

Česká zemědělská univerzita v Praze

Fakulta lesnická a dřevařská

Katedra ekologie lesa

**Vliv prostředí na přírůst jehličnatých dřevin se zaměřením
na smrk ztepilý**

Bakalářská práce

Autor: Tomáš Kníř

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

2016

ČESKÁ ZEMĚDĚLSKÁ UNIVERZITA V PRAZE

Fakulta lesnická a dřevařská

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

Tomáš Kníř

Lesnictví

Název práce

Vliv prostředí na přírůst jehličnatých dřevin se zaměřením na smrk ztepilý

Název anglicky

Environmental control over growth of coniferous trees with attention to Norway spruce

Cíle práce

Cílem práce je shrnout dosavadní znalosti o vlivu nejrůznějších faktorů prostředí na přírůst jehličnatých dřevin. Speciální pozornost bude kladena na smrk ztepilý. Bude popsán význam získaných znalostí pro praktický management lesa.

Metodika

Cíle práce budou splněny na základě rozboru literatury (literární rešerše) – bude použita zejména aktuální domácí a zahraniční vědecká literatura. Struktura práce bude odpovídat standardním požadavkům na tento typ práce na Fakultě lesnické a dřevařské, České zemědělské univerzity v Praze.

Harmonogram zpracování:

Březen 2015 Zadání BP

Léto 2015 Studium literatury

Podzim 2015 Odevzdání osnovy práce a kostry literárních zdrojů školiteli

Zima 2015/2016 Příprava textu BP

Březen 2016 Konzultace finální podoby práce se školitelem

Duben 2016 Předložení práce

Doporučený rozsah práce

30 – 40 stran

Klíčová slova

Letokruhová analýza, produkce, dendrochronologie, *Picea abies*.

Doporučené zdroje informací

- Babst, F., Poulter, B., Trouet, V., Tan, K., Neuwirth, B., Wilson, R., Carrer, M., Grabner, M., Tegel, W., Levanić, T., Panayotov, M., Urbinati, C., Bouriaud, O., Ciais, P., Frank, D., 2013. Site- and species-specific responses of forest growth to climate across the European continent. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 22, 706–717.
- Dobbertin, M., 2005. Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *Eur. J. For. Res.* 124, 319–333.
- Fraver, S., D'Amato, A.W., Bradford, J.B., Jonsson, B.G., Jönsson, M., Esseen, P.-A., 2013. Tree growth and competition in an old-growth *Picea abies* forest of boreal Sweden: influence of tree spatial patterning. *J. Veg. Sci.* 25, 374–385.
- Koprowski, M., Zielski, A., 2006. Dendrochronology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from two range centres in lowland Poland. *Trees* 20, 383–390.
- Levanić, T., Gričar, J., Gagen, M., Jalkanen, R., Loader, N.J., McCarroll, D., Oven, P., Robertson, I., 2008. The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees* 23, 169–180.
- Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H., Neumann, U., Tveite, B., Mielikainen, K., Röhle, H., Spiecker, H., 2002. Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe. *For. Ecol. Manage.* 171, 243–259.
- Mellert, K.H., Prietzel, J., Straussberger, R., Rehfuss, K.E., Kahle, H.P., Perez, P., Spiecker, H., 2008. Relationships between long-term trends of air temperature, precipitation, nitrogen nutrition and growth of coniferous stands in Central Europe and Finland. *Eur. J. For. Res.* 127, 507–524.
- Speer, J.H., 2010. *Fundamentals of Tree-ring Research*. University of Arizona Press, 333 p.
- Tremli, V., Ponocná, T., Büntgen, U., 2012. Growth trends and temperature responses of treeline Norway spruce in the Czech-Polish Sudetes Mountains. *Clim. Res.* 55, 91–103.
- Wilson, R.J.S., Hopfmueller, M., 2001. Dendrochronological investigations of Norway spruce along an elevational transect in the Bavarian Forest, Germany. *Dendrochronologia* 19, 67 – 79.
-

Předběžný termín obhajoby

2015/16 LS – FLD

Vedoucí práce

Ing. Vojtěch Čada

Garantující pracoviště

Katedra ekologie lesa

Elektronicky schváleno dne 4. 11. 2015

doc. Ing. Miroslav Svoboda, Ph.D.

Vedoucí katedry

Elektronicky schváleno dne 19. 12. 2015

prof. Ing. Marek Turčáni, PhD.

Děkan

V Praze dne 17. 04. 2016

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci na téma „Vliv prostředí na přírůst jehličnatých dřevin se zaměřením na smrk ztepilý“ vypracoval samostatně pod vedením Ing. Vojtěcha Čady, Ph.D., a použil jen prameny, které uvádím v seznamu použitých zdrojů na konci práce. Jsem si vědom, že zveřejněním bakalářské práce souhlasím s jejím zveřejněním dle zákona č. 111/1998 Sb. o vysokých školách v platném znění, a to bez ohledu na výsledek její obhajoby.

V Praze dne 20. 4. 2016

Podpis autora

Poděkování

Rád bych touto cestou poděkoval Ing. Vojtěchovi Čadovi, Ph.D., za odborný dohled a vedení mé práce. Dále bych chtěl poděkovat mé rodině a přítelkyni za podporu a trpělivost.

Vliv prostředí na přírůst jehličnatých dřevin se zaměřením na smrk ztepilý

Abstrakt

Smrk ztepilý řadíme do čeledi borovicovitých. Má kuželovitou korunu a přímý kmen, výška se pohybuje v rozmezí 20 - 35 metrů. Jeho přirozený výskyt v České republice je hlavně v horských polohách. Optimální teplota je okolo 6 °C a srážky ve vegetační době 490 - 580 mm.

Práce dále zahrnuje údaje o růstu a jeho požadavcích na ovlivňující procesy a na regulátory. S tím souvisí vznik letokruhů, co to letokruhy jsou, čím se tvoří, čeho jsou výsledkem a co jejich vznik ovlivňuje.

Také se zaměřuje na dendrochronologii. Ta je základem pro získávání informací o datování letokruhů, které slouží k určování ročních přírůstků a věku stromu. Tato věda se dále dělí na několik podoborů podle toho, k jakému účelu jsou letokruhová data využívána, jako je dendroklimatologie, dendroekologie, dendrogeomorfologie, dendrohydrologie a dendroarcheologie. Důležitý je výběr lokality, kde se odebírají vzorky k jejich následnému zpracování pro analýzu dat.

Vliv vnějšího prostředí působí příznivě i nepříznivě na přírůsty stromů. Jeden z nejvýznamnějších faktorů ovlivňující přírůst stromů je klima. Mezi klimatické vlivy patří zejména srážky, teplota vzduchu, kde jsou tyto vlivy rozdílné v nižších nadmořských výškách a vyšších nadmořských výškách. Významně se na přírůstu stromů podílejí také antropogenní vlivy, zejména znečištění ovzduší (ozon, oxid uhličitý, dusík, oxid siřičitý).

Ze získaných znalostí vyplývá, že by se měl smrk v budoucnu vysazovat spíše ve vyšších polohách, kde za předpokladu oteplování budou pro smrk příznivější podmínky.

Klíčová slova

Letokruhová analýza, produkce, dendrochronologie, *Picea abies*

Environmental control over growth of coniferous trees with attention to Norway spruce

Abstract

Norway spruce belongs to the pine family. It has conical shape of the crown and straight trunk, the height ranges from 20 to 35 meters. Its natural habitat in the Czech Republic is in high elevations. The optimal temperature is 6 °C and the rainfall in the vegetation period is 490 - 580 mm.

The thesis also contains data about growth and the requirements for influential processes and regulators. I also review the formation of the growth rings - i.e. growth ring definition, formation and internal and external influences.

The thesis also focuses on dendrochronology. This science is a basis for obtaining information from dated growth rings. Using dendrochronology we can determine the annual diameter increment and the age of the tree. This science is divided into several different subdisciplines according to the usage of the growth rings data such as dendroclimatology, dendroecology, dendrogeomorphology, dendrohydrology and dendroarcheology. The selection of the area where samples are collected for the data analysis is the key factor.

The environment influences the growth of the trees both in the positive and the negative way. The climate is one of the most important factors that influence the growth. Climatic influences are mainly rainfall and air temperature where the influence differs between low and high altitudes. Anthropogenic influences, mainly air pollution (ozone, carbon dioxide, nitrogen, sulfur dioxide), play an important part for the tree growth as well.

From the gained knowledge it is clear that Norway spruce should be in the future planted in higher altitudes where in case of global warming better conditions are for the tree.

Key words

Growth ring analysis, production, dendrochronology, *Picea abies*

OBSAH

1	Úvod.....	10
2	Cíl práce	10
3	Smrk ztepilý	11
3.1	Taxonomie.....	11
3.2	Obecné informace	11
3.3	Růst.....	12
3.3.1	Auxiny.....	12
3.3.2	Gibereliny.....	13
3.3.3	Cytokininy.....	13
3.3.4	Kyselina abscisová.....	13
3.3.5	Ethylen	13
3.3.6	Polyaminy	14
4	Vznik letokruhů.....	14
5	Dendrochronologie.....	15
5.1	Podobory dendrochronologie	15
5.1.1	Dendroarcheologie	15
5.1.2	Dendroklimatologie.....	15
5.1.3	Dendrohydrologie	15
5.1.4	Dendroekologie	16
5.1.5	Dendrogeomorfologie	16
5.2	Výběr lokality.....	16
5.3	Odběr vzorků a následná úprava	16
6	Vliv vnějšího prostředí na přírůst	18
6.1	Klimatické vlivy.....	19
6.1.1	Vliv srážek	20

6.1.2	Vliv teploty vzduchu	22
6.2	Antropogenní vlivy	23
6.2.1	Oxid uhličitý CO ₂	24
6.2.2	Dusík (N).....	25
6.2.3	Oxid siřičitý (SO ₂).....	25
6.2.4	Ozon (O ₃)	26
6.3	Ostatní vlivy	26
6.3.1	Povětrnostní vliv	26
6.3.2	Výživa	27
6.3.2.1	Vliv mravenců	27
7	Význam pro praktický management lesa.....	28
8	Závěr	29
9	Seznam použitých zdrojů	30
9.1	Vědecké časopisy	30
9.2	Knižní zdroje	34
9.3	Internetové zdroje.....	34

1 Úvod

Tato práce shrnuje dosavadní znalosti o vlivu vnějšího prostředí na přírůst jehličnatých dřevin s důrazem na smrk ztepilý. Zabývá se zejména vlivem teploty vzduchu, srážek a antropogenních vlivů. Dále poskytuje přehled o základních potřebách smrku ztepilého a základech dendrochronologie.

2 Cíl práce

Cílem práce je shrnout dosavadní znalosti o vlivu nejrůznějších faktorů prostředí na přírůst jehličnatých dřevin. Speciální pozornost bude kladena na smrk ztepilý. Bude popsán význam získaných znalostí pro praktický management lesa.

3 Smrk ztepilý

3.1 Taxonomie

Říše: Plantae - rostliny

Podříše: Viridiplantae - cévnaté rostliny

Infraříše: Streptophyta

Nadoddělení: Embryophyta - vyšší rostliny

Oddělení: Tracheophyta - nahosemenné

Pododdělení: Spermatophytina

Třída: Pinopsida - jehličnany

Podtřída: Pinidae

Řád: Pinales - borovicotvaré

Čeleď: Pinaceae - borovicovité

Rod: *Picea* (A. Dietr) - smrk

Druh: *Picea abies* [(L.) Karst.] – smrk ztepilý

anglicky Norway spruce

(www.itis.gov, 2010)

3.2 Obecné informace

Smrk ztepilý [*Picea abies*, (L.) Karst] je jehličnatý strom s kuželovitou korunou a přímým kmenem. Jeho výška se pohybuje v rozmezí 20 - 35 metrů. Vyskytuje se zejména v podhůří a na horách. Je to lesnicky nejvýznamnější dřevina v České republice (Koblížek, 2006), ale i jedna z nejrozsáhlejších, hospodářsky nejvýznamnějších dřevin v Evropě. V poslední době zažívá pokles ve velkém měřítku. Například v západních Karpatech, zejména v Beskydech, byl zaznamenán nejrozsáhlejší zdokumentovaný pokles (Bošel'a et al., 2014).

Primární lesy smrku ztepilého jsou v dnešní době velmi vzácné, protože na ně dlouhodobě působily antropogenní vlivy (Primicia et al., 2015). Přirozené rozšíření v České republice jsou polohy nad 1000 m n. m.; hojnou dřevinou je smrk také

mezi 700 - 1000 m n. m., kde dříve vytvářel smíšené porosty s bukem, jedlí a klenem. Ve výškách 400 - 700 m n. m se vyskytuje pouze sporadicky a to zejména v roklích, kotlinách a v místech, kde je dobrá koncentrace vlhkého a studeného vzduchu s potřebnou půdní vlhkostí (Musil a Hamerník, 2003).

Optimální klimatické podmínky ve střední Evropě se pohybují ročně v průměru okolo 6 °C a srážky ve vegetační době 490 - 580 mm (Musil a Hamerník, 2003).

Zalesňování probíhá nejčastěji v podobě monokultur. Monokultury mají větší náchylnost k nepříznivým podmínkám a také mají negativní vliv na úrodnost půdy. V dnešní době je tlak na druhově smíšené lesy, které mají výhody například v rychlosti růstu, produkce biomasy a v cyklech živin (Li et al., 2014).

3.3 Růst

Obecným požadavkem pro růst stromů je dostatek oxidu uhličitého, vody, živin, světla, kyslíku a příznivé teploty pro procesy růstu (Dobbertin, 2005).

Růst a vývoj rostlin jsou regulovány převážně hormony, které se dále dělí do pěti skupin: auxiny, gibbereliny, cytokininy, kyselina abscisová a ethylen. Také polyaminy a brassinostreoidy byly nedávno uznány jako regulátory růstu (Tjoelker et al., 2007).

3.3.1 Auxiny

Auxiny patří k nejznámějším skupinám růstových regulátorů. Auxiny jsou přírodní a syntetické látky, které stimulují růst výhonků. Kyselina indol-3-octová je nejjednodušším, přirozeně se vyskytujícím auxinem ve vyšších rostlinách. U jehličnatých stromů je kyselina indol-3-octová zodpovědná za mnoho procesů, jako je natáčení výhonů, kambiální aktivita či reakce na fotoperiodu. Syntetizuje se v jehlicích a poté je transportována přes lýko do dalších orgánů. Obsah kyseliny indol-3-octové závisí na věku rostliny a ročním období. Zjistilo se, že auxin v jehličí ve stínu byl větší než v jehlicích rostoucích na přímém slunci. Největší obsah auxinu je v mladých jehlicích v květnu a nejméně v červenci, poté se v říjnu opět obsah zvýší. Ke změně hladiny auxinu může dojít ze stresu při znečištění životního prostředí (Tjoelker et al., 2007).

3.3.2 Gibereliny

Gibereliny tvoří velkou třídu sloučenin. Doposud jich bylo popsáno o kolo 80, ale ne všechny se vyskytují ve vyšších rostlinách. Stejně tak jako auxin, je giberelin syntetizován v jehlicích. Jeho hlavní funkcí je regulování růstu do výšky, regulace kvetení a klíčení (Tjoelker et al., 2007).

3.3.3 Cytokininy

Cytokininy se nachází hlavně v mladých výhoncích a kořenech. Jsou syntetizovány v kořenech a transportované přes xylém společně s vodou. Nejznámější cytokininy jsou zeatin a 2-isopentenyladenin, které se vyskytují v jehličnatých stromech. Cytokininy se podílejí na regulaci mnoha procesů v rostlinách, jako je buněčné dělení a růst výhonů i kořenů (Tjoelker et al., 2007).

3.3.4 Kyselina abscisová

Kyselina abscisová patří do skupiny inhibitorů růstu běžně se vyskytujících v rostlinách. Je syntetizován ve všech buňkách rostlin, které mají plastidy. Je významná zejména pro regulaci růstu pupenů, ovlivňuje dormanci v semenech, vodní režim, procesy v aklimatizaci a reakce stromu na stresové faktory. Kyselina abscisová zabraňuje ztrátám vody v období sucha, reguluje vodivost průduchů a udržuje vhodný osmotický potenciál. Obecně platí, že rostliny, které byly vystaveny suchu, hromadily kyselinu abscisovou (Tjoelker et al., 2007).

3.3.5 Ethylen

Ethylen patří do skupiny inhibitorů růstu. Je to jediný hormon v plynné formě a je syntetizován ve většině rostlinných orgánů. Ethylen reguluje dozrání ovoce, opad listů a plodů, růst sazenic i vývoj květů. Vnější podmínky prostředí a hormony (např. auxin) podporují syntézu ethylenu (Tjoelker et al., 2007).

3.3.6 Polyaminy

Obsah polyaminů je závislý na vegetační době a na věku rostliny. Ovlivňuje radiální růst. Vyšší obsah byl nalezen ve stromech, které měly nějaké zranění (Tjoelker et al., 2007).

4 Vznik letokruhů

Letokruh je radiální přírůst dřeva ve vegetačním období roku vytvořený dělivými buňkami kambia. Letokruhy vznikají jako výsledek přerušení radiálního růstu vegetačním klidem dřevin. Letokruhy jsou viditelné pouze u dřevin v mírném a chladném pásmu. Dřeviny v tropickém a subtropickém pásmu rostou nepřetržitě, a tudíž tvoří málo rozlišitelné letokruhy (Gandelová a kol., 2002).

Letokruhy v kmenu lze přirovnat ke kuželovitým pláštům nasedajících na sebe. Letokruh se u smrku skládá ze světlého jarního a tmavého letního dřeva (Gandelová a kol., 2002). Jarní dřevo má buňky s relativně tenkými stěnami a menší hustotou než letní dřevo. Hustota a tloušťka buněčné stěny spolu navzájem koreluje. U starých stromů jsou hranice letokruhů velmi ostré. Standartní rozlišení jarního a letního dřeva pro nahosemenné stromy je závislé na tloušťce stěny mezi sousedícími tracheidami. Rozlišení jarního a letního dřeva je definováno jako šířka společné stěny mezi dvěma sousedními tracheidami násobená dvěma. Je-li výsledek stejný nebo větší než šířka lumenu buňky, jedná se o dřevo letní, ale pokud je šířka menší, je dřevo považováno za jarní (Pallardy, 2008). Barevné rozlišení dřeva je dáno rozdílnou anatomickou strukturou, zejména hustotou, kdy jarní dřevo má výrazně nižší hustotu než letní (Gandelová a kol., 2002).

Radiální růst je zapříčiněn především mitotickou aktivitou kambia. Kambiální aktivita a dělení buněk je hormonálně vyvolaná především kyselinou indo-3-octovou a okolními teplotami. Tyto procesy však nejsou možné bez dostatku vody (Tremel et al., 2015).

5 Dendrochronologie

Dendrochronologie je věda zabývající se datováním ročního růstu letokruhů dřevin (Fritts, 1971). Datování slouží k určení kalendářního roku pro daný letokruh pomocí srovnání dvou a více letokruhových sérií (Drápela a Zach, 1995). Pojem dendrochronologie má své kořeny v řečtině: dendro znamená strom a chronologie studie času. Dendrochronologie zkoumá události v čase, které jsou zaznamenány ve struktuře letokruhů. Stromy jsou dlouhověké rostliny a mohou poskytovat dlouhodobé záznamy o faktorech prostředí, které ovlivňují jejich přírůst a zapisují se do letokruhových sérií, například záznamy o teplotách, srážkách, ohni, hmyzu, sesuvu půdy nebo hurikánech. Dřevo z mrtvých stromů může být použito k zjištění letokruhů zpět v čase (Speer, 2010).

Tato věda se dále dělí na několik podoborů podle toho, k jakému účelu jsou letokruhová data využívána, jako je dendroklimatologie, dendroekologie, dendrogeomorfologie, dendrohydrologie a dendroarcheologie (Drápela a Zach, 1995).

5.1 Podobory dendrochronologie

5.1.1 Dendroarcheologie

Dendroarcheologie zkoumá vzorky letokruhů z trámů archeologických obydlí a na základě toho je schopna zjistit stáří stavby. Popřípadě mohou být použity k zjištění výstavby a postupného rozšiřování staveb (Speer, 2010).

5.1.2 Dendroklimatologie

Dendroklimatologie využívá letokruhové série k zjištění krátkodobých nebo dlouhodobých záznamů o minulosti klimatické variability pro život stromů. Dále poskytuje důležité informace o minulých klimatických změnách a pomáhá nám pochopit, co přinese budoucí klima (Speer, 2010).

5.1.3 Dendrohydrologie

Dendrohydrologie se zabývá rekonstrukcí vodní hladiny a vodním tokem (Speer, 2010).

5.1.4 Dendroekologie

Stromy mohou být použity jako záznam ekologických procesů, jako jsou sukcesní procesy, výskyt požárů, hmyzích ohnisek nebo výskyt invazních dřevin (Speer, 2010).

5.1.5 Dendrogeomorfologie

Dendrogeomorfologie zkoumá pohyb země, což může zapříčinit naklánění stromu a výslednou reakci zaznamenávají letokruhy (Speer, 2010).

5.2 Výběr lokality

Při výběru lokality pro odběr vzorků stromů může často pomoci místní správce, který se v daném terénu dobře orientuje. Jakmile vybereme lokalitu, která dostatečně reprezentuje oblast, náhodně nebo cíleně rozmístíme plochy a následuje odběr jednotlivých vzorků. Náhodný výběr se používá pro lepší reprezentativnost lesní oblasti. Náhodná místa jsou buď určena předem nebo přímo v porostu. Místa, která jsou vybrána předem, jsou výhodnější, protože se odstraňuje zaujatost pozorovatele (Speer, 2010).

V rámci některých regionů můžeme vybrat místa s maximálními odezvami růstu stromů na změny faktorů. Například pro studii rekonstrukce srážek by měly být vzorky odebrané na nejsušších místech, kde je vlhkost s největší pravděpodobností limitujícím faktorem. Pro rekonstrukci teplotních podmínek jsou nejvhodnější místa, kde mají stromy omezenou zásobu vody. V mnoha oblastech se slibné lokality pro dendrochronologické studie nacházejí v horských lesích, kde lze nalézt kontrasty na malém území, kde jsou rozmanité limitující a ovlivňující faktory (například sněhové laviny, bahenní toky, skály, apod.) výrazně ovlivňující růst stromů (Cook and Kairiukstis, 2013).

5.3 Odběr vzorků a následná úprava

Vzorky se odebírají Presslerovým nebozezem (obr. 1). Vývrty se nejčastěji provádí ve výšce 130 cm od země. Vrtá se po vrstevnici, aby vzorky nebyly ovlivněny kompresním dřevem. Odebrané vzorky se uloží do dřevěných lamel, kde se jejich povrch obrousí. Poté se zbroušené vývrty měří s použitím speciálního posuvného

stolu (obr. 2) s posuvným modulem zaznamenávající posun desky stolu a tím šířku letokruhů. Přesnost měření je 0,01 mm. Dalším krokem je zpracování vzorků v počítačovém programu na měření - např. PAST4. Následně se výsledky porovnávají se staršími křivkami a určuje se stupeň podobnosti (Rybníček et al., 2012).



Obr. 1: Presslerův nebozez

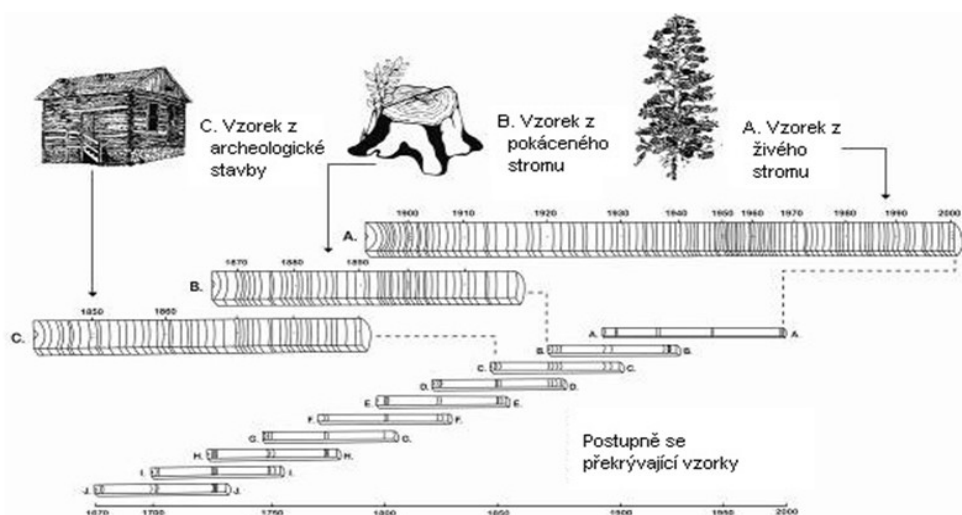
Foto: Tomáš Kníř



Obr. 2: Posuvný stůl s binolupou

Foto: Tomáš Kníř

Křížové datování (obr. 3) je základní metoda, která stála u zrodu dendrochronologie. Datování by nebylo ničím víc než pouhé počítání letokruhů. Křížové datování je hlavním nástrojem, pomocí kterého se určuje přesný kalendářní rok u každého letokruhu. Pomocí letokruhových sérií se dva a více vzorků spojí



Obr. 3: Křížové datování

Zdroj: Speer, J. H. (2010). Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press. The Arizona Board of Regents. 333 (12.) str. ISBN: 978-0-8165-2684-0

dohromady. Vzory v letokruhových šířkách mezi několika letokruhovými sériemi umožňují určit přesný rok, ve kterém byl každý letokruh vytvořen. Například, jeden vzorek může datovat stavbu budovy, jako jsou stodoly a podobné stavby tím, že odpovídá letokruhovým vzorům převzatých z živých stromů (Speer, 2010).

6 Vliv vnějšího prostředí na přírůst

Fyziologické optimum smrku je definováno intenzivním růstem, velkou plodností semen, přirozenou regenerací, vysokou odolností k biotickým a abiotickým faktorům a dlouhověkostí. Smrk je svým výskytem často dominantní v horních hranicích lesa v relativně nepříznivých podmínkách. V důsledku těchto vlivů biomasa jednotlivých stromů a reprodukční výkon klesají, zatímco tolerance a odolnost proti nepříznivým vlivům se zvyšuje (Tjoelker et al., 2007).

Klimatické podmínky a znečištění jsou hlavními faktory ovlivňující lesní ekosystémy ve střední Evropě v dlouhodobém horizontu. Horské lesní ekosystémy jsou neustále vystaveny klimatickému stresu. Znečištěné ovzduší mělo vliv zejména v padesátých letech (Vacek et al., 2015).

Nejvýznamnější vlivy prostředí na přírůst stromů jsou teploty, srážky, nadmořská výška a živiny v půdě. Také defoliace (zdravotní stav) a věk stromu mají svojí úlohu při ovlivňování růstu (Bošel'a et al., 2014). Například napadení hmyzem je prvním viditelným znakem v koruně, ale k reakci v kmeni dochází až se zpožděním. Naopak extrémní letní sucho, jako bylo například v roce 2003, má vliv na růst kmene téměř okamžitě (Dobbertin, 2005).

Lesy jsou nejvíce ovlivňovány klimatickými podmínkami. Nejen v severní a západní Evropě je zvýšená koncentrace atmosférického oxidu uhličitého (CO₂) a vyšší teploty, což by mohlo vést k pozitivním účinkům na růst stromů a produkci dřeva alespoň v krátkodobém až střednědobém časovém horizontu. Na druhé straně, prodloužení sucha, bouře a záplavy budou mít nepříznivé účinky. Tyto negativní účinky pravděpodobně velice převáží ty pozitivní. Lesy jsou zvláště citlivé na klimatické změny, neboť dlouhodobý a pomalý růst stromů neumožňuje rychlé přizpůsobení na změny životního prostředí. Proměnlivost klimatu je zejména důležitá v souvislosti se změnou srážek, protože extrémní změny klimatu, jako je sucho, mají mnohem

drastičtější vliv na růst stromu a přežití, než klimatické změny postupné (Lindner et al., 2010).

Reakce stromů na vnější prostředí se s věkem stromu mění. Semenačky jsou citlivější na různé ovlivňující faktory a je více pravděpodobné, že zahynou z důvodu nedostatku vody nebo vysokých teplotních extrémů. Během období mladistvého růstu mají stromy nejintenzivnější růst. V rámci dendrochronologie by se měly tyto charakteristiky brát v potaz při rekonstrukci výsledků (Speer, 2010).

Škody způsobené mrazem, sněhem, větrem, hmyzími škůdci a zvěří mají často za následek snížení počtu jehlic a tím dochází ke snížení fotosyntézy. Tvorba nových jehlic a výhonků spotřebovává energii, která by jinak byla použita k růstu. V reakci na stres se spustí celá řada mechanismů na zmírnění škodlivých účinků. Všechny tyto mechanismy však vyžadují energii a tím se snižuje produkce. Například za nepříznivých klimatických podmínek přestanou růst nadzemní části stromu, ale kořeny mohou v růstu dál pokračovat. Slabá obrana proti stresu může znamenat vyšší riziko úmrtnosti stromu. Smrk upřednostňuje obranu na úkor rychlejšího růstu a vývoje (Tjoelker et al., 2007).

6.1 Klimatické vlivy

Více než dvacet let výzkumů dopadů na změny klimatu mají zlepšit chápání klimatického systému a jeho dopadu na ekosystémy. Poznatky o možných dopadech na změny klimatu na evropské lesy se neustále rozšiřují. Z důvodu nedostatku zdrojů a času se často mnohé studie zaměřují pouze na malý výběr klimatických změn místo toho, aby poskytovaly komplexnější informace o možné budoucnosti klimatu. Většina publikovaných modelů simulací dopadů na změny klimatu ukazují zvýšení produktivity a zvýšení zásoby uhlíku. Výsledky klimatických modelů se liší nejvíce na regionální úrovni ve srovnání s kontinentální i globální úrovní. Průměrné hodnoty by neměly být interpretovány jako nejvíce pravděpodobný scénář na regionální úrovni, protože ve skutečnosti změny klimatu nemají rovnoměrný vliv po celém kontinentu (Lindner et al., 2014). Stromy rostoucí v extrémních podmínkách silně reagují na klimatické změny, naopak stromy rostoucí v průměrných podmínkách reagují o něco méně (Mäkinen et al., 2003).

Teploty a srážky jsou nejdůležitějšími klimatickými faktory pro růst smrku. Ve střední Evropě je optimální kombinace těchto dvou faktorů ve výškách 450 - 750 m n. m. Například smrky rostoucí v Alpách ve výšce 1 900 m n. m. rostou pětkrát pomaleji než smrky rostoucí ve výšce 1 250 m n. m. Délka vegetačního období smrku závisí na fotoperiodě a teplotě. Nástup vegetačního klidu přichází poté, co průměrná teplota klesne k 0 °C. Na jaře se jehlice a výhonky začínají vyvíjet při průměrné denní teplotě vyšší než 5 °C, kambiální činnost začíná při teplotách okolo 10 °C. Radiální růst začíná obvykle v květnu až červnu. Maximální produkce biomasy je v červnu a červenci (Tjoelker et al., 2007).

Staré stromy jsou výrazně citlivější na změnu klimatu než mladé. Snížení růstu v nižších polohách v závislosti na teplotě a suchu je patrné více na starých stromech, nebo na stromech, které rostou pod vysokou konkurencí (Primicia et al., 2015).

V rámci udržitelného obhospodařování lesů se musí zvážit dlouhodobé dopady změny klimatu na růst stromů. Ve smíšených porostech mohou analýzy pomoci vysvětlit, jak různé druhy dřevin reagují na změnu klimatu v rámci stejných životních podmínek v prostředí (Castagneri et al., 2014).

6.1.1 Vliv srážek

Růst stromu je až z 80 % závislý na vlhkém prostředí. Voda je nezbytnou složkou protoplazmy a tvoří 80 až 90 % hmotnosti aktivně rostoucí tkáň. Dále voda rozpouští soli, plyny a další rozpustné látky. Voda je potřebná pro činnost fotosyntézy a také pro udržení pružnosti buněk (Pallardy, 2008).

Smrk ztepilý má povrchový kořenový systém a z tohoto důvodu je velmi citlivý na sucho. Velké sucho bylo příčinou malého přírůstu letokruhů v roce 1992 v nízkých a středních polohách na Šumavě. Stejně tak mělo sucho negativní vliv na přírůst smrku ve stejném roce ve francouzských a italských Alpách. Na mnoha místech Evropy byl nejdůležitější rok 1976 s malým radiálním přírůstem, a to zejména v nižších nadmořských výškách. Na Šumavě v polohách pod 1 000 m n. m. není teplota hnacím faktorem pro tvorbu letokruhů, jelikož teplota má na přírůst vliv až ve výškách nad 1 000 m n. m. (Čejková a Kolář, 2009). Ke stejným výsledkům došla studie, která byla provedena na jihozápadě Čech. Výrazné snížení růstu bylo zaznamenáno především v roce 1976 a 1992. Po roce 1992 byl zjištěn prudký nárůst letokruhů - maximum bylo

v roce 1997, kde srážky byly nadprůměrné a to okolo 470 mm od března do září. Poté se opět přírůst zmenšoval - minima bylo dosaženo hlavně v letech 2003 a 2008. Tyto roky byly velice suché (březen 2003 pouze 240 mm srážek; Rybníček et al., 2012). Stres způsobený vodou se stane častějším do budoucna, což zvýší náchylnost k hmyzím kalamitám a vývratům. Smrk rostoucí v nížinách je citlivější vůči stresu z nedostatku vody díky extrémním teplotám, které se často v nížinách vyskytují. Ty mohou přispívat k ukončení radiálního růstu, kvůli povrchovému kořenovému systému jako například v roce 2003, kdy byl radiální růst předčasně ukončen (Levanič et al., 2009).

Sucho v roce 2003 bylo mimořádné v mnoha regionech Evropy, a to jak v délce, tak intenzitě. V některých oblastech, zejména v Německu a ve Francii, to bylo nejsilnější sucho za posledních padesát let trvající déle než 6 měsíců, ale některé roky byly sušší (např. 1959, 1973, 1976). Toto extrémní sucho poskytuje příležitost prozkoumat reakce stromů na extrémní klimatické podmínky a získat přehled o tom, jak budoucí klima s potenciálně častějšími extrémy bude ovlivňovat růst stromů. Na některých místech západní Evropy byla naměřena teplota vyšší než 40 °C, převážně v průběhu srpna, kdy byl měsíční průměr o 5 - 6 °C vyšší než normálně. Na většině míst byl roční úhrn srážek (měřeno v roce 2003) \pm o 15 % nižší než je průměr (Granier et al., 2003).

V nižších nadmořských výškách je pro růst limitujícím faktorem nedostatek vody. Ve středních nadmořských výškách je radiální růst lehce ovlivněn povětrnostními podmínkami a naopak v nejvyšších polohách je hlavní limitující faktor teplota vzduchu (Mäkinen et al., 2002). K podobným závěrům došel i Wilson and Hopfmueller (2001).

V Polsku je smrk druhou nejčastější dřevinou hned po borovici. Na území Polska zjišťovali šířku letokruhů v závislosti na srážkách. V severní části smrk pozitivně reagoval na množství srážek od května do července, naopak v jižních lokalitách bylo více ovlivňováno teplotou - hlavně v březnu (Koprowski a Zielski, 2006).

Výsledky studie v Evropě naznačují, že srážky jsou klíčovým faktorem pro krátkodobý a meziroční růst smrku, ale ne pro dlouhodobý růst. Srážky jsou zodpovědné za kolísání meziročního růstu stromů do výšky (Mellert et al., 2008).

6.1.2 Vliv teploty vzduchu

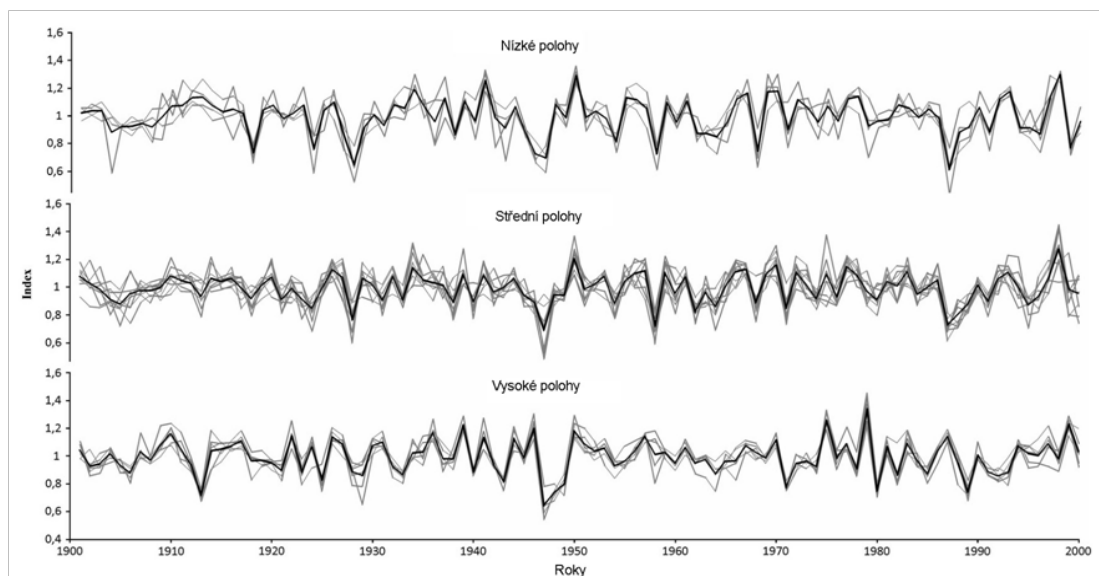
Teplota nejvýznamněji ovlivňuje růst smrku, zejména vyšší teploty v letním období (Bošel'a et al., 2014). Zvýšení teplot může prodloužit vegetační období a zvýšit fotosyntézu, a to zejména v severních zeměpisných šířkách a vyšších nadmořských výškách. Prodloužení vegetační doby zvýší rozklad organické hmoty v půdě a tím zvýší obsah dusíku (Lindner et al., 2010). Reakce na vyšší teploty, než je průměrná teplota, se liší v různých geografických oblastech (Mäkinen et al., 2003).

Zvýšení teploty ve střední Evropě zvyšuje přírůst jen společně s dostatkem srážek, samotné zvýšení teploty může vést i k negativnímu účinku (Mäkinen et al., 2002).

Vysoké teploty a malé množství srážek během letních měsíců mají kladný vliv na růst v radiálním směru především ve vyšších nadmořských polohách. Naopak v nižších nadmořských polohách jsou letokruhy v důsledku nízkých teplot a vysokých srážek větší (Bošel'a et al., 2014).

V Rumunsku bylo zjištěno, že globální oteplování by mohlo mít významný vliv na potenciální zvýšení růstu smrku ve vyšších polohách (1 100 m n. m.) a v nižších (1 000 m n. m.) ke zpomalení. Teplota v červenci, hlavně ve výškách nad 900 m n. m., negativně ovlivnila růst letokruhů v průběhu roku. Například v polohách okolo 800 - 1 200 m n. m. měly největší vliv na přírůst především teploty v září předešlého roku, ve výškách 1 300 - 1 650 m n. m. byly důležité pro růst říjnové teploty předchozího roku a naopak v nížinách v 600 - 1 150 m n. m. pozitivně ovlivnily až nízké prosincové teploty předešlého roku. Lednové teploty pozitivně ovlivňují růst u stromů ve výškách 1 200 - 1 650 m n. m. a dubnové teploty zase pozitivně ovlivňují ve výškách 1 050 - 1 150 m n. m. Teploty v červnu měly negativní vliv na přírůst v nižších výškách než 900 m n. m., ale teploty v červnu a červenci mají pozitivní vliv ve výškách vyšších než 1 300 m n. m. Obrázek č. 4 poukazuje na rozdíly radiálního růstu mezi nízkými a vysokými polohami (Sidor et al., 2015).

V teplých oblastech reaguje radiální přírůst pozitivně na vysoké teploty, zejména na jaře. Naopak v chladnějších oblastech jarní teploty nemají žádný významný vliv. To může být způsobeno například vysokou teplotou na konci zimy a začátku jara, kdy se zvýší dýchání a evapotranspirace v době, kdy ztráty nemohou být nahrazeny vodou (Mäkinen et al., 2003).



Obr. 4: Radiální přírůst v jednotlivých polohách

Zdroj: Sidor, C. G., Popa, I., Vlad, R., & Cherubini, P. (2015). Different tree-ring responses of Norway spruce to air temperature across an altitudinal gradient in the Eastern Carpathians (Romania). *Trees*, 29(4), 985-997(993.)

6.2 Antropogenní vlivy

Mezi antropogenní vlivy (ovlivnění člověkem) řadíme zejména znečištění ovzduší (ozon, oxid uhličitý, dusík, oxid siřičitý; Tjoelker et al., 2007).

Ve střední Evropě nejvíce ovlivňují růst emisní dopady (kyselé deště a ozon) a nepříznivé půdní podmínky (kyselé půdy). V České republice znečištění ovzduší bylo uznáno jako hlavní problém týkající se životního prostředí od roku 1950. Nejvýznamnější bylo extrémní zvýšení SO_2 a emisních částic z elektráren a jiných průmyslových zařízení. Dokonce i po výrazném snížení množství škodlivých látek v ovzduší v roce 1990 lesy v některých částech České republiky i nadále trpí důsledky emisních škod. Znečištění ovzduší NO_x a O_3 bylo vnímáno jako problém pouze od roku 1990 (Vacek et al., 2015).

Lesy ve střední Evropě byly ovlivňovány antropogenním znečištěním ovzduší po celá desetiletí. I oblasti mimo Evropu byly negativně ovlivněny přímým dopadem znečišťujících látek na lesní porost či zhoršení kvality lesních půd kyselou atmosférickou depozicí. Největší poškození nastalo ve 20. století v pohraniční oblasti mezi tehdejším Československem, Německem a Polskem, kdy došlo k odlesňování

zejména z důvodů vysoké koncentrace síry, oxidu uhličitého a fluoru v letech 1960 - 1980 (Šrámek et al., 2012).

Citlivost smrku ke znečištění životního prostředí, jako hospodářsky významné dřeviny, je hlavním důvodem, proč je tento druh předmětem mnoha studií na dopad toxických látek znečišťujících lesy. Jeho citlivost ke znečištění ovzduší závisí na mnoha vnitřních i vnějších faktorech. Mezi vnitřní faktory patří například stupeň vývoje stáří jednotlivých částí stromu i jeho celkového stáří. Většina studií poukazuje také na ovlivnění původem stromu a jeho pH. Studie z Finska založené na pokusech na tamních populacích smrku odhalily, že nízké pH působí závažnější poruchy jehlic u populací z jihu, nežli u populací ze severu. Nejmenší poruchy způsobuje u populací ve střední části země. Vnější faktory zahrnují teplotu, vlhkost vzduchu a půdy, sluneční záření, množství hnojení i působení oxidu uhličitého (Tjoelker et al., 2007).

Smrk je obecně citlivý na kyselé znečišťující látky (např. na oxid siřičitý a fluoridy) i alkalické látky (např. na prachové částice). Naopak relativně tolerantní je k oxidům dusíku a ozonu (Tjoelker et al., 2007).

Po kontaminaci těžbou a zpracováním kovů bylo nalezeno ve smrku vyšší množství rtuti (Hg). Pravděpodobně to odráží hutní činnost na konci devatenáctého století. Koncentrace se zvýšila na maximum v roce 1970 a od roku 1980 byl klesající trend zapříčiněn nejspíše zlepšení čistících technologií spalin. Bohužel následky tohoto znečištění nejsou známy (Hojdová, et al., 2011).

6.2.1 Oxid uhličitý CO₂

Lidskou činností bylo zvýšeno množství CO₂. Před průmyslovou revolucí bylo množství CO₂ v atmosféře 280 ppm, dnešní hodnota se blíží 380 ppm (Speer, 2010).

Zvyšující se množství CO₂ v atmosféře má pravděpodobně také vliv na zrychlení růstu. Nicméně se předpokládá, že tento vliv má pouze druhořadý význam na urychlení růstu stromů (Mellert et al., 2008). Zvýšené množství atmosférického CO₂ má za následek částečné uzavření průduchů, a tím se sníží ztráty při transpiraci vody. Tento jev má za následek zvýšení poměru množství asimilovaného uhlíku ke ztrátě vody, tím pádem je voda efektivněji využita. Zvýšení množství asimilovaného uhlíku pro růst kořenů může umožnit lepší využití půdní vody a zvětšit rozsah využití půdních živin, tímto může být zlepšení negativních účinků vodního stresu. Z toho vyplývá, že pozitivní

vliv na přírůst může být zejména u stromů stresovaných suchem. Naopak u stromů, které jsou ovlivňovány zejména teplotou, oxid uhličitý pravděpodobně neovlivňuje růst. (Lindner et al., 2010).

6.2.2 Dusík (N)

Množství dusíku výrazně ovlivňuje přírůst smrku (Laubhann et al., 2009). V letech 1950 - 2000 byly testovány jehlice na obsah dusíku a měřen výškový přírůst. V borovém porostu je dusík nejspíše hlavním hnacím faktorem růstu (Mellert et al., 2008). Výsledky analýz naznačují, že v 20. století bylo zvýšení depozice dusíku, spíše než zvýšení CO₂, hlavním faktorem zvyšování růstu lesů (Laubhann et al., 2009).

Naopak v jiné studii bylo zjištěno, že dusík na kyselých stanovištích nebyl přijímán, a tím se snížil i růst stromu. Přestože dusík může na krátkou dobu zlepšit růst stromu, dlouhodobé zvýšení dusíku po desetiletí vede k snížení růstu (Viet et al., 2013).

6.2.3 Oxid siřičitý (SO₂)

Smrk je vysoce citlivý na působení oxidu siřičitého (srovnatelně citlivá je i borovice a modřín). Mladší jehlice jsou citlivější na oxid siřičitý než starší jehlice (Tjoelker et al., 2007).

Silné ovlivnění růstu smrku ztepilého na německém pohoří Harz bylo zapříčiněno atmosférickým znečištěním oxidem siřičitým (SO₂). V druhé polovině 20. století byl snížený radiální přírůst. V současné době při snížení zátěže SO₂ na ovzduší došlo k rychlému zotavení a radiální přírůst se opět zvětšil. Stejně tak mělo na zvětšení růstu pozitivní vliv zvýšení teploty vzduchu ve střední Evropě a to o 0,07 °C za desetiletí od roku 1980. Pokles růstu byl zapříčiněn zejména poškozením jehlic. Významný vliv SO₂ se prokázal hlavně v polohách okolo 800 - 1 000 m n. m. V nižších nadmořských výškách byl tento jev pouze malý nebo se neprokával vůbec (Hauck et al., 2012).

6.2.4 Ozon (O₃)

Ozón je v současné době považován za nejvíce škodlivou látku znečišťující ovzduší (Vacek et al., 2015).

Lesy v České republice by mohly sloužit jako dobrý příklad pro středoevropské oblasti s dlouhou historií znečištěného ovzduší. V období 2005 - 2008 byl zřízen projekt založený na kombinovaném vyhodnocení vitality a růstu stromů s dávkou ozónu v rámci přírodních podmínek. Cílem projektu bylo zjistit, zda smrk opravdu reaguje na dnešní koncentraci ozónu. Jako základ pro posuzování ozónu byl použit monitoring kvality ovzduší Českým hydrometeorologickým ústavem. V této studii bylo zjištěno, že reakce radiálního přírůstku na ozon je u smrku nevýrazná. Pokles růstu vlivem ozonu se projevil například v jižním Švédsku (Šrámek et al., 2012).

Roční průměrná koncentrace ozónu se pohybuje mezi 35 ppb - 54 ppb. Některé monitorované plochy vykazovaly hodnoty mezi 12 680 ppb-h - 28 519 ppb-h, což znamená, že byl překročen kritický bod úrovně ochrany lesa - norma je 10 000 ppb-h toto znečištění mělo výrazný vliv na radiální přírůst pouze u buku lesního v nižších nadmořských výškách < 700 m n. m. (Šrámek et al., 2012).

6.3 Ostatní vlivy

Významný vliv na přírůst má produkce semen a doba květu. V tomto období může být radiální růst omezen o 18 - 42 % ve srovnání s předchozím nekvetoucím rokem. Také po pádu semen v následujícím roce může dojít ke snížení růstu (Tjoelker et al., 2007).

6.3.1 Povětrnostní vliv

Vítr má obvykle nepřímý fyziologický vliv na stromy. Působení větru může ochladit půdu a stromy, odstraňuje vlhký vzduch a zabraňuje přízemním mrazům promícháním vzduchu (Tjoelker et al., 2007).

Vítr je nejdůležitějším faktorem ovlivňující dynamiku lesních porostů (Panayotov et al., 2011). Například ve Švýcarsku naměřené rychlosti nárazového větru se výrazně zvýšily od začátku záznamů v roce 1933. Velké lesní požáry byly spojeny s extrémními povětrnostními podmínkami například v Rusku v roce 2010 nebo

v Portugalsku v letech 2003 a 2005 nebo také v Řecku v roce 2007 (Lindner et al., 2014).

V lesích na jižním svahu Vysokých Tater bylo zjištěno, že v důsledku vichřic byla pozměněna věková struktura a náhlé zrychlení růstu. Reakce stromů po disturbanci byla zaznamenána mezi lety 1880 a 1890. Další reakce smrku na uvolnění byla v roce 1825, ale v tomto roce byla reakce menší oproti roku 1870. To naznačuje, že tato disturbance byla méně závažná (Zielonka and Malcher, 2009).

6.3.2 Výživa

Růst smrku je ovlivněn výživou, která souvisí s chemickými vlastnostmi a živinami v zakořeněné zóně půdy (Rehfuess et al., 1999). Smrk není schopen dosáhnout maximálního růstu na velmi bohatých stanovištích. Své optimum má na půdách, které jsou středně bohaté na živiny a s relativně malou hloubkou podzemní vody. Jeho optimální pH je v rozmezí 5,3 až 6,0; nicméně může růst v rozmezí od 3,4 do 6,7 (Tjoelker et al., 2007). Makroživiny nejvíce ovlivňující růst dřevin jsou N, P, K, Ca, Mg, S, Fe (Rehfuess et al., 1999).

6.3.2.1 Vliv mravenců

Lesní mravenci hrají důležitou roli v lesním ekosystému. Mravenec lesní menší (*Formica polyxena*, Förster 1850) staví mraveniště velké až jeden metr do výšky a více než metr do hloubky. Koncentrace půdních živin a pH v okolí jednoho metru mraveniště bylo významně zvýšená. Pomocí letokruhové analýzy u smrku bylo zjištěno, že stromy, které stojí ve vzdálenosti do 200 metrů u mraveniště, rostou rychleji, než stromy rostoucí ve stejné oblasti, ale od mraveniště byly dál než 200 metrů. V půdě v okolí jednoho metru od mraveniště byla zjištěna zvýšená koncentrace pH, fosforu, draslíku a NO₃ (Frouz et al., 2008).

7 Význam pro praktický management lesa

Z výše uvedených informací lze usuzovat, že smrk ztepilý by se měl vysazovat pouze v příznivých podmínkách pro jeho růst, což je pro střední Evropu v oblastech, kde je roční průměrná teplota okolo 6 °C a srážky ve vegetační době minimálně 490 - 580 mm (Musil a Hamerník, 2003). Dle předpokládaného zvýšení teploty vzduchu je zřejmé, že se radiální růst smrku zvýší ve vyšších nadmořských výškách, protože v těch měla teplota pozitivní efekt na přírůst v letních teplotách na smrk ztepilý, dále i kvůli prodloužení vegetační doby pokud vyšší teplota urychlí tání sněhu. V nižších nadmořských výškách snížení dostupnosti vody v důsledku teplejších podmínek může vést k poklesu růstu stromů, dále i k vyšší mortalitě vlivem např. lýkožrouta smrkového v důsledku zvýšeného stresu z nedostatku vody. Nejvíce ohrožené porosty jsou v nižších polohách za předpokladu zvýšení teploty (Primicia et al., 2015). Z těchto důvodů by se měl smrk v budoucnu vysazovat spíše do vyšších poloh, hlavně v případě dalšího zvyšování teploty.

8 Závěr

Klimatické podmínky a znečištění ovzduší jsou (kromě světla) hlavními faktory, které ovlivňují růst smrku. Nejvýznamnější vlivy prostředí na přírůst jsou teploty, srážky, nadmořská výška a živiny v půdě. Také zdravotní stav a věk stromu jsou významné pro růst. Proměnlivost klimatu je zejména důležitá v souvislosti se změnou srážek, protože extrémní události, jako je sucho, mají mnohem drastičtější vliv na růst stromu a zejména jejich přežití, než změny pozvolné. Stromy rostoucí v extrémních podmínkách silně reagují na klimatické změny, naopak stromy rostoucí v průměrných podmínkách reagují o něco méně. V nižších nadmořských výškách je pro růst limitujícím faktorem nedostatek vody a naopak v nejvyšších polohách je hlavní limitující faktor teplota vzduchu. Vlivů na přírůst je mnoho, tato práce se zabývá pouze výčtem z nich. Myslím si, že je ještě mnoho faktorů ovlivňující růst smrku, které doposud nebyly zjištěny a měly by se nadále zkoumat.

9 Seznam použitých zdrojů

9.1 Vědecké časopisy

Bošel'a, M., Sedmák, R., Sedmáková, D., Marušák, R., & Kulla, L. (2014). Temporal shifts of climate–growth relationships of Norway spruce as an indicator of health decline in the Beskids, Slovakia. *Forest Ecology and Management*, 325, 108-117.

Castagneri, D., Nola, P., Motta, R., & Carrer, M. (2014). Summer climate variability over the last 250years differently affected tree species radial growth in a mesic *Fagus–Abies–Picea* old-growth forest. *Forest Ecology and Management*, 320, 21-29.

Čejková, A., & Kolář, T. (2009). Extreme radial growth reaction of Norway spruce along an altitudinal gradient in the Šumava Mountains. *Geochronometria*, 33(1), 41-47.

Dobbertin, M. (2005). Tree growth as indicator of tree vitality and of tree reaction to environmental stress: a review. *European Journal of Forest Research*, 124(4), 319-333.

Fritts, H. C. (1971). Dendroclimatology and dendroecology. *Quaternary Research*, 1(4), 419-449.

Frouz, J., Rybníček, M., Cudlín, P., & Chmelíková, E. (2008). Influence of the wood ant, *Formica polyctena*, on soil nutrient and the spruce tree growth. *Journal of Applied Entomology*, 132(4), 281-284.

Granier, A., Reichstein, M., Bréda, N., Janssens, I. A., Falge, E., Ciais, P., Grünwald, T., Aubinet, M., Berbigier, P., Bernhofer C., Buchmann, N., Facini, O., Grassi, G., Heinesch, B., Ilvesniemi, H., Keronen, P., Knohl, A., Köstner, B., Lagergren, F., Lindroth, A., Longdoz, B., Loustau, D., Mateus, J., Montagnani, L., Nys, C., Moors, E., Papale, D., Peiffer, M., Pilegaard, K., Pita, G., Pumpanen, J., Rambal, S., Rebmann, C., Rodrigues, A., Seufert, G., Tenhunen, J., Vesala, T., & Wang, Q. (2007). Evidence for soil water control on

carbon and water dynamics in European forests during the extremely dry year: 2003. *Agricultural and forest meteorology*, 143(1), 123-145.

Hauck, M., Zimmermann, J., Jacob, M., Dulamsuren, C., Bade, C., Ahrends, B., & Leuschner, C. (2012). Rapid recovery of stem increment in Norway spruce at reduced SO₂ levels in the Harz Mountains, Germany. *Environmental pollution*, 164, 132-141.

Hojdová, M., Navrátil, T., Rohovec, J., Žák, K., Vaněk, A., Chrastný, V., Bače, R., & Svoboda, M. (2011). Changes in mercury deposition in a mining and smelting region as recorded in tree rings. *Water, Air, & Soil Pollution*, 216(1-4), 73-82.

Koprowski, M., & Zielski, A. (2006). Dendrochronology of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) from two range centres in lowland Poland. *Trees*, 20(3), 383-390.

Laubhann, D., Sterba, H., Reinds, G. J., & De Vries, W. (2009). The impact of atmospheric deposition and climate on forest growth in European monitoring plots: An individual tree growth model. *Forest Ecology and Management*, 258(8), 1751-1761.

Levanič, T., Gričar, J., Gagen, M., Jalkanen, R., Loader, N. J., McCarroll, D., Oven, P., & Robertson, I. (2009). The climate sensitivity of Norway spruce [*Picea abies* (L.) Karst.] in the southeastern European Alps. *Trees*, 23(1), 169-180.

Li, Y., Härdtle, W., Bruelheide, H., Nadrowski, K., Scholten, T., von Wehrden, H., & von Oheimb, G. (2014). Site and neighborhood effects on growth of tree saplings in subtropical plantations (China). *Forest ecology and management*, 327, 118-127.

Lindner, M., Fitzgerald, J. B., Zimmermann, N. E., Reyer, C., Delzon, S., van der Maaten, E., Schelhaas, M., Lasch, P., Eggers, J., van der Maaten-Theunissen, M., Suckow, F., Psomas, A., Poulter, B., & Hanewinkel, M. (2014). Climate change and European forests: What do we know, what are the uncertainties, and what are the implications for forest management?. *Journal of environmental management*, 146, 69-83.

Lindner, M., Maroschek, M., Netherer, S., Kremer, A., Barbati, A., Garcia-Gonzalo, J., Seidl, R., Delzon, S., Corona, P., Kolström, M., Lexer, M., J., & Marchetti, M., (2010). Climate change impacts, adaptive capacity, and vulnerability of European forest ecosystems. *Forest Ecology and Management*, 259(4), 698-709.

Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H. P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H., & Spiecker, H. (2002). Radial growth variation of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) across latitudinal and altitudinal gradients in central and northern Europe. *Forest Ecology and Management*, 171(3), 243-259.

Mäkinen, H., Nöjd, P., Kahle, H. P., Neumann, U., Tveite, B., Mielikäinen, K., Röhle, H., & Spiecker, H. (2003). Large-scale climatic variability and radial increment variation of *Picea abies* (L.) Karst. in central and northern Europe. *Trees*, 17(2), 173-184.

Mellert, K. H., Prietzel, J., Straussberger, R., Rehfuess, K. E., Kahle, H. P., Perez, P., & Spiecker, H. (2008). Relationships between long-term trends of air temperature, precipitation, nitrogen nutrition and growth of coniferous stands in Central Europe and Finland. *European journal of forest research*, 127(6), 507-524.

Panayotov, M., Kulakowski, D., Dos Santos, L. L., & Bebi, P. (2011). Wind disturbances shape old Norway spruce-dominated forest in Bulgaria. *Forest ecology and management*, 262(3), 470-481.

Primicia, I., Camarero, J. J., Janda, P., Čada, V., Morrissey, R. C., Trotsiuk, V., Bače, R., Teodosiu, M., & Svoboda, M. (2015). Age, competition, disturbance and elevation effects on tree and stand growth response of primary *Picea abies* forest to climate. *Forest Ecology and Management*, 354, 77-86.

Rehfuess, K. E., Agren, G. I., Andersson, F., Cannell, M. G., Friend, A., Hunter, I., Kahle, H. P., Prietzel, J., & Spiecker, H. (1999). Relationships Between Recent Changes of Growth and Nutrition of Norway Spruce, Scots Pine, and European Beech Forests in Europe: Recognition. European Forest Institute. 92 str.

- Rybníček, M., Čermák, P., Kolář, T., & Žid, T. (2012).** Growth responses of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) to the climate in the South-Eastern part of the Českomoravská Upland (Czech Republic). *Geochronometria*, 39(2), 149-157.
- Sidor, C. G., Popa, I., Vlad, R., & Cherubini, P. (2015).** Different tree-ring responses of Norway spruce to air temperature across an altitudinal gradient in the Eastern Carpathians (Romania). *Trees*, 29(4), 985-997.
- Šrámek, V., Novotný, R., Vejputková, M., Hůnová, I., & Uhlířová, H. (2012).** Monitoring of ozone effects on the vitality and increment of Norway spruce and European beech in the Central European forests. *Journal of Environmental Monitoring*, 14(6), 1696-1702.
- Treml, V., Kašpar, J., Kuželová, H., & Gryc, V. (2015).** Differences in intra-annual wood formation in *Picea abies* across the treeline ecotone, Giant Mountains, Czech Republic. *Trees*, 29(2), 515-526.
- Vacek, S., Hůnová, I., Vacek, Z., Hejmanová, P., Podrázský, V., Král, J., Putalová, T., & Moser, W. K. (2015).** Effects of air pollution and climatic factors on Norway spruce forests in the Orlické hory Mts.(Czech Republic), 1979–2014. *European Journal of Forest Research*, 134(6), 1127-1142.
- Viet, H. D., Kwak, J. H., Lee, K. S., Lim, S. S., Matsushima, M., Chang, S. X., Lee, K. H., & Choi, W. J. (2013).** Foliar chemistry and tree ring $\delta^{13}C$ of *Pinus densiflora* in relation to tree growth along a soil pH gradient. *Plant and soil*, 363(1-2), 101-112.
- Wilson, R. J., & Hopfmueller, M. (2001).** Dendrochronological investigations of Norway spruce along an elevational transect in the Bavarian Forest, Germany. *Dendrochronologia*, 19(1), 67-79.
- Zielonka, T., & Malcher, P. (2009).** The dynamics of a mountain mixed forest under wind disturbances in the Tatra Mountains, central Europe-a dendroecological reconstruction. *Canadian Journal of Forest Research*, 39(11), 2215-2223.

9.2 Knižní zdroje

Cook, E. R., & Kairiukstis, L. A. (2013). Methods of dendrochronology: applications in the environmental sciences. Springer Science & Business Media. 394 str.

Drápela, K., & Zach, J. (1995). Dendrometrie:(dendrochronologie). Mendelova zemědělská a lesnická univerzita. 152 str. ISBN 80-7157-178-4

Gandelová, L., Horáček, P., & Šlezingerová, J. (2002). Nauka o dřevě. Mendelova zemědělská a lesnická univerzita. 2. vyd. Brno. 176 str. ISBN: 80-7157-577-1

Koblížek, J. (2006). Jehličnaté a listnaté dřeviny našich zahrad a parků. 2. vyd. Tišnov, Sursum, 551 str. ISBN 80-7323-117-4.

Musil, I., & Hamerník, J. (2003). Jehličnaté dřeviny: přehled nahosemenných i výtrusných dřevin: lesnická dendrologie 1. Česká zemědělská univerzita v Praze. 177 str. ISBN 80-213-0992

Pallardy, S. G. (2008). Physiology of woody plants. Academic Press. 3th edition. 454 str. ISBN: 978-0-12-088765-1

Speer, J. H. (2010). Fundamentals of tree-ring research. University of Arizona Press. The Arizona Board of Regents. 333 str. ISBN: 978-0-8165-2684-0

Tjoelker, M. G., Boratynski, A., & Bugala, W. (2007). Biology and ecology of Norway spruce (Vol. 78). Springer Science & Business Media. 473 str. ISBN-13 978-83-60247-62-4

9.3 Internetové zdroje

www.itis.gov. 2010. [online]. *Picea abies* (L.) Karst. [cit. 2016-04-05]. Dostupné z < http://www.itis.gov/servlet/SingleRpt/SingleRpt?search_topic=TSN&search_value=183289 >