ($F=7,18$; $p<0,001$). Průměr procentuálního zastoupení dusíku na hnojených a zároveň zahřívaných plochách byl 1,39 %, na plochách zahřívaných 1,10 % a na zalévaných a zároveň zahřívaných plochách 1,20 %. Na kontrolních plochách byla koncentrace dusíku průměrně 1,19 % (Obr. 5).

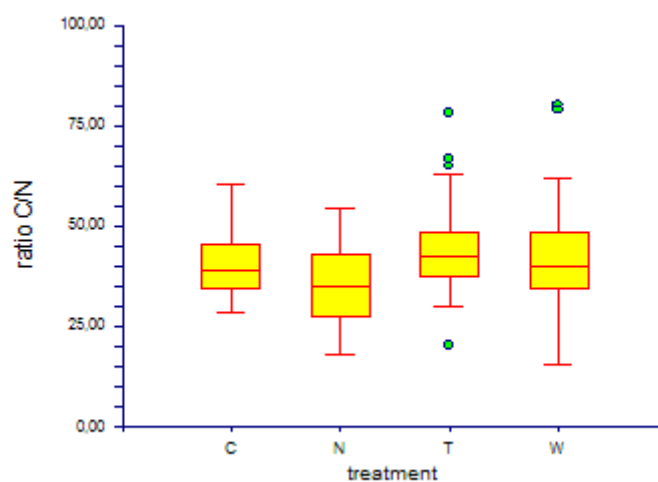


Obr. 5: Porovnání procentuálního zastoupení dusíku (nitrogen) v nadzemní biomase pro všechna pohoří dohromady na plochách s různými zásahy (treatment; C – kontrola, N – zvýšená koncentrace dusíku a zvýšená teplota, T – zvýšená teplota, W – zvýšená vlhkost a zvýšená teplota).

Při porovnání koncentrací uhlíku pro nadzemní biomasu u jednotlivých zásahů s hodnotami z ploch s nulovým zásahem nebyl zjištěn průkazný rozdíl ($F=0,16$; $p=0,921$). Průměrné procentuální zastoupení uhlíku biomasy pokusných

ploch se pohybovaly od 46,29 % (kontrolní plochy) do 46,58 % (zalévané a zároveň zahřívané plochy) .

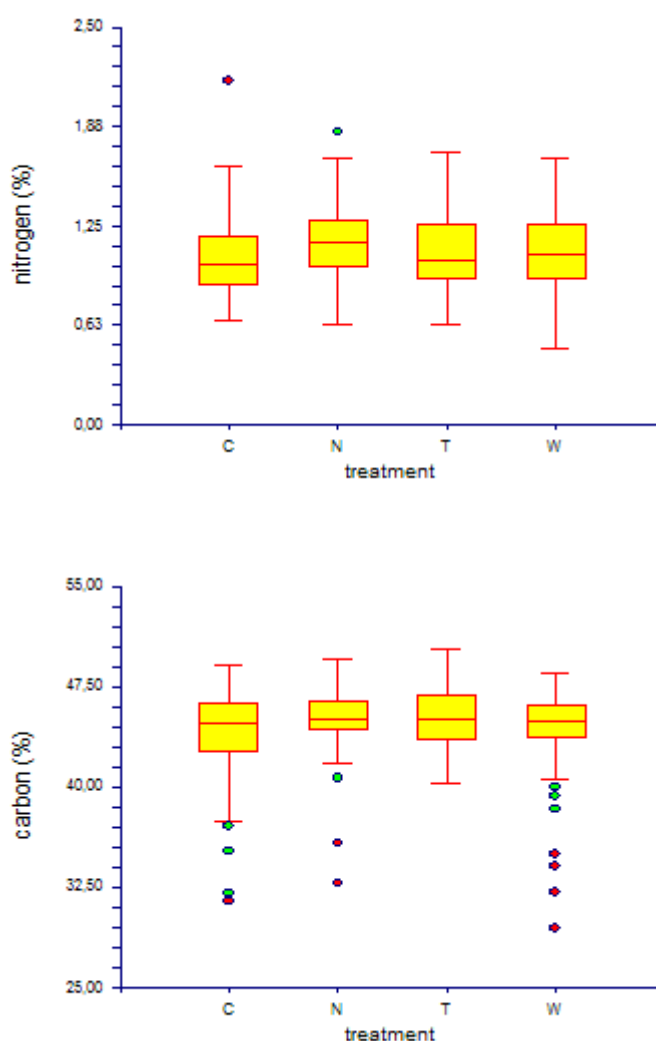
Statisticky významný rozdíl byl prokázán pro hodnoty C/N poměru nadzemní biomasy mezi bezzásahovými plochami a plochami se zásahy ($F=5,96$, $p<0,001$). Průměrná hodnota poměru C/N na hnojených a zároveň zahříváných plochách byla 35,63, na plochách zahříváných 44,79 a na zalévaných a zároveň zahříváných plochách 41,87. Na kontrolních plochách byl poměr C/N průměrně 40,38 (Obr. 6).



Obr. 6: Porovnání poměru C/N (ratio C/N) nadzemní biomasy pro všechna pohoří dohromady na plochách s různými zásahy (treatment; C – kontrola, N – zvýšená koncentrace dusíku a zvýšená teplota, T – zvýšená teplota, W – zvýšená vlhkost a zvýšená teplota).

Pro nadzemní biomasu byla dále spočítána celková hmotnost dusíku na zásah pro všechna pohoří dohromady. Nejmenší celkovou hmotnost dusíku měly kontrolní plochy, které dosáhly hodnoty 40,3 g dusíku pro všechny bezzásahové plochy dohromady. Naopak nejvíce dusíku obsahovala nadzemní biomasa hnojených a zároveň zahříváných ploch, celkově v ní bylo 57,4 g dusíku. Na zahříváných plochách byla celková hmotnost dusíku 48 g a na zalévaných a zároveň zahříváných plochách bylo spočítáno 48,2 g dusíku pro všechna pohoří dohromady.

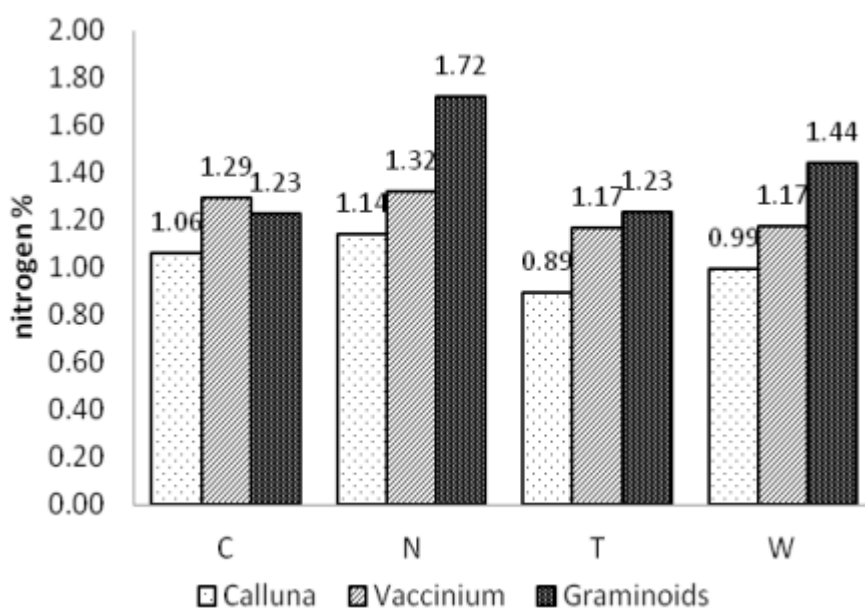
U podzemní biomasy nebyl zjištěn žádný průkazný rozdíl v koncentracích dusíku ($F=1,34$; $p=0,262$), uhlíku ($F=1,53$; $p=0,208$) ani poměru C/N ($F=1,36$; $p=0,257$) mezi zásahy a kontrolními plochami. Průměry pro procentuální zastoupení dusíku u podzemní biomasy napříč různými typy zásahů se pohybovaly v rozmezí od 1,06 do 1,16 %. Průměrné množství uhlíku bylo naměřeno mezi 43,85–45,13 % (Obr. 7). Nejnižší průměrná hodnota poměru C/N u podzemních částí rostlin byla 39,99 a byla zjištěna u biomasy z hnojených a zároveň zahříváných ploch. Nejvyšší průměrná hodnota C/N byla 43,79 a tu měla biomasa ploch pouze zahříváných.



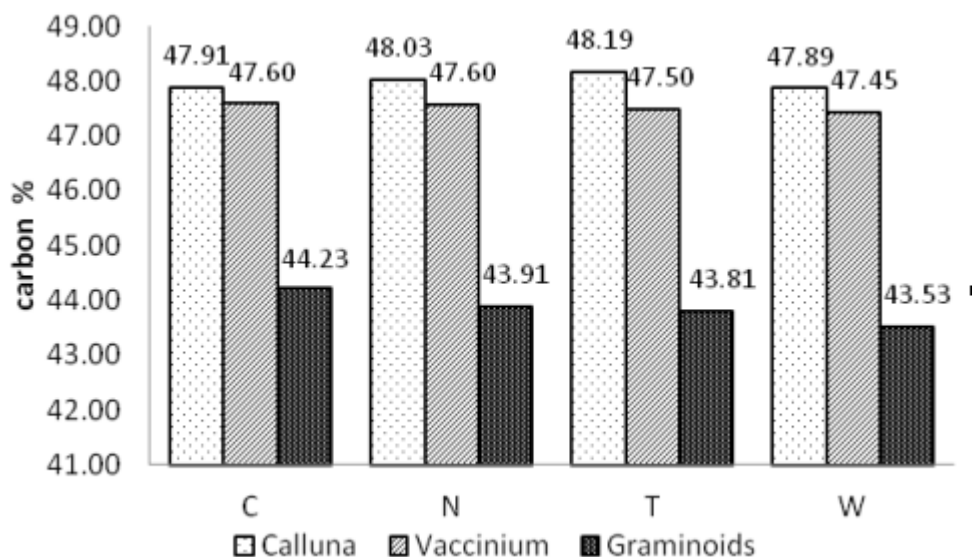
Obr. 7: Porovnání procentuálního zastoupení dusíku (nitrogen) a uhlíku (carbon) v podzemní biomase pro všechna pohoří dohromady na plochách s různými zásahy (treatment; C -kontrola, N –zvýšená koncentrace dusíku a zvýšená teplota, T – zvýšená teplota, W – zvýšená vlhkost a zvýšená teplota).

Obsah prvků v ekologických skupinách rostlin

Koncentrace dusíku, uhlíku (%) a poměr C/N představují průměrné hodnoty ze všech 3 pohoří dohromady v nadzemní biomase, tj. z 15 ploch na každý zásah. Procentuální zastoupení dusíku u jednotlivých ekologických skupin rostlin pod různými zásahy znázorňuje Obr. 8 a koncentrace uhlíku Obr. 9.



Obr. 8: Procentuální zastoupení dusíku (nitrogen) u ekologických skupin rostlin (Calluna – vřes, Vaccinium – borůvka, Graminoids – trávy) na plochách s různými zásahy (C – kontrola, N – zvýšená koncentrace dusíku a zvýšená teplota, T – zvýšená teplota, W – zvýšená vlhkost a zvýšená teplota).



Obr. 9: Procentuální zastoupení uhlíku (carbon) u ekologických skupin rostlin na plochách s různými zásahy; popis grafu viz Obr. 8.

Z výsledků analýz vyplývá, že se dusík u ekologických skupin rostlin pod odlišnými typy zásahů koncentruje v různých množstvích (Tab. 2). Vřes a borůvka měly průkazně jiné procentuální zastoupení dusíku na zahříváných plochách při porovnání s kontrolou. Skupina trav se statisticky významně lišila v koncentraci dusíku na hnojených a zároveň zahříváných plochách oproti kontrole. Při porovnání procentuálního zastoupení uhlíku u ekologických skupin rostlin pod upravenými faktory prostředí nebyl zjištěn žádný průkazný rozdíl.

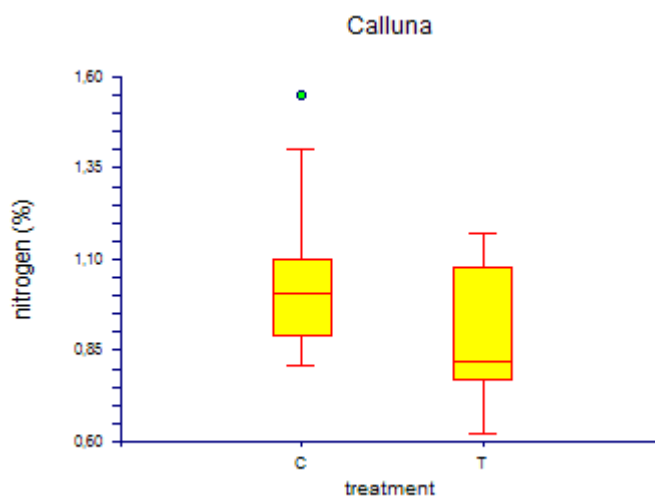
Tab. 2: Výsledky analýzy ANOVA vyjadřující rozdíly v procentuálním zastoupení uhlíku (CARBON) a dusíku (NITROGEN) u ekologických skupin rostlin mezi kontrolními plochami a plochami se zásahem; popis tabulky viz Obr. 8. Zabarvené hodnoty značí statisticky průkazné rozdíly.

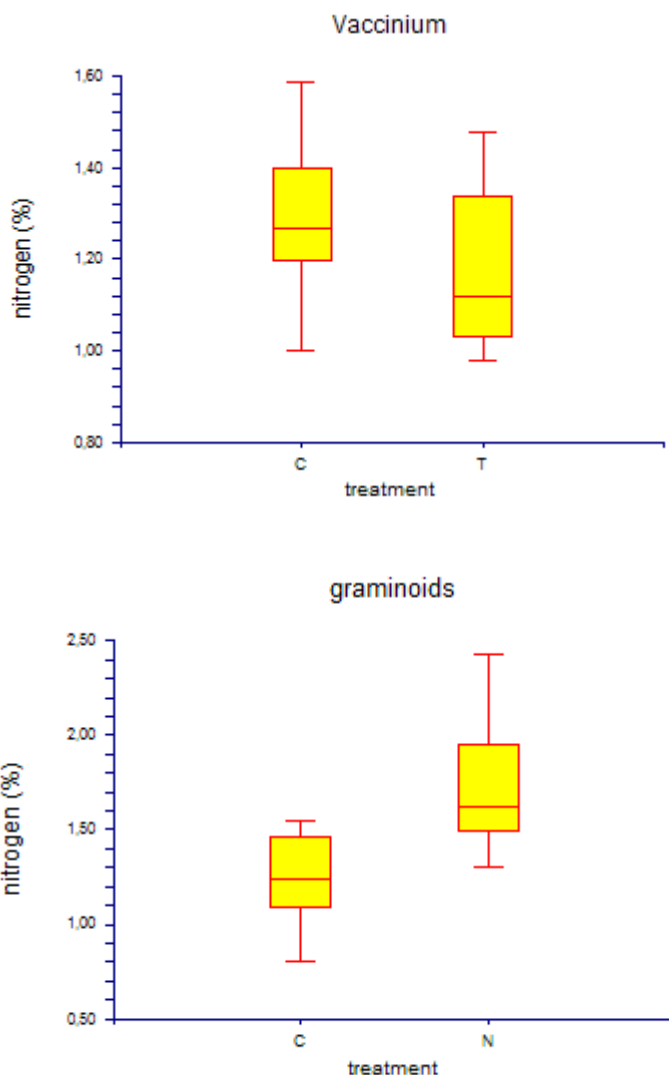
		Calluna		Vaccinium		Graminoids	
		CARBON	NITROGEN	CARBON	NITROGEN	CARBON	NITROGEN
C/N	F	0,110	0,690	0,000	0,360	0,640	24,260
	p	0,740	0,413	0,990	0,552	0,430	0,000
C/T	F	0,690	5,820	0,080	4,400	1,210	0,000
	p	0,414	0,026	0,779	0,045	0,280	0,966
C/W	F	0,000	0,700	0,140	3,930	2,270	2,620
	p	0,953	0,410	0,715	0,057	0,143	0,117

U vřesu došlo k průkaznému snížení koncentrace dusíku na zahříváných plochách. Průměr na těchto plochách byl 0,89 %, zatímco na kontrolních byl 1,06 % (Obr. 10). Průměry procentuálního zastoupení dusíku u dalších dvou typů zásahů se také lišily oproti kontrolním plochám, ale nejednalo se o statisticky významné rozdíly. Na zalévaných a zároveň zahříváných plochách bylo u vřesu procentuální zastoupení dusíku 0,99 %, na hnojených a zahříváných plochách 1,14 %.

Borůvka reagovala na upravované faktory prostředí stejným způsobem jako vřes. Průkazný rozdíl byl zjištěn na zahříváných plochách, kde průměrná koncentrace dusíku byla 1,16 %, na rozdíl od bezzásahových ploch, kde procentuální zastoupení dusíku bylo 1,29 % (Obr. 10). Průměr na hnojených a zároveň zahříváných plochách (1,32 %) byl opět vyšší než na kontrolních plochách, zatímco na plochách zalévaných a zároveň zahříváných byl nižší než na kontrolních plochách (1,17 %). Oba tyto průměry se statisticky významně neliší od průměru na plochách bez zásahu.

U trav došlo k průkaznému zvýšení dusíku na hnojených a zároveň zahříváných plochách, kde koncentrace dusíku dosáhla vůbec nejvyšší hodnoty napříč ekologickými skupinami i zásahy, tj. 1,72 % (Obr. 10). Průměr na kontrolních i na zahříváných plochách byl 1,23 %. Větší procentuální zastoupení dusíku u trav bylo také na plochách zalévaných a zároveň zahříváných (1,44 %), ale opět se nejednalo o průkazný rozdíl.





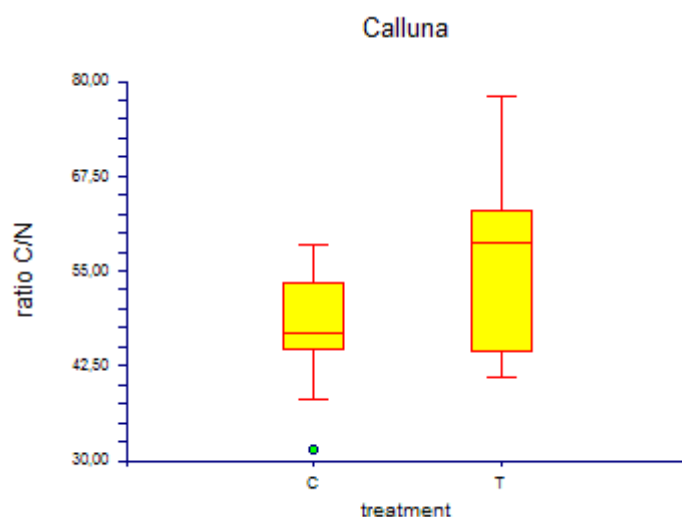
Obr. 10: Porovnání procentuálního zastoupení dusíku (nitrogen) mezi kontrolními plochami (C) a zahříványými plochami (T) pro vřes (Calluna) a borůvku (Vaccinium) a mezi kontrolními plochami (C) a plochami se zvýšenou koncentrací dusíku a zvýšenou teplotou (N) pro trávy (Graminoids).

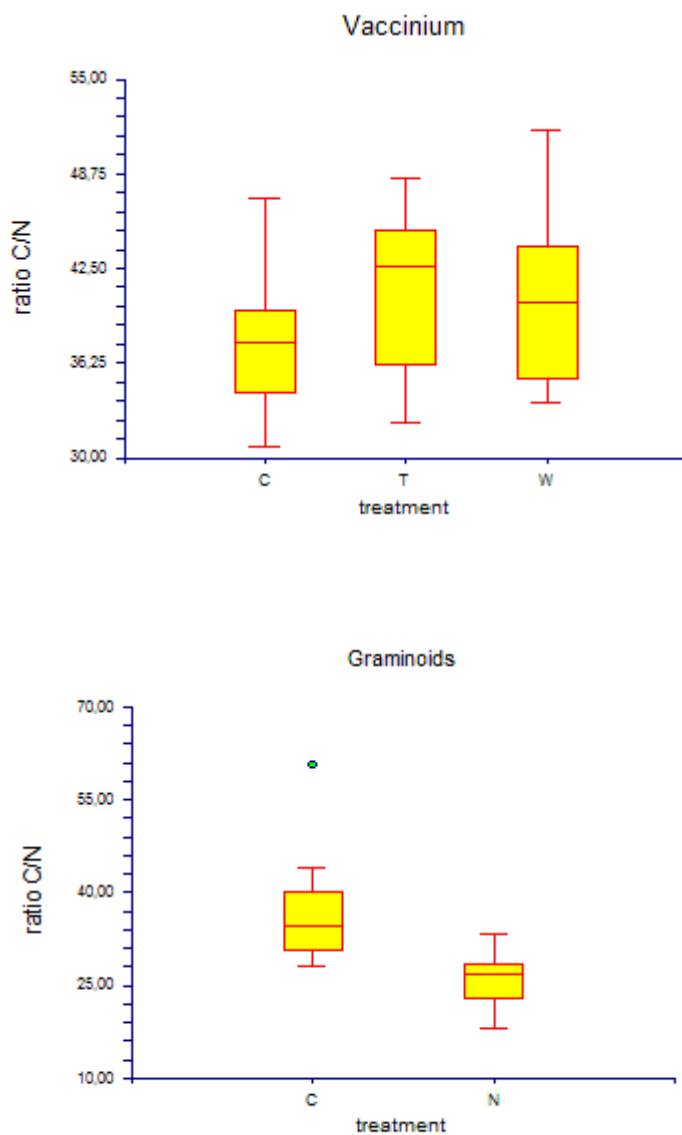
Výsledky analýz dále ukazují, že se liší hodnoty C/N poměru u ekologických skupin rostlin mezi plochami s upravenými faktory prostředí a plochami bez zásahů (Tab. 3). Byl zjištěn vyšší poměr C/N u vřesu a borůvky na zahříváných plochách, kde nabýval hodnot 56,06 v případě vřesu a 41,42 v případě borůvky, oproti kontrolním plochám, kde byl 46,57 u vřesu a 37,31 u borůvky. Vyšší hodnota C/N byla dále naměřena u borůvky na plochách zalévaných a zároveň zahříváných. Zde dosahovala hodnota C/N borůvky 41,20 (Obr. 11). Naopak statisticky průkazné snížení C/N bylo

zaznamenáno u trav na hnojených a zároveň zahříváných plochách, kde bylo C/N 26,7, oproti kontrole, kde nabývalo hodnoty 37,25.

Tab. 3: Výsledky analýzy ANOVA vyjadřující rozdíly v poměru C/N u ekologických skupin rostlin (Calluna – vřes, Vaccinium – borůvka, Graminoids – trávy) mezi kontrolními plochami (C) a plochami se zásahem (N – zvýšená koncentrace dusíku a zvýšená teplota, T – zvýšená teplota, W – zvýšená vlhkost a zvýšená teplota). Zabarvené hodnoty značí statisticky průkazné rozdíly.

		ratio CARBON/NITROGEN		
		Calluna	Vaccinium	Graminoids
C/N	F	0,560	0,480	21,970
	p	0,461	0,495	0,000
C/T	F	7,270	5,500	0,020
	p	0,012	0,026	0,890
C/W	F	1,320	4,380	1,850
	p	0,260	0,045	0,185





Obr. 11: Porovnání poměru C/N (ratio C/N) u ekologických skupin rostlin (Calluna – vřes, Vaccinium – borůvka, Graminoids – trávy) mezi kontrolními plochami (C) a plochami se zásahem (N – zvýšená koncentrace dusíku a zvýšená teplota, T – zvýšená teplota, W – zvýšená vlhkost a zvýšená teplota).

5 DISKUSE

Obsah prvků v nadzemní a podzemní biomase

Koncentrace dusíku v nadzemní biomase alpských vřesovišť 3 pohoří Vysokých Sudet se pod vlivem manipulovaných faktorů lišily. Průměr na zahříváných plochách byl 1,10 %, na kontrolních 1,20 %, na zalévaných a zároveň zahříváných 1,19 % a na hnojených a zároveň zahříváných 1,39 %. Průměrná koncentrace dusíku na kontrolních plochách odpovídá obvyklé koncentraci tohoto prvku ve společenstvu alpského vřesoviště, které je ve srovnání s jinými typy vegetací alpského pásma velmi chudé na živiny (Makarov *et al.* 2003; Shaver *et al.* 1991; Welker *et al.* 2005). Velmi podobná koncentrace dusíku 1,22 % byla například zjištěna také v lišejníkovém vřesovišti v severozápadním Kavkazu (Makarov *et al.* 2003). Průměry ostatních alpských typů vegetace na Kavkaze byly vždy vyšší (travníky s dominancí *Festuca varia* 1,47 %, alpská louka 2,10 % a sněhové výležísko 2,11 %). Žádná z naměřených koncentrací ve Vysokých Sudetách, a to ani pod vlivem zásahů, nedosáhla hodnot zjištěných v oblasti hory Malaya Khatipara v severozápadním Kavkaze.

Příčinou je pravděpodobně krátká doba trvání pokusu. Na přílišnou krátkodobost experimentů upozorňuje Callaghan *et al.* (2004) ve své práci, která shrnuje tehdejší výsledky pokusů týkající se vlivu globálních změn prostředí na arktické ekosystémy. Množství dusíku přijaté nebo uvolněné z arktického ekosystému různými pochody, jako je fixace dusíku, depozice dusíkatých sloučenin, denitrifikace či vyplavování dusíku, je zřejmě mnohem menší než množství dusíku, které je každým rokem uvolňováno nitrifikací z organické hmoty a znovu v ekosystému využito. Pro porozumění cyklu prvků je tedy třeba dlouhodobé pozorování, aby mohly být potvrzeny meziroční rozdíly obsahu dusíku v jednotlivých složkách arktického ekosystému. Experimenty trvající jeden až tři roky nejsou v žádném případě dostačující (*ibid.*).

Na studijních plochách se zvýšenou průměrnou teplotou došlo ke snížení koncentrace dusíku v nadzemní biomase. Vysvětlením nižší koncentrace v nadzemní biomase je urychlení růstových procesů, jehož následkem bylo „naředěno“ celkové množství dusíku v biomase. Proces „ředění“ některých prvků poprvé doložil Steenbjerg (1951 *in* Larcher 1995). Došel k závěru, že při určitém množství hnojiva dochází k

rychlému zvýšení hmotnosti biomasy a zároveň ke snižování koncentrace prvků i přes to, že byly živiny v hnojivu dodávány. O efektu naředění se dále zmiňuje i Larcher (1995) a pro alpskou vegetaci také Körner (2003). Při porovnání průměrných hodnot jednotlivých druhů společenstva v našem pokusu bylo prokázáno zvýšené množství biomasy pod vlivem zahřívání (Jirásková nepublikováno), což potvrzuje, že k nižší koncentraci dusíku v nadzemní biomase dusíku došlo díky jeho „naředění“ v pletivech.

Celková hmotnost dusíku v nadzemní vegetaci se však pod vlivem zahřívání zvýšila o 19 % oproti biomase z ploch bez zásahů. K podobnému zvětšení zásob dusíku v nadzemní vegetaci pod vlivem zahřívání došlo také v pokusu prováděném v podmáčeném tundrovém společenstvu v pohoří Brooks na Aljašce (McKane *et al.* 1997). Zároveň se v tomto společenstvu snížila celková hmotnost dusíku v půdě, což naznačuje přesun dusíku z půdy do vegetace díky rychlejší mineralizaci pod vlivem tepla. Zvýšenou dostupnost dusíku v půdě pod vlivem zvýšené teploty zaznamenali Chapin *et al.* (1995) ve stejném společenstvu i lokalitě a potvrzují tak urychlení procesu mineralizace. Vyšší teplota způsobuje urychlování metabolických procesů, protože má vliv na reakční rychlost chemických reakcí a ovlivňuje aktivitu enzymů (Larcher 1995). Zahřívání tedy přímo stimuluje příjem dusíku rostlinou a zároveň způsobuje, že rostlina má přísun dostupných forem dusíku díky vyššímu obratu mineralizace v půdě.

Rychlejší mineralizaci a tím i vyšší dostupnost dusíku pro rostliny, které by tak mohly čerpat dusík do svých pletiv při intenzivnějším růstu, však naše výsledky potvrzují jen částečně. Celkové hmotnostní zastoupení dusíku v nadzemní biomase se sice zvýšilo, ale koncentrace v pletivech nebyla doplněna na standardní úroveň, za kterou považujeme koncentraci dusíku na plochách bez zásahu. Může to být díky omezené době trvání pokusu, kvůli které se vyšší obrat mineralizace nestihl projevit v doplnění koncentrace dusíku na obvyklou úroveň. Oba výše zmiňované pokusy totiž trvaly 9 let (Chapin *et al.* 1995; McKane *et al.* 1997).

Druhé vysvětlení poklesu koncentrace dusíku v nadzemní biomase je, že se půda uvnitř skleníčku nezahřála dostatečně, aby mohlo dojít ke změně rychlosti rozkladu. Skleníčky totiž způsobují zvýšení teploty vzduchu o 4 až 5C°, ale půdy jen o 1 až 2C° (Jonasson 1993), případně o 1C° v 5 cm hloubky (Richardson 2000 *in* Richardson *et al.* 2002). Takové zvýšení se nemusí projevit na mineralizačních procesech (Jonasson 1993). V některých pokusech se s oteplením vzduchu půda dokonce ochladila. Teplo totiž způsobuje zvětšení plochy listů, které tak absorbují více záření a osluněná plocha půdy se tím výrazně snižuje (Callaghan *et al.* 2004). Taková situace byla zjištěna i při

výzkumu ve Vysokých Sudetách na jedné ze 3 lokalit, a to u Studniční hory (Zahradník 2011). Některé výzkumy také ukazují, že řídicím faktorem pro proces mineralizace v půdě zřejmě není teplota, ale obsah rozpuštěného organického dusíku (Bardgett *et al.* 2002). Koncentrace této formy dusíku ani obrát dusíku v půdě nebyly předmětem našeho výzkumu a nejsou v zájmové oblasti známy. Výsledky proto nelze jednoznačně opírat o procesy mineralizace probíhající v půdě.

Na hnojených a zároveň zahříváných plochách bylo v nadzemní biomase průměrně vyšší procentuální zastoupení dusíku. Rostliny na těchto plochách také zvýšily svou biomasu oproti plochám kontrolním (Jirásková nepublikováno), ale díky přísunu dusíku nedošlo k jeho úbytku v pletivech. Tyto výsledky indikují, že rostlinám na pouze zahříváných plochách chyběl volně dostupný dusík v půdě. I když se vlivem zahřívání zrychlily metabolické procesy rostlin a možná i rozkladné procesy v půdě, rostliny na pouze zahříváných plochách nezískaly dostatečné množství dusíku pro vyrovnání koncentrace dusíku na rozdíl od biomasy z ploch hnojených a zároveň zahříváných.

Celková hmotnost dusíku v nadzemní vegetaci se na hnojených a zároveň zahříváných plochách zvýšila o 42 % oproti bezzásahovým plochám. K průkaznému zvýšení celkového hmotnostního zastoupení dusíku v nadzemní biomase pod vlivem samotného hnojení došlo také ve vegetaci chomáčovitých trav na podmáčeném biotopu na Aljašce (Mack *et al.* 2004). Tento typ vegetace je podobný našemu zájmovému společenstvu alpínského vřesoviště, protože jsou v něm zastoupeny stejné ekologické skupiny rostlin (tj. trávy, opadavé a neopadavé keříčky a mechy; *ibid.*). Hnojení v aljašském pokusu probíhalo 20 let v množství $10 \text{ g dusíku} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$, což je pětinašobná dávka oproti našemu experimentu. Ve stejném typu biotopu studoval vliv hnojení a zároveň zahřívání Chapin *et al.* (1995) a McKane *et al.* (1997). Oba autoři aplikovali stejné množství hnojiva jako Mack *et al.* (2004) po dobu 3 a 9 let a dospěli ke stejnému výsledku. V případě obou délek trvání pokusu se zvýšila celková hmotnost dusíku v biomase rostlin. Naše výsledky ukazují, že vegetace alpínského pásma citlivě reaguje na hnojení a zároveň zahřívání zvýšením celkové hmotnosti dusíku v pletivech i při relativně nízkých dávkách hnojiva ($2 \text{ g dusíku} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$) a při relativně krátké době trvání pokusu (4 roky).

Koncentrace dusíku v nadzemní biomase zalévaných a zároveň zahříváných ploch byla téměř shodná se procentuálním zastoupením dusíku v nadzemní biomase ploch bez zásahů. K nulovým rozdílům mezi vegetací vystavenou 150 % nárůstu srážek

a vegetací kontrolních ploch došla také Soudzilovskaia *et al.* (2007). V našem pokusu ale bylo zalévání aplikováno zároveň se zahříváním, takže pokud by zalévání nemělo vliv, dalo by se očekávat snížení procentuálního zastoupení dusíku jako na zahříváných plochách vlivem vyšší produkce biomasy. Při součtu celkových hmotností dusíku v dominantních druzích společenstva na zalévaných a zároveň zahříváných plochách se ukazuje, že celková hmotnost dusíku je o 19 % vyšší než na plochách bez zásahu. O 19 % byla také navýšena celková hmotnost dusíku na pouze zahříváných plochách. Z těchto výsledků vyplývá, že vliv zalévání a zvýšené teploty na celkovou hmotnost dusíku je stejný jako byl vliv pouze zvýšené teploty. Vyšší koncentrace dusíku na zalévaných a zároveň zahříváných plochách oproti jen zahříváným plochám byla tedy způsobena nižší produkcí biomasy na zalévaných a zároveň zahříváných plochách. To potvrzují i výpočty hmotnostního zastoupení biomasy. Nadzemní biomasy na zalévaných a zároveň zahříváných plochách bylo o 10 % méně než biomasy na pouze zahříváných plochách (Jirásková, nepublikováno). Zalévání se tedy neprojevilo na celkové hmotnosti dusíku v nadzemní biomase, ale částečně potřebovalo pozitivní účinek zahřívání na produkci biomasy. Při vypařování dochází ke spotřebě energie, zatímco pokud sluneční paprsky dopadají na suchý povrch, veškerá energie se přeměňuje v ohřevné teplo (Slavíková 1982). Pravděpodobným vysvětlením, proč nedošlo k stejnému přírůstku biomasy jako na jen zahříváných plochách, tedy je, že část tepla zprostředkovaného skleníčkem byla spotřebována na vypařování vlhkosti, takže se efekt zvýšené teploty na růst rostlin projevil jen omezeně.

Hodnoty koncentrace uhlíku v nadzemní biomase se pohybovaly kolem 46,5 %. Welker *et al.* (2005) srovnával procentuální zastoupení listového uhlíku mezi suchým vřesovištěm a podmáčenou loukou v tundře na Aljašce pod vlivem zahřívání a vyšší sněhové pokrývky. Uvádí, že obsah uhlíku je větší na suchých vřesovištích, kde zjistil průměrnou koncentraci uhlíku napříč zásahy 49,5 %. Naopak na podmáčených loukách bylo zastoupení uhlíku 48 %. Hodnoty koncentrací uhlíku v nadzemní biomase alpských vřesovišť Vysokých Sudet ani u jednoho zásahu nedosáhly zastoupení uhlíku v suchém vřesovišti ani podmáčené louky aljašské tundry.

Při porovnání koncentrací uhlíku pro nadzemní biomasu u jednotlivých zásahů s hodnotami z ploch bez zásahu nebyl zjištěn průkazný rozdíl. Tento výsledek je v souladu se závěry výzkumu, který se zabýval chemickým složením nadzemního opadu vegetace alpské tundry na severozápadním Kavkaze (Soudzilovskaia *et al.* 2007). Bylo zjištěno, že hnojení ani zalévání nemají vliv na obsah uhlíku v opadu. V našem

pokusu byla u některých zásahů zaznamenána zvýšená produkce biomasy, ale v žádném případě se nepotvrdila změna v zastoupení uhlíku. Koncentrace uhlíku tedy zůstává bez ohledu na růst rostliny konstantní.

V našem experimentu byl prokázán statisticky významný rozdíl pro hodnoty C/N poměru nadzemní biomasy. Ke zvýšení poměru C/N došlo v nadzemní biomase zahříváných ploch. Shodná reakce vegetace byla zaznamenána při zahřívání OTC ve vyfoukávaném vřesovišti severního Norska, kde pokus trval 8 let (Nybakken *et al.* 2011). K opačnému výsledku došel McKane *et al.* (1997) ve společenstvu podmáčené tundrové vegetace po 3 i 9 letech působení zahřívání. Výrazný pokles hodnoty C/N zaznamenal v biomase ploch hnojených a zároveň zahříváných (*ibid.*). K poklesu C/N v nadzemní biomase hnojených a zároveň zahříváných ploch došlo i v našem experimentu.

Snížená hodnota C/N v nadzemní biomase hnojených a zároveň zahříváných ploch se následně bude projevovat v poklesu C/N opadu. Čím nižší je C/N opadu, tím je opad pro mikroorganismy snáze rozložitelný a rostliny tak svým opadem zvyšují dostupnost dusíku v půdě v dalších letech (Steltzer *et Bowman* 1998; Rejmánková 2001; McGroddy *et al.* 2004). Při snížení hodnoty C/N se totiž mění mikrobiální biomasa z převážně houbových organismů na společenstvo s dominancí bakterií, která způsobuje rychlejší dekompozici (Mack *et al.* 2004). Pokud by došlo k nárůstu průměrných teplot prostředí a zároveň se zvýšilo množství dusíkatých depozic ve srážkách, zřejmě by nastaly posuny ve složení půdních mikroorganismů, a tím i k urychlení rozkladných procesů a opadu.

U podzemní biomasy nebyl zjištěn žádný průkazný rozdíl v koncentracích dusíku, uhlíku ani poměru C/N. Žádný průkazný výsledek týkající se podzemní biomasy nebyl zjištěn ani při výzkumu vztahu půdních organismů, dostupnosti dusíku a příjmu dusíku rostlinami ve vřesovišti s dominancí *Carex bigelowii* na vrcholovém plató pohoří Creag Meagaidh ve Skotsku (Bardgett *et al.* 2002). Naopak signifikantní zvýšení koncentrace dusíku v kořenech trávy *Festuca ovina* nastalo již ve druhém roce pokusu s hnojením (Michelsen *et al.* 1999). Odběr podzemní i nadzemní biomasy byl v našem pokusu prováděn v srpnu, kdy se v biomase kořenů nachází relativně nejméně dusíku oproti jiným měsícům vegetační sezóny a naopak v nadzemní biomase je obsah dusíku relativně největší (Bardgett *et al.* 2002). Vliv upravovaných faktorů prostředí na množství dusíku se tedy spíše projevilo v nadzemní biomase. Možnost porovnání výsledků koncentrací dusíku z podzemní biomasy se závěry jiných autorů je značně

omezená, protože obsahu prvků v nadzemní biomase je věnováno nepoměrně více prací než v podzemních částech rostlin (Shaver *et al.* 1991; Jackson 1997; Kroon *et al.* 2003).

Obsah prvků v ekologických skupinách rostlin

U vřesu a borůvky došlo ke snížení koncentrace dusíku na zahřívavých plochách. Dílčí vysvětlení poklesu koncentrace dusíku u zakrslých keříčků na těchto plochách poskytují analýzy hmotnosti biomasy jednotlivých ekologických skupin. V případě vřesu je příčinou snížení obsahu dusíku v pletivech zvýšený růst biomasy (Jirásková nepublikováno) bez možnosti doplnit dusík do obvyklé koncentrace (tj. koncentrace dusíku na kontrolních plochách) kvůli jeho omezeným zdrojům v prostředí (Larcher 1995; Körner 2003). U borůvky však nebyl prokázán průkazný vliv na zvýšení biomasy (Jirásková nepublikováno).

Pokles koncentrace dusíku u borůvky může souviset s její opadavostí. Borůvka ztrácí většinu svého dusíku při podzimním opadu. Na jaře pak rychle remobilizuje zbylé množství ze zásobních orgánů, přijímá dusík z půdy a vytváří vegetativní orgány, aby mohla pohotově profitovat z příležitostného zdroje dusíku (Grelet *et al.* 2001). Naopak neopadavé keříčky jako vřes jsou méně závislé na přísunu dusíku z externího prostředí a na začátku vegetační sezóny pomalu a postupně uvolňují dusík uložený v podzemní biomase i v listech (*ibid.*). Shaver *et al.* (1991) uvádí, že v případě neopadavých keříčků dusík ze starých listů pokrývá 40–90 % nároků na dusík pro novou produkci. Borůvka pak díky své opadavosti je náchylnější k poklesu dusíku ve svých pletivech.

Dalším důvodem k snížení koncentrace dusíku u borůvky na zahřívavých plochách je, že borůvka má slabší konkurenční schopnosti při získávání dusíku. Na zahřívavých plochách pravděpodobně došlo k úbytku dostupných forem dusíku. Xu *et al.* (2011) uvádí, že v konkurenčním boji o dusík v půdě je zásadní charakteristikou hustota kořenů. Borůvka se ve společenstvu alpínských vřesovišť Vysokých Sudet vyskytuje spíše roztroušeně, zatímco vřes a trávy v tomto typu vegetace vytváří kompaktní plošné porosty a jsou z hlediska pokryvnosti více zastoupeny. Vřes a trávy tedy měly větší biomasu kořenů a tím byly úspěšnější v získávání dusíku z půdy na úkor borůvky.

Vliv zahřívání na zakrslé keřičky otevřeného březového porostu byl sledován ve švédském Laponsku (Richardson *et al.* 2002). Zásah zde byl aplikován 9 let. *Vaccinium vitis-idaea* je stejně jako vřes neopadavým zakrslým keřičkem a ve švédském pokusu také stejně reagovala na zahřívání, tj. snížila obsah dusíku (z 1,03 % na 0,77 %). Borůvka ale při zahřívání průkazně zvýšila koncentraci dusíku v pletivech (z 1,06 % na 1,36 %), což v našem experimentu nebylo zaznamenáno. Při více než dvojnásobně delší době experimentu v Laponsku bylo celkové množství tepla přijatého půdou větší. Průběh mineralizace byl tedy více podpořen (Chapin *et al.* 1995; Makarov *et al.* 2003; Callaghan *et al.* 2004) a pravděpodobně nedošlo ke zvýšené konkurenci o dusík. Borůvka navíc ve švédském pokusu měla ve společenstvu vyšší abundanci, rovným dílem zde byly zastoupeny rody *Vaccinium* a druh *Empetrum nigrum* (Richardson *et al.* 2002). Pokles koncentrace dusíku u borůvky v našem experimentu indikuje, že borůvka je v podmínkách zvýšené konkurence o dusík pod vlivem čtyřletého zahřívání méně úspěšná než vřes a trávy díky své opadavosti a/nebo nižší pokryvnosti ve vegetaci alpinského vřesoviště.

Pokles koncentrace dusíku u vřesu na zahřívání plochách koresponduje s fenologií vřesu pod vlivem zahřívání. Všechny fenologické znaky vřesu na sledovaných plochách měly dřívější nástup pod vlivem zahřívání než na kontrolních plochách (Škrottová nepublikováno). Ke stejným výsledkům dospěli Chapin *et al.* (1996), kteří sledovali vliv simulovaných globálních změn na arktických rostlinách. Zaznamenali snížený obsah dusíku i fosforu u neopadavých keřičků (*Ledum*, *Betula*), kterým dříve pučely listy pod vlivem tříletého zahřívání.

Výsledky fenologického šetření a chemických analýz ale nepotvrzují obecnější tvrzení, že „rostliny s dřívější fenologií mohou vyčerpat své zásoby živin“ (Arft *et al.* 1999). Změna v koncentraci dusíku u vřesu nebyla zaznamenána na zalévaných a zároveň zahřívání plochách ani na plochách hnojených a zároveň zahřívání. U těchto zásahů ale měl vřes dřívější nástup fenologických znaků podobně jako na pouze zahřívání plochách (Škrottová nepublikováno). Také u borůvky byl pod vlivem hnojení a zahřívání urychlen nástup senescence listů (*ibid.*) a nebyl zaznamenán pokles obsahu dusíku na plochách s těmito zásahy.

V našem pokusu nebyla měřena koncentrace dusíku v podzemní biomase u jednotlivých ekologických skupin, takže není možné zhodnotit celkové zásoby dusíku v rostlině. Většina dusíku je ale na vrcholu vegetační sezóny, kdy byly vzorky odebírány, v nadzemní biomase a do kořenů se dusík ze stárnoucích listů a stonků

stahuje až na konci sezóny (Fisk *et al.* 1998). Z výše uvedených poznatků tedy vyplývá, že k vyčerpání živin ze zásobních orgánů s dřívější fenologií dochází pravděpodobně jen při zahřívání a u neopadavých zakrslých keříčků.

U trav došlo ke zvýšení koncentrace dusíku na hnojených a zároveň zahříváných plochách. Zároveň na těchto plochách u trav došlo k signifikantnímu zvýšení biomasy (Jirásková nepublikováno). Výsledky jsou ve shodě s Körnerem (2003), který uvádí, že trávy jsou skupinou rostlin nejprokazatelněji reagující na hnojení v alpínském stupni. Koncentrace dusíku u trav se navýšila pod vlivem hnojení ve vícero pokusech (Bowman *et al.* 2001; Michelsen *et al.* 1999). Trávy jsou schopny přijmout velké množství dusíku, pokud je jeho dostupnost z půdy dostatečná. Při umělém dodávání dusíku do prostředí probíhala absorpce *Festuca supina* celou sezónou, i přes zvyšující se koncentraci dusíku v listech, což značí její značnou kapacitu pro ukládání dusíku v pletivech (Michelsen *et al.* 1999). *Avenella flexuosa* a blízce příbuzný druh kostřavy nízké *Festuca ovina* jsou označovány jako nitrofilní druhy vyskytující se na stanovištích chudých na dusík (Pitcairn *et al.* 2006), což výsledky našeho pozorování také potvrzují. Zvýšený růst trav není ve shodě s životními strategiemi *Avenella flexuosa* a *Festuca ovina*, které jsou zařazeny mezi stres tolerující rostliny (Grime *et al.* 2007), protože růst rostlin s touto životní strategií má být pomalý (Grime 1981).

Zvýšená koncentrace dusíku nalezená v nadzemní biomase trav může být také zapříčiněna typem jejich kořenů. *Avenella flexuosa* i *Festuca supina* mají mělký kořenový systém, který se rozkládá většinou jen v povrchové vrstvě půdy (Regal 1953), zásobní funkci v jejich případě tedy lépe plní nadzemní části rostlin (Michelsen *et al.* 1999). Vyšší procentuální zastoupení dusíku v listech byl nalezen také u druhu *Poa* sp. v severozápadních Himalájích (Chlumská 2011), který má svazčité kořeny neshromažďující dusík (Marschner 1995). Trávy jsou tedy k účinkům hnojení nejcitlivěji reagující ekologickou skupinou rostlin alpínského prostředí a mají značnou kapacitu k ukládání dusíku v nadzemní biomase.

U vřesu i borůvky byla na hnojených a zároveň zahříváných plochách koncentrace dusíku také větší, ale rozdíl oproti plochám bez zásahu nebyl statisticky prokázán. Nebyla prokázána ani změna v produkci biomasy (Jirásková nepublikováno). Tyto zakrslé keříčky patří mezi nitrofobní druhy rostoucí na stanovištích s nízkou dostupností dusíku (Pitcairn *et al.* 2006). Jejich zakrslý vzrůst je typickou strategií, která vede k odolnosti proti stresu vyvolanému trvale neúživným prostředím (Larcher 1995). Vřes a borůvka získávají dusík z půdy i v organické podobě pomocí erikoidní

mykorrhizy nebo ekto-mykorrhizy, jsou tedy méně závislé na anorganických iontech dusíku v půdě (Michelesen *et al.* 1999) a při jejich vyšších koncentracích nedokáží pružně zareagovat (Chapin *et al.* 1995). Vřes a borůvka se řadí do skupiny stres tolerujících kompetitorů (Grime *et al.* 2007), které jsou také typické pomalým růstem a v dlouhodobém měřítku dokáží ve společenstvu úspěšně konkurovat o živiny (Grime 1981), což náš pokus nemohl zhodnotit.

Vlivy experimentálních přídavek dusíku jsou dále ovlivněny vzájemnými vztahy rostlin ve společenstvu. Konkurenční vztahy pod vlivem hnojení byly pozorovány v umělých podmínkách u *Calluna vulgaris* a trávy *Nardus stricta* (Hartley *et al.* 1999). Při růstu *N. stricta* dohromady s *C. vulgaris* měla *N. stricta* při přidavku dusíkatého hnojiva větší přírůstek biomasy i tkáňové koncentrace dusíku než když byla zasazena samostatně. Opačná reakce se projevila u *C. vulgaris* indikující slabší konkurenční schopnosti v prostředí dobře dostupného dusíku. Konkurenční nevýhoda *C. vulgaris* spočívá v jejích kořenech, které se při zvýšeném přísunu dusíku prodlužují pouze v případě, že je obklopena jednicí svého druhu, kdežto u *N. stricta* docházelo k růstu kořenů v obou případech – když byla pěstována s jednicí svého druhu i s jednicí *C. vulgaris* (*ibid.*).

Budoucnost alpínských vřesovišť

Náš pokus trvající 4 roky prokázal pokles v koncentraci dusíku v nadzemní biomase a vyšší produkci biomasy (Jirásková nepublikováno) u alpínského vřesoviště pod vlivem zahřívání. Tyto výsledky indikují, že rostliny během 4 let vyčerpaly významné množství dusíku z půdy. Při dlouhodobém zahřívání by tedy pravděpodobně nedocházelo k dalšímu růstu biomasy právě kvůli nedostatku živin, což vysvětluje i ze souhrnné analýzy výsledků Mezinárodního tundrového experimentu (Arft *et al.* 1999). Podobný je závěr meta-analýzy 13 výzkumů simulujících globální změny v ekosystému tundry, ve kterém krátkodobé odpovědi systému na zvýšení teploty byly průkazné, ale v dlouhodobém měřítku nepokračovaly, protože narážely na limitaci živinami (Callaghan *et al.* 2004).

Při simulování zvýšené depozice dusíkatých látek a průměrné teploty prostředí došlo k vzestupu koncentrace dusíku v nadzemní biomase. Dusík akumulovaný

rostlinou ale představuje vždy jen zlomek přidaného množství dusíku. Zbytek se pak hromadí v půdě, což naznačuje snižující se poměr půdního uhlíku a dusíku při experimentálních přídavicích dusíku v tundrových i alpínských společenstvech (McKane *et al.* 1997; Britton *et al.* 2008; Haugwitz *et al.* 2011) nebo je vyplavován pryč z ekosystému (Mack *et al.* 2004). Mack *et al.* (2004) zjistil, že ekosystém podmáčené tundrové vegetace nemá téměř žádnou kapacitu zadržovat dusík. V jeho pokusu bylo během 20 let dodáno 200 g dusíku na m² a vegetace vykazovala vytrvalý růst. Přesto se nezměnila celková hmotnost dusíku zadržovaná v tomto společenstvu (*ibid.*). Nasycení ekosystému dusíkem a jeho následné vyplavování do okolního prostředí je tedy reálné.

Pod vlivem hnojení a zároveň zahřívání se zvýšilo průměrné procentuální zastoupení dusíku u trav. Trávy dokážou dobře využívat dusík, což je i příčinou jejich šíření (Shaver *et al.* 1997). V Krkonoších byl pozorován vývoj travního společenstva po dvěstěletém hnojení a bylo prokázáno šíření trav *Avenella flexuosa* a *Deschampsia cespitosa* na úkor ostatních druhů (Semelová *et al.* 2008). Zvýšený přísun dusíku způsobil v evropských biotopech vlhkých vřesovišť šíření trav jako *Molinia caerulea* a *Avenella flexuosa* na úkor zakrslých keříčků (Stevens *et al.* 2011). V tomto pokusu bylo důvodem zvýšení poměru NH_x:NO_y, který způsobil acidifikaci a následný ústup druhů s optimem půdního pH mezi 4,5-6 a šíření druhů s optimem půdního pH pod 4,5 nebo druhů indiferentních k půdnímu pH (*M. caerulea*). Šíření trav bylo prokázáno i v rámci našeho výzkumu ve Vysokých Sudetách (Červinka 2011). Pozitivní reakce v pokryvnosti na přísun dusíku byla zaznamenána u *Avenella flexuosa* i u *Festuca supina* (*ibid.*).

Mikroorganismy mají velký vliv na růst rostlin a mohou limitovat projevy globálních změn na vegetaci (Michelsen *et al.* 1999; Bardgett *et al.* 2002; Haugwitz *et al.* 2011). Po přidání labilního uhlíku se množství mikroorganismů zvýšilo, živiny v půdě byly imobilizovány a biomasa rostlin se dlouhodobě zmenšila (Haugwitz *et al.* 2011). I trávy jsou vysoce senzitivní na nedostatek živin imobilizací mikroby (Michelesen *et al.* 1999). K průkaznému snížení koncentrace dusíku v listech i kořenech došlo také u trávy *Festuca ovina* po přidání labilního uhlíku. Naopak opadavé keříčky reagovaly na snížení dostupnosti živin pouze drobným poklesem v zastoupení dusíku v listech (*ibid.*). Manipulace s biomasou mikroorganismů tedy skrývá potenciál pro omezování nežádoucích vlivů na rostlinná společenstva oligotrofních biotopů.

Pro zachování kompozice alpínského vřesoviště i přes očekávané globální změny prostředí (Nybakken *et al.* 2011) a zároveň pro zabránění vyplavování dusíku

z alpínského ekosystému do povrchových vod je třeba nalézt vhodný management. Jak již bylo uvedeno, účinným prostředkem k poklesu volných iontů dusíku v půdě jsou přídatky labilního uhlíku. Depozice dusíkatých látek do půd s rozmezím hodnot pH 3–4,5 způsobuje toxicitu amonných iontů a těžkých kovů. Stevens *et al.* (2011) v těchto případech doporučuje právě aplikaci dostupného uhlíku. K poklesu koncentrace dusíku u tráv *Festuca ovina* v alpínském vřesovišti došlo při přídavných sacharózy v množství 250 g na m² (Michelsen *et al.* 1999). Vliv tohoto netradičního managementu na vegetaci alpínského vřesoviště by samozřejmě musel být patřičně vyzkoušen. Dalším možným managementem je strhávání drnu v malých plochách, které umožní uchycení semenáčků vřesu a obnovuje oligotrofní podmínky biotopu (Jebavá 2004; Stevens *et al.* 2011).

Pastva domácími zvířaty je nejvýznamnějším typem managementu ve vysokohorských oblastech (Körner 2003). Při tradiční pastvě je spásání sporadické ale rovnoměrné. Důležitý je také správný výběr pasoucího se zvířete, vhodná je např. ovce. Příliš těžká zvířata totiž způsobují erozi půdy a přílišný pošlap (*ibid.*). Přiměřená intenzita pastvy má velmi pozitivní vliv na různá alpínská společenstva (Sundriyal 1992). To bylo dokázáno také při výzkumu ve švýcarských Alpách ve společenstvu alpínského trávníku s dominující *Carex curvula*, kde se občasná pastva projevila právě v přibývání biomasy i diverzity druhů (*ibid.*). Körner (1980 *in* Körner 2003) však upozorňuje na vysokou citlivost společenstva alpínských keřů vůči pastvě v kontrastu s robustností pozdně sukcesních alpínských chomáčových trávníků. Účinky experimentálního odlistění simulující pastvu byly sledovány u *Calluna vulgaris* a u *Nardus stricta* v laboratorních podmínkách (Hartley *et* Amos 1999). Růst listů po defoliaci proběhl u *N. stricta* mnohem rychleji než u *C. vulgaris*. *N. stricta* má totiž své obnovovací meristémy v bazální části listů a navíc netrpí takovou ztrátou živin jako *C. vulgaris*, pro niž hlavní zásobárnu minerálních látek představují právě listy (*ibid.*). Vliv pastvy ovcí na obnovu vřesoviště byl vyzkoušen v Krkonoších, nedošlo však k žádoucím účinkům, protože vegetace nebyla pro ovce atraktivní (Jebavá 2004). Z těchto pozorování vyplývá, že zavedení pastvy v zájmovém společenstvu alpínského vřesoviště *Loiseleurio procumbentis-Vaccinion* se zdá být nevhodné.

6 ZÁVĚR

Tato práce se zabývala vlivem globálních změn prostředí na obsah dusíku a uhlíku v biomase rostlin alpského vřesoviště ve Vysokých Sudetách. Cílem práce bylo porovnat zastoupení dusíku a poměr uhlíku a dusíku pod vlivem globálních změn (1) u nadzemní a podzemní biomasy alpského vřesoviště, (2) mezi jednotlivými ekologickými skupinami rostlin. Dalším cílem bylo také nastínit změny vegetace alpského vřesoviště s návrhem případného managementu.

Na studijních plochách se zvýšenou průměrnou teplotou došlo ke snížení koncentrace dusíku v nadzemní biomase. Vysvětlením je urychlení růstových procesů pod vlivem tepla, jehož následkem bylo „naředěno“ celkové množství dusíku v biomase. Na hnojených a zároveň zahříváných plochách bylo v nadzemní biomase průměrně vyšší procentuální zastoupení dusíku. Zvýšilo se i celkové hmotnostní zastoupení dusíku v nadzemní biomase, takže aplikace $2 \text{ g dusíku} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$ je dostatečným množstvím pro vyvolání změn v chemickém složení biomasy. V podzemní biomase nedošlo k žádné změně koncentrace dusíku ani u jednoho typu zásahu. K zvýšení poměru C/N došlo v nadzemní biomase zahříváných ploch a k poklesu hodnoty C/N na plochách hnojených a zároveň zahříváných. Snížená hodnota C/N v nadzemní biomase hnojených a zároveň zahříváných plochách se pravděpodobně projevuje i v poklesu C/N opadu, čímž by se urychlil jeho rozklad.

U vřesu a borůvky došlo ke snížení koncentrace dusíku na zahříváných plochách. V případě vřesu bylo příčinou snížení koncentrace dusíku v pletivech zvýšení růstu biomasy a/nebo jeho dřívější fenologie. K vyčerpání zásob živin v rostlině s dřívější fenologií dochází při zahřívání a u neopadavých zakrslých keříčků. U borůvky byl pokles způsoben zřejmě jejím roztroušeným výskytem ve společenstvu alpského vřesoviště a s tím spojenou nižší konkurenční schopností jejích kořenů. Dalším možným vysvětlením je větší závislost borůvky na vnějších zdrojích dusíku kvůli její opadavosti. U trav došlo ke zvýšení procentuálního zastoupení dusíku i produkci biomasy na hnojených a zároveň zahříváných plochách. Tím je potvrzeno, že trávy jsou na hnojení nejcitlivěji reagující skupinou rostlin v alpské zóně.

Nižší obsah dusíku v nadzemní biomase na zahříváných plochách indikuje, že rostliny během 4 let pokusu vyčerpaly významné množství dusíku z půdy.

Při dlouhodobém zahřívání by tedy nedocházelo k dalšímu růstu biomasy kvůli nedostatku živin. Vliv depozic dusíkatých látek je z dlouhodobého hlediska pro společenstvo alpínského vřesoviště zřejmě významnější než ostatní zkoumané globální změny. Díky zvýšené dostupnosti dusíku v půdě by mohlo dojít k posunu konkurenčních vztahů ve prospěch trav. Z různých typů managementů přichází u vegetace alpínského vřesoviště v úvahu strhávání drnu nebo přidavky labilního uhlíku, který by imobilizoval v mikrobiální biomase volně dostupný půdní dusík.

7 LITERATURA

- Arft A.M., M. D. Walker, J. Gurevitch, J. M. Alatalo, M. S. Bret-Harte, M. Dale, M. Diemer, F. Gugerli, G. H. R. Henry, M. H. Jones, R. D. Hollister, I. S. Jonsdottir, K. Laine, E. Levesque, G. M. Marion, U. Molau, P. Mølgaard, U. Nordenhall, V. Raszhivin, C. H. Robinson, G. Starr, A. Stenstrom, M. Stenstrom, O. Totland, P. L. Turner, L. J. Walker, P. J. Webber, J. M. Welker, P. A. Wookey (1999): Responses of Tundra Plants to Experimental Warming: Meta-Analysis of the International Tundra Experiment. *Ecological Monographs* 69: 491–511.
- Bardgett R.D., Streeter T.C., Cole L., Hartley I.R. (2002): Linkages between soil biota, nitrogen availability, and plant nitrogen uptake in a mountain ecosystem in the Scottish Highlands. *Applied Soil Ecology* 19: 121–134.
- Beniston M. (2003): Climatic change in mountain regions: A review of possible impacts. *Climatic Change* 59: 5–31.
- Beniston M., Diaz H.F., Bradley R.S (1997): Climatic changes at high elevation sites: An overview. *Climatic Changes* 36:233–251.
- Bobbink R., Hornung M., Roelofs J.G.M. (1996): Empirical nitrogen critical loads for natural and seminatural ecosystems. In: Manual on methodologies and criteria for mapping critical levels/loads and geographical areas where they are exceeded, UNECE Convention on Long-range Transboundary Air Pollution, Federal Environmental Agency, Berlin.
- Bowman W.D., Bilbrough C.J. (2001): Influence of a pulsed nitrogen supply on growth and nitrogen uptake in alpine graminoids. *Plant and Soil* 233: 283–290.
- Bowman W.D., Seastedt T.R. (eds.) (2001): Structure and function of an alpine ecosystem. Oxford University Press. 337 s.
- Bowman W.D., Steltzer H., Rosenstiel T.N, Cleveland C.C., Meier C.L. (2004): Litter effect of two co-occurring alpine species on plant growth, microbial activity and immobilization of nitrogen. *Oikos* 104: 336–344.
- Brooks P.D., Schmidt S.K., Williams M.W. (1997): Winter production of CO₂ and N₂O from alpine tundra environment controls and relationship to inter-system C and N fluxes. *Oecologia* 110: 403–413.

- Brriton A.J., Fisher J.M. (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.
- Brriton A.J., Helliwell R.C., Fisher J.M., Gibbs S. (2008): Interactive effects of nitrogen deposition and fire on plant and soil chemistry in an alpine heathland. *Environmental Pollution* 156: 409–416.
- Callaghan T.V., L.O. Björn, Y. Chernov, T. Chapin, T.R. Christensen, B. Huntley, R.A. Ims, M. Johansson, D. Jolly, S. Jonasson, N. Matveyeva, N. Panikov, W. Oechel, G. Shaver (2004): Effects on the Function of Arctic Ecosystems in the Short- and Long-term Perspectives. *A Journal of the Human Environment* 33(7):448–458.
- Červinka, J.: Druhové změny vegetace alpínských vřesovišť pod vlivem globálních změn prostředí. Bakalářská práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 44s.
- De Graaf M.C.C., Bobbink R., Smits N.A.C., Van Diggelen R., Roelofs J.G.M. (2009): Biodiversity, vegetation gradients and key biogeochemical processes in the heathland landscape. *Biological Conservation* 142: 2191–2201.
- Demek et al. (1987): Hory a nížiny. *Zeměpisný lexikon ČSR*. Academia, Praha 584 s.
- Dostál, J. (1989): *Nová květena ČSSR 2*. Academia. Praha.
- Dvorský, M. [změněno 8.7.2009]. *Avenella flexuosa* [Internet]. Dostupné na: www.botany.cz
- Ehrenberger F., Gorbach S. (1973): *Methoden der organischen Elementar- und Spurenanalyse*. Verlag Chemie, Weinheim.
- Fisk M.C., Schmidt S.K., Seastedt T.R. (1998): Topographic patterns of above- and belowground production and nitrogen cycling in alpine tundra. *Ecology* 79: 2253–2266.
- Gimingham C.H. (1960): *Calluna vulgaris* L. Hull. *The Journal of Ecology* 48(2): 455–483.
- Graber W.K., Siegwolf R.T.W., Nater W., Leonardi S. (1996): Mapping the impact of anthropogenic deposition on high elevated alpine forests. *EnvironSoftware* 11: 29–64.
- Grelet G.A., Alexander I.J., Proe M.K., Frossard J.S., Millard P. (2001): Leaf habit influences nitrogen remobilization in *Vaccinium* species. *Journal of Experimental Botany* 52: 993–1002.

- Grime J.P. (1981): *Plants Strategies and Vegetation Processes*. John Wiley & Sons. 222 s.
- Grime J.P., Curtis (1976). In Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. (2007): *Comparative plant ecology: A Functional Approach to common British Species*. Unwin Hyman. 742 s.
- Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. (2007): *Comparative plant ecology: A Functional Approach to common British Species*. Unwin Hyman. 742 s.
- Harčarik J. (2002): Mikroklimatické poměry arкто-alpínské tundry. *Opera Corcontica* 39: 46–68.
- Hartley S.E., Amos L. (1999): Competitive interactions between *Nardus stricta* L. and *Calluna vulgaris* (L.) Hull: the effect of fertilizer and defoliation to above- and below-ground performance. *Journal of Ecology* 87: 330–340.
- Haugwitz M. S., Michelsen A., Schmidt I. K. (2011): Long-term microbial control of nutrient availability and plant biomass in a subarctic-alpine heath after addition of carbon, fertilizer and fungicide. *Soil Biology and Biochemistry* 43: 179–187.
- Hejčman M., Klauisová M., Štursa J., Pavlů V., Schellberg J., Hejčmanová P., Hakl J., Rauch O., Vacek S. (2007): Revisiting a 37 years abandoned fertilizer experiment on *Nardus* grassland in the Czech republic. *Agriculture, Ecosystem and Environment* 118: 231–236.
- Hejčman M., Nežerková P., Pavlů V., Gaisler J. (2004): Krkonošské hřebeny praktickým pohledem zemědělce. *Úroda* 52 (10): 32–34.
- Henry G.H.R., Molau U. (1997): Tundra plants and climate change: the International Tundra Experiment (ITEX). *Global Change Ecology* 3: 1–9.
- Hoskovec L. [změněno 16.7.2007]. *Calluna vulgaris; Vaccinium myrtillus* [Internet]. Dostupné na: www.botany.cz
- Chapin F. S., Shaver G.R. (1996): Physiological and growth responses of arctic plants to a field experiment simulating climatic change. *Ecology* 77: 822–840.
- Chapin F. S., Shaver G.R., Giblin A.E., Nadelhoffer K.J., Laundre J.A. (1995): Responses of Arctic Tundra to Experimental and Observed Changes in Climate. *Ecology* 76: 694–711.
- Chlumská Z. (2011): Funkční vlastnosti vysokohorských rostlin východního Ladaku (SZ Himaláje). Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích. 80 s.

- IPCC [copyright 2007]. Climate Change 2007: Synthesis Report. Contribution of Working Groups I, II and III to the Fourth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change [Core Writing Team, Pachauri, R.K and Reisinger, A. (eds.)]. IPCC, Geneva, Switzerland, 104 s. [Internet]. Dostupné na:
http://www.ipcc.ch/publications_and_data/publications_ipcc_fourth_assessment_report_synthesis_report.htm
- Jackson R. B., Mooney H.A., Schulze E.D. (1997): A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 94: 7362–7366.
- Jakrlová J. (1987): Destruktivní stanovení nadzemní biomasy. In: Rychnovská M. (ed.): *Metody studia travinných ekosystémů*. Academia. 56–64.
- Jebavá K. (2004). Management horských vřesovišť v Krkonoších. Diplomová práce. Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci.
- Jeník J. (1961): *Alpínská vegetace Krkonoš, Hrubého Jeseníku a Králického Sněžníku*. Naklad. ČSAV, Praha. 409 s.
- Jonasson S., Havström M., Jensen M., Callaghan T.V. (1993): In situ mineralization of nitrogen and phosphorus of arctic soils after perturbations simulating climate change. *Oecologia* 95: 179–186.
- Kavalcová V., Kavalec K., Petruš J., Řehánek T., Šafář J., Vysoudil M. (2003): *Chráněná území ČR. Svazek VI, Olomoucko*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha. 60 s.
- Kielland K. (1994): Amino acid absorption by arctic plants: simplification for plant nutrition and nitrogen cycling. *Ecology* 75: 2373–2383.
- Klaudisová M., Hejčman M., Pavlů V. (2009): Long-term residual effect of short-term fertilizer application on Ca, N and P concentrations in grasses *Nardus stricta* L. and *Avenella flexuosa* L. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.* 85: 187–193.
- Knapp A.K., Smith M.D. (2001): Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production. *Science* 209: 481–484.
- Kočí M., Chytrý M. (2007): Alpínská vřesoviště (Loiseleurio-Vaccinietea). In: Chytrý M. (ed.): *Vegetace České republiky 1. Travinná a keříčková vegetace*. Academia, Praha. 65–75.
- Körner Ch. (2003): *Alpine plant life: functional plant ecology of high mountain ecosystems*. Springer. 344 s.

- Krajick K. (2004). Climate change: All downhill from here? *Science* 303: 1600–1602.
- Kroon H., Visser E.J.W. (2003): *Root Ecology*. Springer. 394 s.
- Larcher W. (1995): *Physiological Plant Ecology*. Springer. 506 s.
- Lednický V. (1985): Podnebí Pradědu. Šumperk, Severní Morava, sv. 49: 44–48.
- Mack M.C., Schuur E.A.G., Syndergaard Bret-Harte M., Shaver G.R., Chapin F.S. (2004): Ecosystem carbon storage in arctic tundra reduced by long-term nutrient fertilization. *Nature* 431: 440–443.
- Mackovčín P. Sedláček M. (2002): Chráněná území ČR. Svazek V, Královehradecko. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a EkoCentrum Brno, Praha. 410 s.
- Mahmoud, Grime (1976). In Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. (2007): *Comparative plant ecology: A Functional Approach to common British Species*. Unwin Hyman. 742 s.
- Makarov M. I., Glaser B., Malysheva T. I., Bulatnikova I. V., Volkov A.V. (2003): Nitrogen dynamics in alpine ecosystems of the northern Caucasus. *Plant and Soil* 256: 389–402.
- Marion G.M. (1996): Temperature enhancement experiment. In: Molau U., Mølgaard P. (eds.): *ITEX manual*. Danish Polar Centre, Copenhagen, 17–22.
- Marschner, H. (1995) *Mineral nutrition of higher plants*. Academic Press, London.
- McGroddy M.E., Silver W.L., De Oliveira R.C. (2004): The effect of phosphorus availability on decomposition dynamics in a seasonal lowland Amazonian forest. *Ecosystems* 7: 172–179.
- McKane R.B., Rastetter E.B., Shaver G.R., Nadelhoffer K.J., Giblin A.E., Laundre J.A., Chapin F.S. (1997): Climatic Effects on Tundra Carbon Storage Inferred From Experimental Data and a Model. *Ecology* 78.:1170–1187.
- Michelsen A., Graglia E., Schmidt I.K, Jonasson S., Sleep D., Quarmby C. (1999): Different responses of grass and a dwarf shrub to long-term changes in soil microbial biomass C, N and P following factorial addition of NPK fertilizer, fungicide and labile carbon to a heath. *New Phytology* 143: 523–538.
- Michelsen A., Schmidt I.K., Jonasson S, Quarmby C., Sleep D. (1996): Leaf N¹⁵ abundance of subarctic plants provides field evidence that ericoid, ectomycorrhizal and non- and arbuscular species access different sources of soil nitrogen. *Oecologia* 105: 53–63.
- Molau U., Mølgaard P. (eds.) (1996): *The International Tundra Experiment Manual*. Danish Polar Center, Copenhagen. 82 s.

- Monar I. (1972): Analyseautomat zur simultanen Mikrobestimmung von C, H und N. *Mikrochimica Acta*. 784 s.
- Morecroft M. D., Woodward F. I. (1996): Experiments on the causes of altitudinal differences in the leaf nutrient contents, size and ^{13}C of *Alchemilla alpina*. *New Phytologist* 134: 471–479.
- Nagy L., Thompson D., Grabherr G., Körner C. (2003): *Alpine Biodiversity in Europe: an Introduction*. Joint Nature Conservation Committee, Peterborough. 22 s.
- Nybakken L., Sandvik S.M., Klanderud K. (2011): Experimental warming had little effect on carbon-based secondary compounds, carbon and nitrogen in selected alpine plants and lichens. *Environmental and Experimental Botany* 72: 368–376.
- Pavlová L. (2005): *Fyziologie rostlin*. Karolinum, Praha. 253 s.
- Pitcairn C., Leith I., Sheppard L., Sutton M. (2006): Development of a nitrophobe/nitrophile classification for woodlands, grasslands and upland vegetation in Scotland. Final report for Scottish Environment Protection Agency.
- Quitt E. (1971): *Klimatické oblasti Československa*. *Studia geographica* 16. Geografický ústav ČSAV Brno.
- Regal V. (1953): *Pícniny a plevelné trávy*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha. 290 s.
- Rejmánková E. (2001): Effect of experimental phosphorus enrichment on oligotrophic tropical marshes in Belize, Central America. *Plant Soil* 236: 33–53.
- Richardson S.J. (2000): Response of a sub-Arctic dwarf shrub heath community to nutrient addition and warming. In Richardson S.J., Press M.C., Parsons A.N., Hartley S. (2002): How do nutrients and warming impact on plant communities and their insect herbivores? A 9-year study from a sub- Arctic heath. *Journal of Ecology* 90: 544–556.
- Richardson S.J., Press M.C., Parsons A.N., Hartley S. (2002): How do nutrients and warming impact on plant communities and their insect herbivores? A 9-year study from a sub- Arctic heath. *Journal of Ecology* 90: 544–556.
- Ritchie J.C. (1956): *Vaccinium myrtillus* L. *The Journal of Ecology* (44): 291–299.
- Robinson, Rorison (1983). In Grime J.P., Hodgson J.G., Hunt R. (2007): *Comparative plant ecology: A Functional Approach to common British Species*. Unwin Hyman. 742 s.
- Scurfield G. (1954): *Deschampsia flexuosa*. *Biological flora of the British Isles*. *Journal of Ecology* 42: 225–233.

- Seastedt H., Bowman W.D. (1998): Differential influence of plant species on soil nutrient transformations within moist meadow alpine tundra. *Ecosystems* 1: 464–474.
- Seastedt T., Walker M.D., Bryant D.M. (2001): Controls on decomposition processes in alpine tundra. In Bowman W.D., Seastedt T.R. (eds.) (2001): *Structure and function of an alpine ecosystem*. Oxford University Press. 337 p.
- Semelová V., Hejman M., Pavlů V., Vacek S., Podrázký V. (2008): The Grass Garden in the Giant Mts. (Czech Republic): Residual effect of long-term fertilization after 62 years. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 123: 337–342.
- Shaver G.R., Giblin A.E., Nadelhoffer K., Rastetter E.B. (1997): Plant functional types and ecosystem change in arctic tundra. In: Smith T.M., Woodward I.A., Shugart H.H. (eds.) *Plant functional types*, pp. 153–173. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Shaver G. R., Chapin F.S. (1991): Production: Biomass Relationships and Element Cycling in Contrasting Arctic Vegetation Types. *Ecological Monographs* 61: 1–31.
- Schaer C., Frei C., Lüthi C., Davies H.C. (1996): Surrogate climatic change scenarios for regional climate panels. *Geophys. Res. Lett.* 23: 669–672.
- Scheiner S., Gurevitch J. (eds.) (2001): *The Design and Analysis of Ecological Experiments*. Oxford University Press.
- Schimel J.P., Chapin F.S. (1998): Tundra plant uptake of amino acid and NH_4^+ nitrogen in situ: plants compete well for amino acid N. *Ecology* 77: 2142–2147.
- Slavíková J. (1982): *Ekologie rostlin*. Univerzita Karlova v Praze. 247 s.
- Správa CHKO Jeseníky [otevřeno 5.4.2012]. Charakteristika oblasti – Geologie [Internet]. Dostupné na: <http://www.jeseniky.nature.cz/wps/portal/cs/jeseniky/o-sprave-chko>
- Správa KRNAP [copyright 2009]. Půdy Krkonoš; Přírodní poměry [Internet]. Dostupné na: <http://www.krnep.cz/prirodni-pomery/>
- Soudzilovskaia N. A., Onipchenko V. G., Cornelissen J.H.C., Aerts R. (2005): Biomass production, N:P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community. *Journal of Vegetation Science* 16: 399–406.
- Soudzilovskaia N. A., Onipchenko V. G., Cornelissen J. H. C., Aerts R. (2007): Effects of fertilisation and irrigation on foliar afterlife in alpine tundra. *Journal of Vegetation Science* 18: 755–766.
- Steenbjerg (1951). In Larcher W. (1995): *Physiological Plant Ecology*. Springer. 506 s.

- Stevens J.C., Manning P., Berg L.J.L., De Graaf M.C.C., Wamelink G.W.W., Boxman A.W., Bleeker A., Vergeer P., Arroniz-Crespo M., Limpens J., Lamers L.P.M., Bobbink R., Dorland E. (2011): Ecosystem responses to reduced and oxidised nitrogen inputs in European terrestrial habitats. *Environmental Pollution* 159: 665–676.
- Sundriyal E.C. (1992): Structure, productivity and energy flow in alpine grassland in the Garhwal Himalaya. *Journal of Veget. Science* 3:15–20.
- Vysoudil M. (2006): *Meteorologie a klimatologie*. Univerzita Palackého, Olomouc. 281 s.
- Welker J.M., Fahnestock J.T., Sullivan P.F., Chimner R.A. (2005): Leaf mineral nutrition of Arctic plants in response to warming and deeper snow in northern Alaska. *OIKOS* 109: 167–177.
- White W. (1972): Dynamic Transshipment Networks: An Algorithm and its Application to the Distribution of Empty Containers. *Networks* 2(3): 211–236.
- Woodward F. I. (1986): Ecophysiological studies on the shrub *Vaccinium myrtillus* L. taken from a wide altitudinal range. *Oecologia*, 70: 580–586.
- Woodward F. I., Smith T. M., Emanuel W. R. (1995): A Global Primary Productivity and Phytogeography Model. *Global Biogeochem. Cycles* 9: 471–490.
- Xu X., Ouyang H., Richter A., Wanek W., Cao G., Kuzyakov Y. (2011): Spatio-temporal variations determine plant–microbe competition for inorganic nitrogen in an alpine meadow. *Journal of Ecology* 99: 563–571.
- Zahradník D. (2011): Klimato-fenologická srovnávací analýza tří stanovišť alpínského bezlesí Vysokých Sudet na příkladu druhů *Calluna vulgaris* a *Vaccinium myrtillus*. Diplomová práce. Katedra ekologie a životního prostředí PřF UP v Olomouci. 61 s.

PŘÍLOHY



Příloha 1: Pohled na lokalitu u Petrových kamenů v Jeseníkách



Příloha 2: Pohled na lokalitu na Králickém Sněžníku



Příloha 3: Pohled na lokalitu u Studniční hory v Krkonoších



Příloha 4: Skleníčky (OTC) na lokalitě Petrovy kameny



Příloha 5: Ilustrační foto čerpání a demineralizace srážkové vody a zalévání ploch



Příloha 6: Ilustrační foto aplikace hnojení na plochy



Příloha 7: Ilustrační foto odběru nadzemní biomasy z trvalých ploch



Příloha 8: Ilustrační foto odběru podzemní biomasy z trvalých ploch po odstranění nadzemních částí rostlin