

Růst a ekologie stromů a keřů na hranici lesa

Hranice lesa označuje rozhraní mezi převážně stromovými a keřovými ekosystémy. Nejedná se však o ostrou dělící linii, ale o přechodový pás, ve kterém postupně ubývá stromů a přibývá keřů. Poloha hranice lesa není v čase stálá, ale pružně reaguje na klimatické, biotické i antropogenní vlivy. Níže nabízíme vhled do fascinujícího světa podél ekologické hranice lesa, kde koexistují stromy, keře i byliny. Zřídka je však nalezneme ve třech etážích nad sebou jako ve středoevropském lese, ale spíše vedle sebe na stanovištích nejprůhodnějších pro danou růstovou formu.

Kde se hranice lesa nachází?

Poloha hranice lesa závisí především na teplotě během vegetačního období. Existují různé učebnicové poučky, podle kterých lze její průběh odhadnout. Jako příklady lze uvést průměrnou teplotu 6,5 °C během třech nejteplejších měsíců

v roce (Körner 2012) nebo 10 °C během nejteplejšího měsíce v roce. I když v lokálním měřítku bychom našli příklady hranic lesa, jejichž poloha se od těchto izoterm významně odchyluje vlivem půdních podmínek, disturbancí nebo lidské činnosti, v globálním měřítku toto teplotní vymezení funguje velmi dobře. Protože teplota obvykle klesá dvěma směry – do vyšších zeměpisných šířek a do vyšších nadmořských výšek – můžeme se setkat i se dvěma odlišně geograficky podmíněnými hranicemi lesa. Za severní hranicí lesa se budeme v Evropě muset vypravit například do Laponska, protože představuje rozhraní tajgy a severské tundry. Horskou hranici lesa tvoří rozhraní mezi horským lesem a subalpínským bezlesím a nalezneme ji ve vysokých horách, například v Alpách nebo Karpatech. V malém rozsahu je vyvinuta i v Krkonoších a Jeseníkách. Členění hranic lesa na horské a severní je však do značné míry umělé a v mnoha případech problematické. Do jaké z těchto dvou kategorií byste zařadili například hranici lesa v severní části Skandinávského pohorí?

Ačkoliv ekologické definice uvádějí hranici lesa jako rozhraní limitované nízkou teplotou, stromy na úkor keřů a bylin přirozeně ubývají i v jiných prostředích s extrémními podmínkami. Příkladem může být rozhraní suchého a vlhkého klimatu. V globálním měřítku taková prostředí nalezneme mezi tropickými lesy a převážně bylinnými savanami (stromová savana) nebo na okrajích stepí (lesostepi). V Evropě najdeme oblasti suchem podmíněného bezlesí například na Pyrenejském poloostrově.

Jiří Lehejček¹
Jan Tumajer^{2,3}

¹ Univerzita Jana Evangelisty Purkyně v Ústí nad Labem, Fakulta životního prostředí, Institut Julia von Payera pro výzkum Arktidy a Subarktidy, katedra životního prostředí; jiri.lehejcek@ujep.cz

² Universität Greifswald, Institut für Botanik und Landschaftsökologie

³ Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta, katedra fyzické geografie a geoekologie; jan.tumajer@natur.cuni.cz

Slovníček pojmů

Dendrochronologie – věda zabývající se rekonstrukcí přírodních podmínek během posledních 10 000 let na základě letokruhů stromů nebo keřů

Disturbance – narušení vývoje společenstva, které vede k odstranění části biomasy a druhů (např. požár, vichřice)

Ekologická valence – rozsah přírodních podmínek (např. teploty), ve kterých je daný druh schopen dlouhodobě přežívat

Ekoton – přechodová zóna mezi dvěma nebo více ekosystémy

Fotosyntéza – komplexní biochemický proces, při kterém se energie slunečního záření přeměňuje na energii vázanou v chemických vazbách. Dochází při ní k fixaci energie na organické sacharidy vytvořené asimilací jednoduchých anorganických látek (CO₂, H₂O). Významným odpadním meziproductem fotosyntézy je O₂. Má dvě fáze (přenos elektronů a Calvinův cyklus) a probíhá v různých částech chloroplastu. Je zdrojem energie autotrofních rostlin.

Kambium – rostlinné pletivo, jehož dělením vznikají buňky lýka a dřeva

Viselský glaciál – období posledního kontinentálního zalednění v Evropě (před 115 000/75 000 až 11 700 lety)



Online přílohu
(Schéma toků energie
u stromů v optimálních
podmínkách běžného
středoevropského lesa
a v klimaticky extrémně
limitujících podmínkách
hranice lesa v Arktidě)
najdete na webu Geografických rozhledů.

Obr. 1 Hranice lesa nabývá nejrůznějších podob. V kanadském Kaskádovém pohoří (Cascade Mountains) se modřínu (*Larix lyallii*) podařilo prosadit na hranici lesa nad jinak dominantní smrk (*Picea engelmannii*). Západní Kanada je velmi srážkově bohatá a na hřebeny Cascade Mountains dopadá ročně přes 2 000 mm, z čehož tvoří značnou část těžký sníh, který v důsledku oceánského klimatu opakovaně mrzne a rozmrzá. Tuto zátěž nejsou jehlicemi pokryté větve smrku schopny udržet a často se lámou. Modřín, který na zimu jehlice shazuje, se zde navíc vyvinul do formy se subtilní korunou, díky čemuž na jeho větvích zůstává daleko méně těžkého sněhu a mohl tak kolonizovat nejvyšší lesní vegetační stupeň. Foto: Jiří Lehejček.



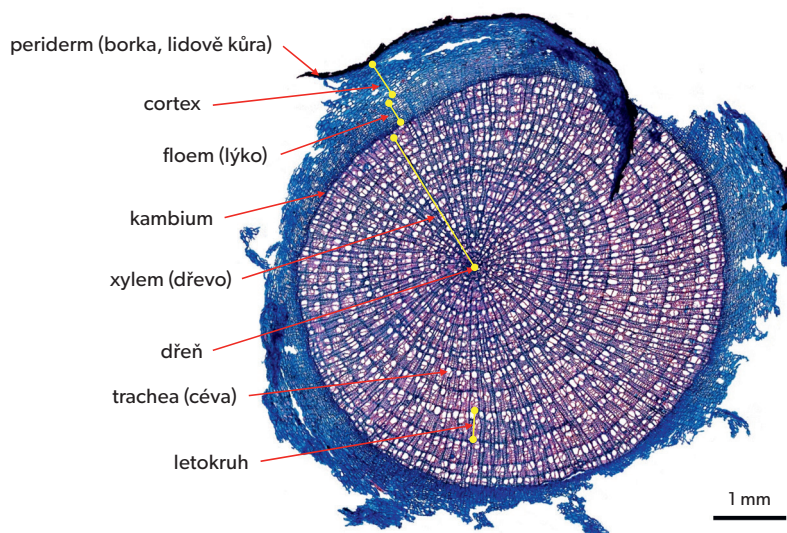
Proč stromy nerostou všude?

Stromy můžeme považovat za evolučně nejdokonalější zástupce rostlinné říše. Nalezneme mezi nimi největší a nejstarší organismy v suchozemském prostředí. Za postupným úbytkem stromů a přibýváním keřů a bylin s rostoucí nadmořskou výškou a zeměpisnou šířkou stojí jejich energeticky poměrně náročná fyziologie. Ve všech cévnatých rostlinách probíhá obousměrný transport látek: od kořenů nahoru vede dřevo (xylém) živiny a vodu, z koruny dolů proudí skrz lýko (floém) produkty fotosyntézy. U stromů se však, na rozdíl od keřů, jedná o výměnu, která probíhá na velmi dlouhou vertikální vzdálenost mezi kořenem a vrcholkem koruny. Proč jsou tohoto dlouhého

transportu schopné jenom organismy v příhodných klimatických podmínkách?

Prvním důvodem je postupné zkracování vegetačního období s klesající teplotou. Krátké vegetační období umožňuje rostlinám vytvořit a zabudovat během jednoho roku jenom omezené množství biomasy, což vyhovuje více rostlinám menšího vzrůstu. Letokruhy – roční produkt přírůstu dřevin – jsou tvořeny řadami stejně starých buněk uspořádaných okolo kmene (obr. 2). Vznik nových buněk je řízen činností dělivého pletiva kambia nacházejícího se po celém kmeni a větvích mezi lýkovou a dřevní částí. Přírůst je zodpovědný za „tloustnutí“ větví a kmene a startuje v koněcích větví u řapíků listů. Zde se totiž nachází zdroj klíčových stavebních látek pro tvorbu veškeré biomasy, tj. sacharidů vytvořených při fotosyntéze v zelených listech a významných rostlinných hormonů. Začátek přírůstu v dolních částech kmene bývá často opožděn, protože nějakou dobu trvá, než se dostatečné množství těchto látek z listů transportuje dolů po kmeni. Proto při krátkém vegetačním období vzniká v letokruzích v oblasti hlavního kmene každoročně jenom malé množství nových buněk. Jelikož je kmen mechanickou oporou celému jedinci, přestává tento plnit svoji funkci a dále není schopen udržet vysokou rostlinu ve vzpřímené poloze. První důvod tedy reflektuje rychlost tvorby nové biomasy činností kambia. Druhý důvod je spojen s náročností údržby komplexnějších struktur. Rostoucí extremity klimatu spojená s klesající teplotou má vážnější dopady na stromy než na keře. V chladných podmínkách například roste podíl sněhových srážek, a tedy

Obr. 2 Příčný řez kmene vrby polární (*Salix polaris*) z Arktidy – centrální Svalbard (souostroví Svalbard je známé také pod názvem Špicberky) s vyznačením vodivých pletiv a stavby dřevin. Foto: Jiří Lehejček, úprava: Zdeněk Čech.



i délka období, kdy sníh zatěžuje větve a v případě námrazy je může i společně s větrem poškodit (obr. 1). Exponovaná stromová koruna je také mnohem více vystavena působení větru a roste riziko jejího mechanického poškození. Poškozené stromy musí investovat biomasu do obnovy svých pletiv, ztrácí asimilační aparát a jsou náchylnější k nákazám způsobeným různými patogeny. Drobné keře jsou naopak svým nízkým vzrůstem velmi dobře chráněny před větrem. Navíc rostou ve vrstvě atmosféry těsně přimknuté k zemskému povrchu, kde může teplota vzduchu dosahovat o několik stupňů vyšších hodnot než ve volné atmosféře. Proto směrem od optimálních do extrémních podmínek klesá velikost a zastoupení stromů a roste podíl keřů. Oba popsané mechanismy působí samozřejmě zároveň a vzájemně se posilují.

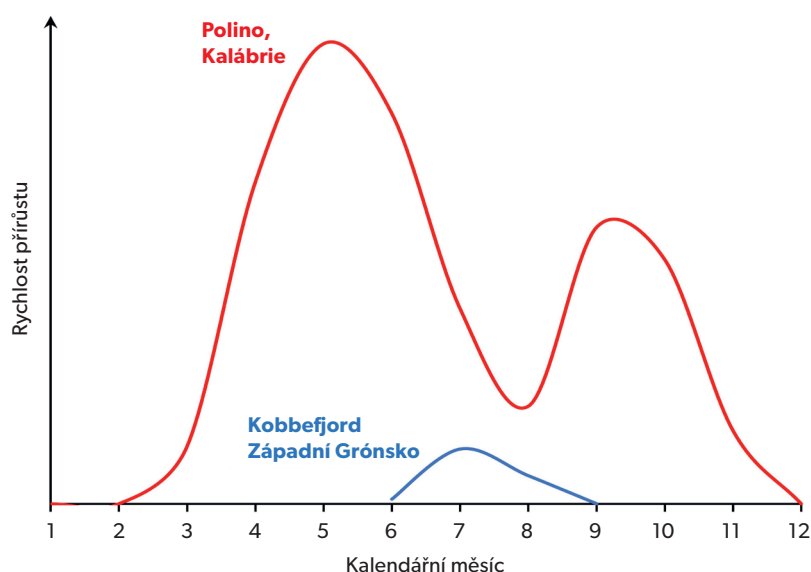
To je mimochodem i důvod, proč se stromy poblíž ekologické hranice svého růstu jen výjimečně rozmnožují pohlavně (generativně prostřednictvím tvorby semen) a dávají přednost hřížení (vegetativní rozmnožování prostřednictvím zakolébání spodních větví). Zatímco stromy v klimaticky optimálních podmínkách každoročně disponují dostatečným množstvím sacharidů pro zajištění přírůstu i tvorby semen, v případě hranice lesa může být situace odlišná. Zdejší stromy většinu biomasy využívají pro vlastní růst a obnovu poškozených tkání a „luxus“ v podobě kvetení a dozrávání plodů si často nemohou dovolit (obr. 4). Tento závěr nepřímo potvrdila i naše nedávná studie z tajgy a tundry na východním pobřeží Hudsonova zálivu (Tumajer, Lehejček 2019), která popisuje charakter růstu severoamerických smrků sivých (*Picea glauca*) na nejzazším okraji jejich ekologické valence s ohledem na intenzitu jejich pohlavní reprodukce. Vlivem drsných podmínek a vysoké úmrtnosti semenáčků stromy na hranici lesa netvoří šišky každý rok, ale v pulzech (tzv. semenné roky). K těm dochází, pouze pokud byly několik let po sobě klimaticky příhodné podmínky, protože pouze tehdy mohou těžce stresované stromy vytvořit dostatečně kvalitní semena s vysokou šancí na uchycení. Tvorba semen je ale pro stromy na hranici lesa velmi energeticky náročná a biomasa, kterou investují do tvorby šištic, jim potom chybí na tvorbu letokruhu. To vede k paradoxní situaci, kdy v teplých letech můžeme na rozhraní tajgy a tundry pozorovat extrémně úzké letokruhy. Toto zjištění je důležité zohlednit při interpretaci sekvencí širokých a úzkých letokruhů z Arktidy, podle kterých dokážou dendrochronologové rekonstruovat vývoj klimatu v minulosti (Trembl 2010).

Z výše uvedeného je patrné, že komplex faktorů, které působí na růstovou formu dřevin, je velmi pestrý. Proto je již jasné, že naprostá většina



přírodních hranic lesa není ostrá, ale má formu ekotonu. Hranice zapojeného lesa (tj. lesa tvořeného vzrostlými stromy, jejichž koruny na leteckém snímku převážně souvisle zakrývají povrch) není mezním limitem rozšíření stromů, ty mohou částečně růst a přežít i za ní, byť je to stojí více

Obr. 3 Krajina na hranici lesa; (A) krajina Arktidy – poloostrov Kola, (B) krajina suchého Středomoří – Korsika, (C) detail keřiku jalovce obecného. Foto: Jiří Lehejček.



Obr. 4 Průměrná proměnlivost rychlosti přírůstu jalovce obecného během kalendářního roku ve dvou lokalitách s odlišnými klimatickými podmínkami. Měsíční rychlosti přírůstu byly vypočteny z ročních šířek letokruhů pomocí metody procesního modelování. Zdroj dat: archivy Jiřího Lehejčka a Marco Carrera; autor: Jan Tumaier.

Abstract

Growth and ecology of trees and shrubs at the treeline. Treeline is considered a transitional zone between boreal forest (taiga) and Arctic tundra. Its dynamic landscape structure is composed of isolated tree and shrub patches. Different life strategies and ecological adaptations of both life forms determine the diversity of transitional sites that are sensitive to biotic, (micro-)climatic, and also human influence. Growth plasticity of common juniper (*Juniperus communis*) – the most widespread woody species – is described in detail to show its potential to adjust growth dynamics to local specific climatic conditions.

energie, které se pak nedostává například na pravidelnou pohlavní reprodukci. V rámci tohoto ekotonu se střídají menší plošky s dominancí stromů v příhodných mikrostanoविष्ठích (např. chráněné před větrem, s vyvinutou půdou) s ploškami keřů, bylin a lišejníků. Krajina hranice lesa tedy vykazuje vysokou pestrost a prostorovou členitost. Tento ráz krajiny byl typický pro českou kotlinu před více než 20 000 lety ve vrcholném období viselského glaciálu. Tuto domněnku podporují měkkýši, pyly a další organické zbytky, které nám z té doby zbyly jako svědci krajiny dávno minulých dob (Ložek 2011).

Jak to vypadá za hranicí lesa?

Zatím jsme se věnovali především stromům, resp. zdůvodnění jejich postupného ústupu životního prostředí ve prospěch keřů. Keře však ani zdaleka nerostou pouze na hranici lesa, ale i oběma směry od ní včetně lesa samotného. Ať už je na stromy příliš sucho, nebo vlhko, teplo, nebo zima, nebo jsou lesy moc často poškozovány disturbancemi – vydáme-li se za kteroukoliv hranici lesa, nalezneme keře (Myers-Smith a kol. 2015). Keře, ačkoliv jsou konkurenčně povětšinou slabší než stromy, mají širší ekologickou valenci a snáze se adaptují na extrémní klimatické podmínky. Proto keřové druhy dosáhly většího geografického rozšíření než druhy stromové a mezi keři najdeme zástupce vůbec nejrozšířenějších dřevin světa. A tak zatímco lesník může opomíjení keřů vysvětlit jejich malým hospodářským významem, pro přírodovědce jsou podstatným předmětem zájmu.

Vegetace za hranicí lesa v chladné tundře, ale třeba i v suchých bezlesích ve Středomoří (obr. 3), hostí mnoho druhů keřů s velkým environmentálně-klimatickým významem. Mezi vysoce

přizpůsobivé druhy, které dominují v obou těchto extrémních regionech, patří jalovec obecný (*Juniperus communis*). Jde o vůbec nejrozšířenější dřevinu na světě. Její původní areál pokrývá podstatnou část severní polokoule od extrémně suchých až po extrémně chladné regiony. Hlavní příčina, proč je jalovec tak úspěšný, je jeho schopnost pružně modifikovat svůj růst v odezvě na lokální klimatické podmínky (obr. 4). V chladných oblastech si vystačí s velmi krátkým vegetačním obdobím (méně než 90 dní) během polárního léta, za které stihne vytvořit dostatečné množství dřeva pro fungování celého organismu. V suchém Středomoří naopak jalovce přirůstají především na začátku jara a na podzim, kdy je poměrně vysoká teplota a obvykle také dostatečná vlhkost půdy. V horkém létě naopak svůj přírůst kvůli extrémnímu suchu utlumují. Takovou míru schopnosti se adaptovat na lokální klima bychom u naprosté většiny stromových druhů nenašli. Jalovec také funguje jako jakýsi environmentálně-klimatický archiv, mimo jiné proto, že se dožívá relativně vysokého věku (výjimkou nejsou jedinci staří 100 až 200 let). Z naměřených šířek letokruhů jalovců lze potom rekonstruovat například vývoj teplot v Arktidě nebo intenzity sucha ve Středomoří.

Závěr

Hranice lesa představuje významné ekologické rozhraní především vysokých zeměpisných šířek a nadmořských výšek. Na rozdíl od administrativních hranic ji ale nelze vnímat jako ostrou dělící linii, ale jako přechodný pás s velmi pestrou krajinnou strukturou stromových a keřových plošek. Společná existence stromů a keřů je v tomto ekotonu určena rozdílnými životními strategiemi a ekologickými adaptacemi, které se střetávají v boji o nadvládu nad dílčími drobnými stanovišti. To dělá z hranice lesa úchvatné přírodní rozhraní a významný předmět studia současné ekologie a geografie.

Literatura a zdroje dat

- KÖRNER, C. (2012): Treelines will be understood once the functional difference between tree and a shrub is. *AMBIO*, 41(3), 197–206.
- LOŽEK, V. (2011): Po stopách pravěkých dějů. O silách, které vytvářely naši krajinu. Dokořán, Praha.
- MYERS-SMITH, I. H., ELMENDORE, S. C., BECK, P. S. A. a kol. (2015): Climate sensitivity of shrub growth across the tundra biome. *Nature Climate Change*, 5(9), 887–891.
- TREML, V. (2010): Dendrochronologie – tajemství ukryté v letokruzích. Geografické rozhledy. 20(1), 8–9.
- TUMAJER, J., LEHEJČEK, J. (2019): Boreal tree-rings are influenced by temperature up to two years prior to their formation: A trade-off between growth and reproduction? *Environmental Research Letters*, 14(12) <https://iopscience.iop.org/article/10.1088/1748-9326/ab5134> (29. 5. 2020).



Hranice

Sněžná čára – prvek horské krajiny i indikátor změn klimatu
Hranice v Africkém rohu – zdroj konfliktů i příležitostí
Česko-moravská hranice v symbolech

1

Tento soubor (článek) je vlastnictvím časopisu Geografické rozhledy a podléhá právní ochraně. ■ Vydavatel i nakladatel časopisu si vyhrazují právo článek zveřejňovat na webových stránkách a sociálních sítích časopisu za účelem propagace časopisu. ■ Dílo není určeno ke komerčnímu využití. Smí se šířit, pokud jsou korektně uvedeny údaje o autorovi, článku a jako zdroj citován časopis Geografické rozhledy.