

UNIVERZITA KARLOVA V PRAZE

Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Geografie
Studijní obor: Fyzická geografie a geoekologie



**ROZLOŽENÍ VEGETACE NA PŮDNÍCH KOPEČČÍCH NA KEPRNÍKU A
PRADĚDU V HRUBÉM JESENÍKU**

Spatial distribution of vegetation species on the earth hummocks on Mt. Keprník and Mt.

Praděd in the Hrubý Jeseník Mts.

Diplomová práce

Anna Kodrliková

Vedoucí diplomové práce: RNDr. Marek Křížek, Ph.D.

Praha, 2014

Zadání diplomové práce

Téma práce

Rozložení vegetace na půdních kopečcích na Keprníku a Pradědu v Hrubém Jeseníku

Cíle práce

Cílem práce je analyzovat rozložení vegetace na půdních kopečcích na Keprníku a Pradědu v Hrubém Jeseníku a určit její vztah k efektu návětrí/závětrí a morfologii půdních kopečků.

Použité pracovní metody a postup: doplnění a rozšíření rešerše odborné literatury; terénní mapování vegetačního pokryvu; terénní měření sněhové pokrývky; zpracování terénních dat pomocí statistiky.

1. krok: terénní sněhoměrná měření pro určení míry vyfoukávání a akumulace sněhu (únor-jaro);
2. krok: terénní mapování vegetačního pokryvu na studovaných lokalitách z hlediska diferenciací na ploše i na tělesech půdních kopečků;
3. krok: analýza prostorového rozmístění vegetace na studovaných lokalitách a na půdních kopečcích:
 - a) vytvoření mapy výskytu jednotlivých druhů vegetace na půdních kopečcích na studovaných plochách;
 - b) analýza vztahu vegetace a polohy na zkoumaných plochách, tj. určení vazby na efekt návětrí a závětrí jakožto hlavního faktoru určujícího extremity;
 - c) analýza vztahu vegetace a morfologie (velikost, vyklenutí) půdních kopečků včetně určení partií půdních kopečků, které daný druh preferuje a proč (tj. efekt návětrí/závětrí na kopečku)
 - d) odlišení vývojových stádií a stupňů aktivity půdních kopečků na základě prostorového rozmístění vegetace;
4. krok: diskuse zjištěných výsledků s literaturou.

Zájmové území: Hrubý Jeseník - Keprník, Praděd

Datové zdroje: vlastní terénní výzkum, odborná periglaciální, botanická a geobotanická literatura, DMR.

Datum zadání:

Anna Kodříková

RNDr. Marek Křížek, Ph.D.

Podpis studenta

Podpis vedoucího práce

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 20. 8. 2014

Podpis

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucímu diplomové práce RNDr. Marku Křížkovi PhD. za vedení diplomové práce, cenné rady, připomínky, trpělivost a veškerou další pomoc při jejím vypracování. Poděkování také patří botanikům Ing. Martinu Kačmarovi a Mgr. Tereze Klinerové za pomoc při sběru dat; RNDr. Tomáši Chumanovi PhD. za cenné rady a věnovaný čas při statistickém zpracování dat a Mgr. Tomáši Uxovi za pomoc při terénních pracích. Velké poděkování patří mým rodičům za podporu během zpracování diplomové práce i celého studia a také mým přátelům.

Zpracování diplomové práce probíhalo za podpory projektu GAUK 674512 - Termální charakteristiky strukturních půd, jejímž nositelem je Mgr. Tomáš Uxa.

ABSTRAKT

Předkládaná diplomová práce se zabývá rozložením vegetace na půdních kopečcích na Keprníku a Pradědu v Hrubém Jeseníku, a jejím vztahem k efektu návětrí a závětrí a morfologickým charakteristikám půdních kopečků. Efekt návětrí a závětrí byl zkoumán jak v rámci celé lokality, tak i na samotných půdních kopečcích. Dalším úkolem diplomové práce bylo určení sukcesních stádií vegetace, která odráží vývojová stádia a stupně aktivity půdních kopečků.

Půdní kopečky jsou netříděné tvary strukturních půd. Vegetace na půdních kopečcích se zásadním způsobem podílí nejen na jejich vzniku, ale ovlivňuje také jejich tvar a vnitřní charakteristiky. Vegetace zároveň odráží jak vlastnosti půdních kopečků (tj. dostupná vlhkost, vlastnosti půdy apod.), tak ekologické podmínky, které na ně působí (tj. účinky větru, rozložení sněhové pokrývky apod.).

U každého zkoumaného půdního kopečku byly změřeny jeho morfometrické charakteristiky (délka, šířka, výška) a poté byl rozdělen na kvadranty dle vlivu větru (návětrný kvadrant orientovaný JZ, závětrný kvadrant orientovaný SV a 2 boční kvadranty orientované JV a SZ), v nichž probíhala fytocenologická snímkováání. Z výsledků vyplývá, že půdní kopečky značně ovlivňují životní podmínky vegetace. Na Keprníku se zvětšujícím se objemem půdního kopečku roste počet druhů rostlin a průměrné zastoupení vřesovcovitých. Dále byl prokázán vliv některých ekologických faktorů na rozložení vegetace, například vlhkosti, světla či teploty, zejména však vliv větru.

Vítr je na Keprníku hlavní faktor určující extremitu lokality. Dle obdržných výsledků vítr na Keprníku způsobuje větší lokální rozdíly v rozložení vegetace, než na Pradědu. Lze také vypořovat sukcesní stádia vegetace na půdních kopečcích na obou lokalitách, kdy vegetace půdních kopečků na lokalitě Keprník je více maturitní. Z výsledků dále vyplývá, že některé druhy rostlin mohou být považovány za tzv. indikační druhy, jejichž přítomnost či velké zastoupení poukazují na určitý ekologický faktor.

Klíčová slova: půdní kopečky, vegetace, efekt návětrí a závětrí, sukcesní stádia vegetace, ekologické faktory, Keprník, Praděd

ABSTRACT

This thesis focuses on spatial distribution of vegetation species on the earth hummocks on Mt. Keprník and Mt. Praděd in the Hrubý Jeseník Mts., the relationship of the spatial distribution of vegetation to windward and leeward effect, and also on the morphological characteristics of earth hummocks. The windward and leeward effect was studied not only on the earth hummocks themselves, but also in the whole study area. The succession of vegetation, which reflects an activity of earth hummock and a level of their development, was also concerned.

Earth hummocks are nonsorted patterned ground types. Vegetation on earth hummocks affects not only their formation, but also their shape and internal characteristics. Further, vegetation reflects certain properties of earth hummocks (moisture, soil characteristics etc.), and also ecological conditions which affect earth hummocks (wind impact, distribution of snow cover etc).

Each studied earth hummock was first measured (length, width and height) in the field and then was divided into quadrants according to the effect of wind (windward quadrant oriented SW, windward quadrant oriented NE, and two remaining quadrants oriented NE, NW) in which phytocenological surveys were carried out. The results show that the vegetation on earth hummocks is strongly affected by them. With increase of volume the number of species and also the cover of *Ericaceae* increases in the Keprník locality. The spatial distribution of vegetation species is formed by the ecological factors such as moisture, sun light, temperature, in particular effect of wind.

The wind is the main factor which causes the extremity of the locality. The manifestation of wind effect was more significant in the Keprník locality, where the wind causes bigger difference in the vegetation distribution. In both localities different levels of vegetation succession can be seen; higher level of the vegetation succession is on the earth hummocks in the Keprník locality. Some of the species can be considered as indicator species of specific ecological factors.

Key words: earth hummocks, vegetation, windward and leeward effect, succession of vegetation, ecological factors, Mt. Keprník, Mt. Praděd

OBSAH

| | |
|--|-----------|
| 1. ÚVOD | 10 |
| 2. OBECNÁ CHARAKTERISTIKA PŮDNÍCH KOPEČKŮ | 11 |
| 2.1. Definice půdních kopečků a faktory ovlivňující jejich výskyt..... | 11 |
| 3. VEGETACE A PŮDNÍ KOPEČKY | 14 |
| 3.1. Ekologické faktory ovlivňující vegetaci v prostředí výskytu půdních kopečků | 14 |
| 3.2. Vliv vegetace na vznik a vývoj půdních kopečků..... | 21 |
| 3.3. Vliv vegetace na charakteristiky půdních kopečků..... | 26 |
| 4. VYBRANÉ FYZIKOGEOGRAFICKÉ CHARAKTERISTIKY LOKALIT NA KEPRNÍKU A NA PRADĚDU | 31 |
| 4.1. Vymezení studovaných lokalit | 31 |
| 4.2. Geologická charakteristika..... | 33 |
| 4.2. Geomorfologická charakteristika | 35 |
| 4.3. Klimatická charakteristika..... | 38 |
| 4.4. Hydrologická charakteristika | 40 |
| 4.5. Půdní poměry | 41 |
| 4.6. Flóra | 43 |
| 5. METODIKA | 45 |
| 5.1. Terénní práce – sběr dat | 45 |
| 5.2. Zpracování dat..... | 48 |
| 5.2.1. Vymezení návětrří a závětrří..... | 48 |
| 5.2.2. Morfometrie půdních kopečků | 49 |
| 5.2.3. Typy pokryvu a jejich vlastnosti..... | 49 |
| 5.2.4. Analýzy typů pokryvu v programu Canoco 4.5..... | 50 |
| 5.2.5. Analýzy typů pokryvu v dalších programech..... | 52 |
| 5.2.6. Sukcesní stádia vegetace na půdních kopečcích..... | 52 |
| 6. VÝSLEDKY | 54 |
| 6.1. Rozřazení zkoumaných půdních kopečků na základě efektu návětrří a závětrří | 54 |
| 6.2. Morfometrie studovaných půdních kopečků na Keprníku a Pradědu | 56 |
| 6.3. Typ pokryvu a jeho vlastnosti na Keprníku a Pradědu..... | 58 |
| 6.4. Vztah typů pokryvu a morfometrie zkoumaných půdních kopečků na Keprníku a Pradědu.... | 64 |
| 6.5. Vztah typů pokryvu a návětrří a závětrří na Keprníku a Pradědu..... | 66 |
| 6.6. Vztah typů pokryvu a návětrrných / závětrrných kvadrantů na půdních kopečcích | 69 |
| 6.7. Sukcesní stádia vegetace na půdních kopečcích | 72 |

| | |
|--|------------|
| 7. DISKUZE | 75 |
| 7.1. Morfometrie zkoumaných půdních kopečků na Keprníku a Pradědu | 75 |
| 7.2. Rozdíly v typu pokryvu na Keprníku a Pradědu | 76 |
| 7.2.1. Použití metody Ellenbergových čísel a fytoecologických snímků | 76 |
| 7.2.2. Rozdíly mezi lokalitami Keprník a Praděd na základě typu pokryvu | 76 |
| 7.2.3. Rozdíly mezi půdními kopečky a kontrolními stanovišti na základě typu pokryvu | 77 |
| 7.3. Vztah typů pokryvu a morfometrie zkoumaných půdních kopečků na Keprníku a Pradědu | 79 |
| 7.4. Vztah typů pokryvu a návětrí a závětrí na Keprníku a Pradědu | 80 |
| 7.4.1. Vymezení návětrí a závětrí na Keprníku a Pradědu | 80 |
| 7.4.2. Indikační druhy rostlin a vlastnosti návětrí a závětrí na Keprníku a Pradědu | 81 |
| 7.5. Vztah typů pokryvu a návětrných / závětrných kvadrantů na půdních kopečkách | 84 |
| 7.6. Sukcesní stádia vegetace na půdních kopečkách | 86 |
| 8. ZÁVĚR | 91 |
| SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY | 94 |
| OSTATNÍ ZDROJE | 106 |
| PŘÍLOHY | 108 |

SEZNAM OBRÁZKŮ

| | |
|--|----|
| Obr. 1 - Faktory ovlivňující vegetaci na půdních kopečkách | 15 |
| Obr. 2 – Změna pokryvu vegetací na strukturních půdách podél bioklimatického gradientu | 24 |
| Obr. 3 – Mrazový zdvih na základě vegetačního pokryvu | 27 |
| Obr. 4 – Širší okolí Keprníku a Pradědu..... | 32 |
| Obr. 5 - Hlavní zlomy v širším okolí Keprníku | 33 |
| Obr. 6 – Geologické poměry na lokalitě Keprník..... | 34 |
| Obr. 7 – Geologické poměry na lokalitě Praděd..... | 34 |
| Obr. 8 – Orientace, sklon svahu a osvětlení lokality Keprník | 36 |
| Obr. 9 - Orientace, sklon svahu a osvětlení lokality Praděd..... | 37 |
| Obr. 10 – Klimatické charakteristiky stanice praděd 1947 – 1997..... | 38 |
| Obr. 11 - Výška sněhové pokrývky ve vrcholové části Keprníku | 40 |
| Obr. 12 – Hydrologické poměry širšího okolí Keprníku | 41 |
| Obr. 13 - Půdní poměry širšího okolí Keprníku | 42 |
| Obr. 14 – Půdní poměry širšího okolí Pradědu..... | 42 |
| Obr. 15– Rozmístění mapovaných půdních kopečků, kontrolních stanovišť a návětrné hrany ve vrcholové části Keprníku | 46 |
| Obr. 16 - Rozmístění mapovaných půdních kopečků, kontrolních stanovišť a návětrné hrany na Pradědu u tabulových skal | 46 |
| Obr. 17 – Orientace kvadrantů na půdních kopečkách a položení čtvercové sítě | 47 |
| Obr. 18 – Ilustrační fotografie z fytoecologického snímkování | 47 |
| Obr. 19- Shluková analýza pro výšku sněhu na půdních kopečkách na Keprníku..... | 55 |
| Obr. 20 – Ilustrační fotografie závětří na lokalitě Praděd..... | 55 |
| Obr. 21 - Ilustrační fotografie středu vrcholové plošiny na lokalitě Keprník..... | 56 |
| Obr. 22 – Objem půdních kopečků na lokalitě Keprník a Praděd | 57 |
| Obr. 23 – Orientace hlavních os půdních kopečků na Keprníku a na Pradědu..... | 58 |
| Obr. 24 – Průměrné zastoupení typů pokryvu na lokalitách Keprník a Praděd..... | 61 |
| Obr. 25 – Rozdíl průměrného zastoupení typů pokryvu na půdních kopečkách mezi lokalitami Keprník a Praděd..... | 62 |
| Obr. 26 – Průměrné zastoupení typů pokryvu na keprníku a pradědu na půdních kopečkách a kontrolních stanovištích | 63 |
| Obr. 27 – Rozdíly průměrného zastoupení typů pokryvu mezi půdními kopečky a kontrolními stanovišti na Keprníku..... | 64 |

| | |
|--|----|
| Obr. 28 - Rozdíly průměrného zastoupení typů pokryvu mezi půdními kopečky a kontrolními stanovišti na Pradědu..... | 64 |
| Obr. 29 – Průměrný objem půdních kopečků a počet typů pokryvu ve skupinách dle efektu návětrí a závětrí na lokalitě Keprník..... | 65 |
| Obr. 30 – Závislost průměrného zastoupení jednotlivých typů pokryvu na objemu půdních kopečků na lokalitě Keprník..... | 66 |
| Obr. 31 – Závislost typů pokryvu na půdních kopečcích na Keprníku na skupinách dle efektu návětrí - závětrí..... | 68 |
| Obr. 32 - Závislost typů pokryvu na půdních kopečcích na Pradědu na skupinách dle efektu návětrí – závětrí..... | 68 |
| Obr. 33 – Závislost typů pokryvu na kvadrantech půdních kopečků na Keprníku..... | 70 |
| Obr. 34 – Průměrné zastoupení typů pokryvu v kvadrantech půdních kopečků na lokalitě Keprník..... | 71 |
| Obr. 35 – Sukcesní skupiny typů pokryvu na půdních kopečcích na Keprníku dělených do skupin dle efektu návětrí a závětrí..... | 73 |
| Obr. 36 – Sukcesní skupiny typů pokryvu na půdních kopečcích na Pradědu dělených do skupin dle efektu návětrí a závětrí..... | 74 |
| Obr. 37 – Borovice kleč na lokalitě Keprník před rokem 2009..... | 82 |
| Obr. 38 – Závětrné kvadranty přikryté vrstvou sněhu na lokalitě Keprník..... | 86 |

SEZNAM TABULEK

| | |
|--|----|
| Tab. 1 – Hypotézy vzniku vývoje půdních kopečků..... | 22 |
| Tab. 2 – Zařazení studované lokality do systému geomorfologických jednotek..... | 35 |
| Tab. 3 – Průměrné charakteristiky týkající se sněžení a sněhové pokrývky..... | 40 |
| Tab. 4 – Lineární / unimodální rozložení dat z Keprníku a Pradědu..... | 51 |
| Tab. 5 – Vzdálenost půdních kopečků od návětrných hran ve směru transektu na lokalitě Keprník a Praděd..... | 54 |
| Tab. 6 – Průměrné morfometrické charakteristiky zkoumaných půdních kopečků na Keprníku..... | 56 |
| Tab. 7 – Průměrné morfometrické charakteristiky zkoumaných půdních kopečků na Pradědu..... | 57 |
| Tab. 8 – Druhy rostlin na půdních kopečcích a kontrolních stanovištích na Keprníku a Pradědu..... | 59 |
| Tab. 9 – Největší a nejmenší dosažené hodnoty ekologických faktorů dle Ellenbergových čísel na Keprníku a Pradědu..... | 60 |
| Tab. 10 – P – hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu u závislosti jednotlivých typů pokryvu a transektu návětrí - závětrí na lokalitě Keprník..... | 67 |
| Tab. 11 – Zařazení typů pokryvu (druhů rostlin) do sukcesních stádií..... | 88 |

1. ÚVOD

Půdní kopečky jsou morfologicky nápadné drobné elevace s pravidelným, většinou kruhovým či oválným půdorysem (Křížek, Treml a Engel, 2007) vyskytující se v periglaciálním prostředí. Často zkoumaným jevem u půdních kopečků je jejich promrzání – tedy proces, který se podílí na jejich vzniku a udržuje jejich tvar (Wasburn, 1979, French 2007, Scott et al., 2008, Mark, 1994, Grab 2005b a jiní.). Půdní kopečky jsou klimaticky podmíněné tvary, tzv. geoindikátory klimatu. Vznik půdních kopečků však není podmíněn pouze klimaticky, ale hraje zde roli celá řada dalších faktorů - půdní substrát, půdní vlhkost, zmíněné promrzání či přítomnost vegetace (Van Vliet Lanoë, 1998a, Washburn, 1956, Luoto a Seppälä, 2002, Walker et al., 2008). Uvedené faktory se však ovlivňují i samy navzájem; vzniká tak komplexní systém zpětných vazeb a probíhajících synergických procesů na půdních kopečcích. Jednou složkou z tohoto systému je i vegetace. Vegetační pokryv je jeden ze znaků, které půdní kopečky odlišuje od ostatních strukturních půd (Washburn, 1979) a ukazuje se, že v procesu vzniku půdního kopečku má svou nezastupitelnou roli (Walker et al., 2008, Kozłowska a Raczowska, 2002, Grab 2005a). Jelikož se složení vegetačního pokryvu mění od iniciálního stádia vzniku kopečku až po konečný maturitní tvar, sukcesní stádia vegetace tak reflektují zároveň vyvinutost této formy strukturních půd. Zároveň je vegetace dobrým indikátorem ekologických faktorů, které na půdní kopečky působí, protože rozmístění vegetace je výsledkem jejich hromadného souhrnného a dlouhodobého působení (Diekmann, 2003). Vzhledem k dosavadním poznatkům může studium vegetace na půdních kopečcích přispět k objasnění vzniku půdních kopečků; mechanismus vzniku těchto periglaciálních forem strukturních půd totiž není dodnes zcela přesně znám (Ballantyne, 1996).

Cílem diplomové práce je analyzovat rozložení vegetace na půdních kopečcích na Keprníku a Pradědu v Hrubém Jeseníku a určit její vztah k efektu návětrí / závětrí a morfologii půdních kopečků. Dílčím úkolem je zhodnocení efektu návětrí / závětrí na samotných půdních kopečcích a sukcesních stádií vegetace na nich. Po prvním roce zadání diplomové práce, kdy začal sběr dat v zimním období měřením sněhové pokrývky (sezóna 2011/2012), odjela autorka na roční zahraniční studijní pobyt (Itálie, Camerino; akademický rok 2012/2013) a nemohla tak další sezónu sněhovou pokrývkou měřit. Zadání diplomové práce bylo po dohodě se školitelem upraveno a autorka se zaměřila více na samotnou vegetaci, u které mohl terénní průzkum proběhnout v létě po návratu ze zahraničí (léto 2013).

2. OBECNÁ CHARAKTERISTIKA PŮDNÍCH KOPEČKŮ

2.1. Definice půdních kopečků a faktory ovlivňující jejich výskyt

Pro půdní kopečky jsou nejčastěji používány termíny „*earth hummock*“ (poprvé použit Sharpem roku 1942) a „*thufur*“ (poprvé použit Jónssonem roku 1909) (Grab, 2005a). V původním významu se termín „*earth hummock*“ používal pro formu vyskytující se na trvale zmrzlé půdě a „*thufur*“ na půdě bez permafrostu (Grab, 2005a). Ačkoliv existují i další termíny (*frost hummock*, *turf hummock*, *ice-cored bog hummock*, *peat hummocks*, *pounus* etc.) (Grab, 2005a; Van Vliet-Lanoë a Seppälä, 2002), v současné literatuře (Grab, 2005a; Washburn, 2007; Tews, 2004; Van Vliet-Lanoë a Seppälä, 2002; Biasi et al., 2005) je pro tento geomorfologický tvar nejvíce používán termín „*earth hummock*“ (v češtině „půdní kopeček“) jako souhrnný název pro všechny jeho varianty, tedy bez ohledu na umístění na permafrostu či na jeho složení.

Dle Washburna (1979) se půdní kopečky řadí jako tvar netříděných sítí strukturních půd. Ty se klasifikují na základě geometrického tvaru a přítomnosti / absence třídění mezi hrubozrnným a jemnozrnným materiálem v centrální a okrajové části tvaru (další netříděné sítě mohou být kopečkovité, rovinaté, hřebenovité či štítovité (Washburn, 1979)). Ne všichni autoři však s tímto rozdělením souhlasí (Nicholson, 1976 in Washburn, 1979; Shilts, 1978 in Washburn, 1979), protože jak tříděné tak netříděné formy mohou mít centrální zóny s odlišným tříděním, navíc toto rozdělení neodpovídá odlišným procesům vzniku a proto může být toto dělení zavádějící. Půdní kopečky jsou podobné jak netříděným kruhům, tak i netříděným polygonům, a nemají hranici z větších klastů či kamenů, což charakterizuje síť tříděnou (Washburn, 1956). Někteří autoři uvádí vznik půdních kopečků z netříděných polygonů (e.g. Walker et al., 2011), Van Vliet-Lanoë (1998a) se přiklání k zařazení půdního kopečku spíše k netříděným kruhům. Základním prvkem, kterým se půdní kopečky odlišují od jiných tvarů strukturních půd, je pokryv vegetací. Na místě bez vegetace se půdní kopečky netvoří (Washburn, 1979). Grab (2005a) půdní kopečky uvádí jako mikroformu kryogenních kopečků, makroformou je pak dle něj například pingo nebo palsa.

Půdní kopečky se mohou vyskytovat jak v nížinách, tak v horském prostředí v závislosti na dalších faktorech, v prvé řadě na klimatu (musí zde být vytvořeny podmínky pro probíhání mrazových procesů). V nízkých polohách se půdní kopečky objevují ve

vysokých zeměpisných šířkách např. ve Skandinávii (Van Vliet-Lanoë 1998a,b; Luoto a Seppälä, 2002), v horském prostředí jsou soustředěny do vysokých nadmořských výšek, například na Novém Zélandu či v České Republice (Grab, 2005b; Scott et al., 2008; Trembl a Křížek, 2006). K dalším podmínkám pro vznik půdních kopečků patří: a) klima lokality, b) reliéf lokality, c) půdní substrát, d) půdní vlhkost a e) přítomnost vegetace.

ad a) klima lokality

Půdní kopečky jako součást strukturních půd jsou řazeny mezi širokou skupinu periglaciálních tvarů, tzn. vyskytující se v periglaciálním prostředí (French, 2007; Embleton a King, 1968). Jsou vázány na takové klima, které umožňuje přítomnost permafrostu či občasné zmrzlé půdy (Embleton a King, 1968). Jedná se tedy o prostředí, kde existuje alespoň sezónní cyklus mrznutí a tání a můžou zde probíhat regulační cykly v půdě (Zoltai a Tarnocai, 1974 in Grab 2005a). Williams (1961) udává jako limit pro výskyt strukturních půd průměrnou roční teplotu pouze 3°C. Avšak dle Zoltai a Tarnocai (1974 in Grab 2005a) hraniční průměrná roční teplota, kdy mohou regulační cykly ještě probíhat, je 6°C. Z rešerše literatury nejteplejší světová lokalita s půdními kopečky má hodnotu průměrné roční teploty vzduchu 5,9°C (Jeju Island - Jižní Korea) (Kim, 2008).

ad b) reliéf lokality

Nejlépe jsou půdní kopečky vyvinuty na rovinných plochách (Washburn, 1956). Se zvyšujícím se sklonem svahu se mohou vyvinout do jiných forem strukturních půd a vůbec se již nevyskytují na svazích o sklonu větším než 20 - 25° (Grab, 2005a). Reliéf samotný pak ovlivňuje další procesy důležité při promrzání, jako je například expozice k větrnému proudění a s tím spojené rozmístění a výška sněhu, odvodňování apod.

ad c) půdní substrát

Půdní substrát musí být jemnozrný a mrazově susceptibilní. Dle Van Vliet – Lanoë (1998a) je mrazově susceptibilní půda, která je jemnozrná, má heterogenní rozmístění a velikost jednotlivých částic, obsahuje alespoň 5 % koloidních částic a dobře váže vlhkost. Samotné vlastnosti půd pak ovlivňují nejen samotnou mrazovou

susceptibilitu, ale také tepelnou vodivost, permeabilitu půd atd., tedy půdní vlastnosti velmi důležité pro probíhající mrazové procesy. Ty jsou zase určující pro vznik a udržování půdních kopečků (viz kap. 2.3.).

Z typů půd, kde se mohou půdní kopečky vyskytovat, jsou to zejména kryosoly (Burn, 2004) luvisoly, podzoly, andosoly (Van Vliet – Lanoë, 1998a), umbrisoly, stagnosoly (Washburn, 1979), histosoly (Grab, 2005a), leptosoly, regosoly či kambisoly (Drew a Tedrow, 1962) (typy půd byly upraveny dle jednotné klasifikace FAO, 2006). U půdních horizontů těchto půdních typů dochází následně často k jejich deformaci díky kryoturbaci.

ad d) půdní vlhkost

Půdní vlhkost je nejdůležitější faktor ovlivňující mrznutí v půdě (Van Vliet-Lanoë, 1998a). Půdní kopečky se nacházejí buď na zamokřených územích, nebo na lokalitách, kde je alespoň sezóně dostatečný úhrn srážek. Na zamokřené území (zamokřené vrcholy plošin či okolí jezer) jsou půdní kopečky vázány ve Skandinávii - (Van Vliet-Lanoë, 1998a; Luoto a Seppälä, 2002). Na ostatních lokalitách není tato podmínka pro vývoj kopečků limitní (sensu Grab, 2005b; Scott et al., 2008), musí zde ale být alespoň zmíněný dostatečný úhrn srážek či dostatek vody ze sněhové pokrývky.

ad e) přítomnost vegetace

Bez přítomnosti vegetace se v periglaciálním prostředí půdní kopečky vůbec netvoří (Walker et al., 2008). Vegetace hraje nezastupitelnou roli v různých hypotézách o vzniku půdních kopečků (Washburn, 1979; Kozłowska a Raczkowska 2002; Grab, 2005 etc.) (více viz kap. 3). Heterogenní rozmístění vegetace způsobuje tepelné rozdíly v půdě, které napomáhají vzniku půdního kopečku (Shunke a Zoltai, 1988). Při „růstu“ půdního kopečku dodává vegetace do půdy organickou hmotu, která je důležitá pro kryoturbaci (Kade, Walker, Reynolds, 2005).

3. VEGETACE A PŮDNÍ KOPEČKY

3.1. Ekologické faktory ovlivňující vegetaci v prostředí výskytu půdních kopečků

Druhové složení společenstva na daném stanovišti je výsledkem dvou hlavních typů procesů: deterministických, tedy těch, které lze nějakým způsobem předpovědět, a stochastických, které předpovědět nelze (Zelený, 2012). Deterministické procesy souvisí s teorií ekologické niky, která předpokládá, že jednotlivé druhy se od sebe liší svými ekologickými nároky, ve společenstvu obsazují různé niky a tím unikají před konkurencí ostatních druhů. Stochastické procesy souvisejí s šířením druhů v prostoru a s ekologickým driftem (Zelený, 2012). Stanoviště může být pro daný druh ideální z ekologického hlediska, ale druh na něm neroste, protože se na něj z různých důvodů nedostal, třeba kvůli izolovanosti stanoviště nebo špatné schopnosti druhu šířit se (*dispersal limitation*). Nebo se naopak na stanovišti může vyskytnout druh, který na něm normálně neroste, protože jeho ekologická nika je jinde, ale na stanoviště se dostal a přežívá zde (Ellenberg 2009).

Adaptace rostlin na ekologické faktory determinované fyzickogeografickým prostředím je silnější, než vztahy s dalšími organismy na lokalitě – zejména mezidruhovými kompeticemi (Johnson a Billings, 1962). Rozmístění vegetace na lokalitě je tak primárně výsledkem působení ekologických faktorů a teprve poté výsledkem kompetice druhů organismů. I na mikroměřítku se tak mohou projevit reakce rostlin na určitý ekologický gradient (Johnson a Billings, 1962).

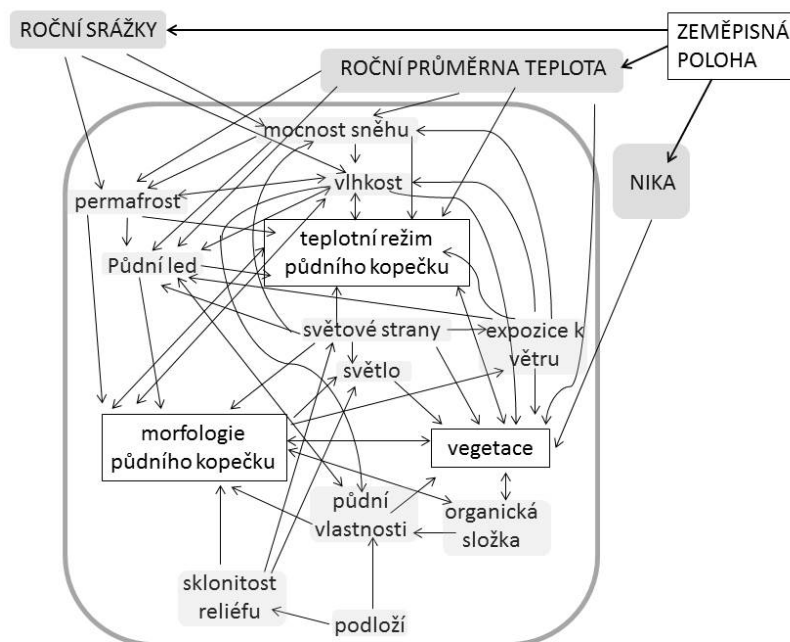
Rozmístění jednotlivých druhů rostlin v prostředí půdních kopečků určuje celá řada ekologických faktorů – edafické (souhrnné *vlastnosti půdy*), hydrické (zejména *půdní vlhkost*), topografické (zejména *morfologie půdních kopečků*) a klimatické (zejména *světlo, teplota*). V periglaciálním prostředí je rozmístění vegetace kontrolováno specifickým ekologickým klimatickým faktorem - *mocností sněhové pokrývky* (Cannone, Guglielmin a Gerdol, 2004) a dalším významným ekologickým klimatickým faktorem je *vliv větru*, který (nejen) v prostředí půdních kopečků určuje návětrná místa s vyšší extremitou, než je okolí. V prostředí půdních kopečků (v periglaciálním prostředí) jsou dalším důležitým ekologickým faktorem, na pomezí faktorů edafických a klimatických, *mrazové procesy*.

Dle Kozłowske a Raczkowske (2002) lze jednotlivé ekologické faktory hierarchicky seřadit. Dle těchto autorek jsou základními ekologickými faktory podloží, reliéf a mikroklima,

kteří determinují následně ostatní ekologické faktory. Vegetace naopak je pod přímým vlivem většiny ekologických faktorů, pouze geologický substrát a reliéf jsou ekologické faktory nepřímé (Kozłowska a Raczowska, 2002).

Pro určení specifických podmínek daného místa jsou výhodné zejména stenoekní druhy, které jsou náročné na jednotlivé ekologické faktory, či indikační druhy, což jsou druhy či společenstva, u kterých je známá tolerance k určitému ekologickému faktoru. Změna ekologických podmínek však nemusí být vždy indikována změnou vegetačního druhu, ale může se přizpůsobit určitou modifikací druh samotný (menší růstová forma, větší počet chloupků apod.) (Ellenberg, 2009). V alpinském typu prostředí platí více než v jiných, že rostliny se shlukují do různých typů společenství dle mikrovariability ekologických faktorů. Toto společenství je často charakterizováno několika indikačními druhy (Ellenberg 2009).

Blíže bude věnována pozornost těmto základním ekologickým faktorům ovlivňující vegetaci v prostředí půdních kopečků: a) klimatické faktory, b) topografie c) sněhová pokrývka a vliv větru, d) vlastnosti půdy, e) promrzání půdy a mrazové procesy f) půdní vlhkost. Nejen že tyto ekologické faktory ovlivňují vegetaci v prostředí půdních kopečků, ale část jich je zpětně ovlivňována vegetací (více viz kap. 3.3) a jsou také silně ovlivňovány i samy navzájem (Obr. 1).



Obr. 1 - Faktory ovlivňující vegetaci na půdních kopečcích; obousměrná šipka znázorňuje ovlivňování faktorů navzájem; (permafrost není na všech lokalitách podmínkou)

ad a) klimatické faktory

V prostředí půdních kopečků lze nalézt chladnomilné a velmi odolné druhy rostlin vůči mrazu. Průměrné roční srážky a průměrná roční teplota jsou jedním z determinujících faktorů výskytu druhů (Chernov a Matveyeva, 1997). Extrémním klimatickým podmínkám alpinského bezlesí se rostliny přizpůsobují relativně pomalým růstem a tvorbou trsů či keříčků (Chernov a Matveyeva, 1997). Rostliny se chladnému prostředí a kolísání teplot přizpůsobují zvýšenou produkcí cukru ve svých orgánech, který způsobuje zvýšenou odolnost listů vůči mrazu nejen na podzim, ale i na jaře, kdy noční teploty klesají pod nulu, ale denní teploty jsou stále ještě nad nulou stupňů Celsia. Rostlina během těchto částí roku v noci zůstane znatelně teplejší než okolí, což způsobuje následnou gutaci (Ellenberg 2009). Extrémní klimatické prostředí způsobuje krátkou vegetační sezónu. To je hlavní důvod malé biodiverzity v periglaciálním prostředí (Cannone, Guglielmin a Gerdol, 2004).

ad b) topografie

Samotná přítomnost půdních kopečků ovlivňuje složení vegetace na lokalitě (Kozłowska a Raczskowska, 2002). Počet druhů rostlin na půdních kopečcích bývá oproti okolí bez půdních kopečků redukován, protože místa s půdními kopečky jsou oproti místům bez půdních kopečků vystavena větší přírodnímu disturbance (Rossi, Pirola a Zurli 1998). Na takových místech se jen málo druhů dokáže adaptovat na okolní podmínky a případně se stát dominantními (Rossi, Pirola a Zurli 1998). Na půdních kopečcích je tak znatelně menší heterogenita vegetace (výzkum prováděn na Passo d'eira, Alpy - průměrně 25 druhů), než v oblastech bez kopečků (39 druhů) (Rossi, Pirola a Zurli 1998).

Přítomnost půdních kopečků determinuje další rozmístění ekologických faktorů, na které pak reaguje vegetace, jedná se zejména o světlo a vlhkost. Velmi jemné rozdíly v mikroreliefu, který ovlivňuje kromě zmíněného světla a vlhkosti zejména distribuci sněhové pokrývky, však mohou vést k naprosto odlišným podmínkám pro růst rostlin a k výskytu odlišných rostlinných druhů (Cannone, Guglielmin a Gerdol, 2004). V úžlabích půdních kopečků se drží více vlhkosti a jedná se o stinnější místa (Scott et al, 2008). Také dle Graba (1998) se vlhkomilnější druhy vyskytují spíše

v úžlabích mezi kopečky, protože v úžlabích je mocnější sněhová pokrývka. Například v úžlabích půdních kopečků na Svalbardu se vyskytují druhy typické pro rašeliniště (Cannone, Guglielmin a Gerdol, 2004). Naproti tomu na půdních kopečkách je suché, dobře okysličené prostředí. Zde se tedy vyskytují druhy netolerantní k anoxickému prostředí (Cannone, Guglielmin a Gerdol, 2004). Vegetaci ovlivňuje také tvar půdního kopečku, zejména jeho výška. V zimě jsou půdní kopečky oproti okolnímu terénu více vystaveny promrzání a změnám teplot díky rozložení sněhové pokrývky. Vrcholy půdních kopečků jsou v létě sušší než úžlabí, kde je také půda více kompaktní (Webb, 1972).

Na složení vegetace má vliv i velikost půdního kopečku. S velikostí půdního kopečku souvisí dle Tewse (2004) nejen typ vegetačního pokryvu, ale i počet vegetačních druhů či obsah vody. Větší půdní kopečky mají menší počet druhů a méně mocný organický horizont (výzkum Churchill, Kanada) (Tews, 2004). Největší variabilitu druhů vykazují dle autora velikostně střední půdní kopečky, jak malé, tak velké půdní kopečky mají méně druhů.

ad c) sněhová pokrývka a vliv větru

Ellenberg (2009) uvádí jako rozhodující ekologický faktor podmiňující rozložení a růst vegetace na půdních kopečkách sněhovou pokrývku. Sněhová pokrývka a její distribuce je velmi spjatá s větrnými podmínkami. Spolu s reliéfem determinuje místa akumulace sněhové pokrývky či naopak vyfoukávaná místa. Výsledkem je charakteristická mozaika rostlinných druhů, které kopírují rozložení sněhu / větrné podmínky. Na návětrných stranách půdních kopečků je však vegetace dle Johnsona a Billingse (1962) více ovlivněna právě expozicí vůči větru, než sněhovou pokrývkou.

Rozhodující charakteristikou sněhové pokrývky je v tomto případě její výška a také doba přetrvání během roku. Ovlivňuje tak délku doby, ve které je rostlině umožněno růst a množit se (Johnson a Billings, 1962). Specifickou roli hraje sněhová pokrývka i při tání na jaře, kdy dodává do půdy vodu a určuje místa s koncentrací vlhkosti. Důležitá je taky tvrdost sněhu a jeho hustota, která s sebou nese odlišné vlastnosti v podobě tepelné kapacity, vodivosti tepla apod. (Schaefer a Messier, 1995).

Sněhová pokrývka izoluje a chrání rostlinu zejména před nadbytečnými energetickými ztrátami transpirací a vysušením. Části rostliny bez pokrytí sněhovou pokrývkou jsou vystavovány extrémním teplotním rozdílům, které mohou vést k poničení části nebo celé rostliny. Části rostliny jsou často narušeny či úplně zničeny mechanickým „obrušováním“ ledovými krystalky sněhu, pokud fouká silný vítr. To může zapříčinit i úplnou smrt rostliny (Ellenberg, 2009).

Pokud je rostlina přes zimu pod sněhovou pokrývkou, obsahuje poměrně hodně vody a má nízký osmotický tlak v buňkách. Pokud byla přes zimu mimo sněhovou pokrývku, osmotický tlak je vyšší a obsah vody menší. Padesát a více centimetrů sněhové pokrývky zajišťuje rostlinám prostředí, v němž se teplota nedostane pod bod mrazu, tudíž zde mohou přežít i rostliny netolerantní k teplotám pod bod mrazu (Ellenberg, 2009). I přes takovou (a větší) vrstvu sněhu se dostane malá část světla (hlavně jeho modrá složka, která podporuje vznik chlorofylu a u mnoha rostlin i klíčení), a tak rostliny mohou mít i pod sněhovou pokrývkou zelené listy (Johnson a Billings, 1962).

Pod sněhovou pokrývkou tudíž mohou přežít i rostliny náročnější na jednotlivé ekologické faktory, které jsou až v pozdějších etapách sukcesních stádií. Naopak na místech vyfoukávaných větrem se výrazně zvyšuje extrémita stanoviště. Vítr přispívá k teplotním rozdílům v rámci půdního kopečku (Scott et al., 2008). Na návětrí a návětrných stranách půdních kopečků mohou růst rostliny pouze tolerantní vůči mrazu, často pionýrské druhy. Rostliny mohou reagovat na silný vítr zavřením průduchů, i pokud je dostatek vody v okolí (Ellenberg 2009). Vítr má také vysušující účinky a rostliny na návětrných místech bývají suchomilnější (Ellenberg, 2009).

ad d) půdní vlastnosti

Půdní vlastnosti jsou primárně determinovány charakterem podloží. Rozhodující vlastností půd je jejich schopnost vázat vodu (viz odstavec f), což je spjato s velikostí částic v půdě. Půdní kopečky se vyskytují na mrazově susceptibilních půdách; jemnozrnných a s velkým množstvím koloidních částic, které vodu vážou velmi dobře (Van Vliet – Lanoë, 1998a). Dalšími půdními vlastnostmi ovlivňujícími vegetaci na půdních kopečcích je zejména hloubka půdního horizontu a obsah humusu. Obsah dalších látek v půdě je ovlivněn geomorfologickými procesy – chemickým

zvětráváním, pedogenetickými procesy a procesy mrazovými (viz odstavec e). Geomorfologické procesy spolu s půdními vlastnostmi určují konečný charakter půdního prostředí – na lokalitě pak mohou růst více acidofilní / bazofilní druhy rostlin, oligotrofní / eutrofní druhy rostlin, či druhy specializované na koncentraci určité látky (např. nitrofilní).

Půda na vrcholcích půdních kopečků je díky kryoturbaci a mrazovým pochodům méně kyselá (má vyšší pH, obsahuje vyšší podíl nezvětralého mateřského materiálu) a tudíž je osidlována spíše bazofilními druhy (např. *Juncus* spp.), než půda u úpatí kopečků či v jejich úžlabích (Haugland a Beatty, 2005). Kyselé půdy také většinou udržují v sobě více vody než zásadité půdy (Ellenberg, 2009)

Důležitější roli u tohoto ekologického faktoru však většinou hraje prostá kompetice mezi rostlinami než přesné složení půdy a její kyselost / zásaditost (Ellenberg, 2009). Na kyselé půdě by se teoreticky mohly uchytit i rostliny, které rostou obvykle na zásadité půdě (experimentálně potvrzeno (Ellenberg, 2009)), ale acidofilní rostliny je vytlačí. (Avšak obráceně - na zásaditých půdách se acidofilní rostliny neuchytí) (Ellenberg, 2009). V alpinském prostředí, daleko více než v kterémkoliv jiném, však hraje roli obsah vápníku v půdě (Ellenberg, 2009). I Kozłowska a Raczkowska (2002) potvrzují, že je důležité, zda je substrát kyselý nebo zásaditý (*crystalline / dolomite substrates*). Vegetace je odlišná jak na vrcholcích a úžlabích mezi substráty, tak i v rámci jednoho substrátu.

ad e) promrzání půdy a mrazové procesy

Specifickým jevem, který ovlivňuje vegetaci na půdních kopečcích, je promrzání půdy. Mrazové pochody v půdě jsou jedním z nejdůležitějších kritérií pro rozmístění vegetace na půdních kopečcích (Johnson a Billings, 1962). Místa, kde probíhají velmi intenzivní mrazové procesy, zajišťují specifické podmínky a nejsou příliš vhodná pro kolonizaci rostlinami, popřípadě se na nich uchycují pouze pionýrské druhy (Johnson a Billings, 1962). Typ a rychlost mrazových procesů zásadně ovlivňuje dynamiku, zastoupení a složení vegetace na strukturních půdách (Cannone a Gugliemin, 2010). Přítomnost daného druhu na konkrétním tvaru reliéfu může být významným ukazatelem specifických geomorfologických procesů, které zde probíhají (Hupp a Rinaldi, 2007). Dle Kozłowske a Raczkowske (2002) ale odlišné

geomorfologické procesy zprostředkovávají podobné životní podmínky, což může zpětně determinovat rozvoj podobných typů vegetace. Směr vazeb mezi mrazovými procesy a vegetací je však v mnoha případech nejasný, protože ty samé charakteristiky půdního kopečku (např. teplotní režim, texturní vlastnosti půdy, vlhkost) kontrolují jak mrazový proces (např. kryoturbaci), tak vegetaci (Hjort a Luoto, 2009).

Hloubka nezmrzlého půdního horizontu ovlivňuje dostupnost živin pro rostlinu. Hloubka promrznání se velmi liší na různých světových stranách půdního kopečku a také mezi půdním kopečkem a úžlabím (Scott et al., 2008). Strany přivrácené ke slunci jsou vystaveny během dne díky insolaci daleko vyšším teplotám, a tedy i větší denní amplitudě teplot. Je tím tedy velmi ovlivněno prostředí, ve kterém rostliny rostou; zvláště na jaře se tak velmi liší hloubka promrzlých horizontů na různých světových stranách a s tím spojená i dostupnost vlhkosti. Rostliny na různých stranách půdního kopečku mají tak často velmi odlišné ekologické podmínky pro růst.

Mrazový proces kryoturbace ovlivňuje zejména cyklus živin, uhlíku a povrchových kontaminantů (Klaus, Becher a Klaminder, 2013). Dalšími geomorfologickými procesy vstupující do interakce s vegetací na půdních kopečcích jsou zejména: mrazový zdvih, tvorba jehlovitého ledu, tvorba segregáčního ledu, mrazové pukání či soliflukce (na ukloněném povrchu).

ad f) půdní vlhkost

Rostliny v alpinském prostředí zřídka trpí nedostatkem vody díky početným srážkám v horském prostředí, avšak právě ve vyfoukávaných místech (jako je na půdních kopečcích) podmínky s nedostatkem vody vznikají (Ellenberg 2009). Úžlabí mezi kopečky je chráněno před větrem a vysoušením, tj. je zde také patrný pokles evaporace, a je tedy místem s větší vlhkostí (Billings a Mark, 1961). Interakce mezi růstovými podmínkami v létě a dostupností vody v pozdní zimě je pravděpodobně určujícím faktorem výskytu druhů (Ellenberg, 2009). Kutikuly v orgánech rostliny s nedostatečně vyvinutou epidermis během pozdní zimy vyschnou, pokud jsou zahřívány sluncem, ale jejich kořeny jsou stále ještě ve zmrzlé půdě, odkud tudíž nemohou brát vodu (Billings a Mark, 1961).

Záleží také na velikosti a délce kořenů. Rostlina s mělkými kořeny rozloženými do šíře má výhodu při odtávání sněhu na jaře, protože vrchní vrstva půdy

odtává jako první a může se tak aktivizovat rychleji, než rostlina s hlubšími kořeny. Ta naopak vydrží déle na podzim při prvních promrzáních půdy, protože její kořeny zasahují hlouběji, kde je ještě dostatek vody v kapalném skupenství. Podle Havránka (1972 in Ellenberg, 2009) růst kořenů a možnost odebrání vody z půdy rostlinou závisí na teplotě půdy během celého roku.

Nedostatek vody obecně vede k snížení produkce biomasy a také ke snížení ochrany půdy vegetací, na což může dále navazovat zvýšená mechanická eroze a zánik části vegetace. Vlhkost a úbytek vody vypařováním jsou závislé na konkrétním vegetačním typu, který tak ovlivňuje vlhkostní poměry v kopečku (Scott et al., 2008).

3.2. Vliv vegetace na vznik a vývoj půdních kopečků

Přesný vznik půdních kopečků není dodnes zcela jasný. Jak uvádí Grab (2005a), různé hypotézy předpokládají již pre - existující topografii kopečků a nevysvětlují tak zcela jejich vznik, jiné zase objasňují vznik jen na permafrostu a ne na občasně zmrzlé půdě a obráceně (Tab. 1). Protože se však jednotlivé lokality s půdními kopečky navzájem někdy i značně liší (přítomnost / absence permafrostu, typ vegetace, typ půdy etc.), je obtížné stanovit jednotný postup, dle kterého půdní kopečky mohou vznikat a je také možné, že se tento proces mezi lokalitami může různit.

Mezi nejčastěji uváděné hypotézy vysvětlující alespoň částečně vznik půdních kopečků patří: a) hypotéza kryoexpulze klastů, b) hypotéza kryostatického tlaku, c) hypotéza buňkové cirkulace, d) hypotéza agradace materiálu v permafrostu e) hypotéza pukání povrchu a následného roztažení f) hypotéza diferenciálního mrazového zdvihu (kryoturbace) (Tab. 1). Mezi uvedenými hypotézami jsou někdy jen malé rozdíly a jsou vzájemně provázány. Další hypotézy o vzniku půdních kopečků jsou uznávány již méně autory, většinou se jedná o starší, názorově překonané práce: hypotéza zachycení sedimentu unášeného větrem pomocí vegetace (Raup 1965 in Killingbeck a Ballantyne, 2003), hypotéza selektivní eroze (Billings a mark, 1961), vznik jako rašelinné kopečky (Billings a Mooney, 1959), vznik svahovými pohyby (Ballantyne, 1986) etc.

Tab. 1 – Hypotézy vzniku vývoje půdních kopečků

| hypotéza | autoři | stručná charakteristika |
|---|---|---|
| hypotéza kryoexpulze klastů | Wasburn, 1979 (French, 2007; Van Vliet Lanoë, 1998b) | Při promrzání půdy je klast zdvižen přítomným ledem pod ním a při tání se nevrací zpět do své polohy díky úlomkům, které se pod ním nahromadí. Také se při tání může kámen usadit v odlišném úhlu. Opakovanými regelačními cykly jsou klasty „vytlačovány“ směrem vzhůru a tím vznikají některé půdní kopečky. Tento vznik je spíše výjimkou než pravidlem (Grab, 2005a) |
| hypotéza kryostatického tlaku | Washburn, 1956, 1979 | Při mrznutí činné vrstvy na permafrostu dochází k postupu mrazové fronty směrem dolů, tak i další mrazové fronty směrem vzhůru (od permafrostu), která má ale odlišnou rychlost postupu. Proto při styku těchto front mohou vzniknout akumulace („kapsy“) nezmrzlé půdy, které jsou při pokračujícím mrznutí vystaveny kryostatickému tlaku z okolí a vytěšňovány vzhůru. Tato hypotéza vysvětluje spíše vznik kryoexpulzních boulí. |
| hypotéza buňkové cirkulace | Mackay, 1980 | Nezmrzlá voda v pórech se v mrazově susceptibilních půdách pohybuje směrem vzhůru k vrchní části zmrzlé činné vrstvy a následně formuje ledové čočky. Vzhledem k tomu, že promrzlá vrstva nemá rovný povrch (ke zdvihu by docházelo v takovém případě pouze směrem vzhůru, tedy ve směru normály na danou plochu), probíhá mrazový zdvih nejen vzhůru, ale i do stran. Díky opačným zakřivením (miskovitá prohlubeň v permafrostu a elevace půdního kopečku) dochází takto k cyklické cirkulaci vody a materiálu. Prostor mezi ledovými čočkami tak ztrácí vlhkost ve prospěch ledových čoček a je díky nim stlačován a konsolidován. |
| hypotéza agradace materiálu v permafrostu | Kokejil, Burn a Tamocai (2007) | Půdu, ve které se nacházejí ledové čočky, začne kolonizovat vegetace (zejména mech). Vegetace kolonizuje primárně místa, pod kterými se nenachází ledová čočka. Tím, že se v budoucích úžlabích hromadí organický materiál, dochází k jejich izolaci a střed budoucího půdního kopečku s ledovou čočkou podstupuje větší mrazový zdvih. Pod ledovou čočkou dochází k miskovitému prohnutí permafrostu (~ pod středem budoucího půdního kopečku). Hlavním mechanismem růstu půdního kopečku je formující se led blízko povrchu. |
| hypotéza pukání povrchu a následného roztažení | Van Vliet Lanoë, Bourgeois a Dauteuil, 1998 | Vznik a následné udržování půdních kopečků je zahájeno pukáním a vytvářením trhlin v půdě díky suchu v létě. Trhliny jsou pak během zimy / časného jara roztahovány, když jsou vyplňovány vodou z tajícího sněhu. Následný vývoj půdního kopečku je podpořen půdními horizonty s rozdílnou mrazovou susceptibilitou dle konceptu Van Vliet-Lanoë (1998b), kdy dochází k průniku materiálu směrem vzhůru zejména podél zmíněných již existujících trhlin podle negativního gradientu mrazové susceptibility. |
| hypotéza diferenciálního mrazového zdvihu | Wasburn, 1979 (French, 2007; Peterson a Krantz, 2003) | Mrazový zdvih (frost heave) je převážně vertikální pohyb půdy směrem vzhůru při formování ledových čoček během mrznutí. Je způsoben 9% změnou objemu při fázové přeměně vody a při následném růstu krystalů při kryosukci (Peterson a Krantz, 2003). Diferenciální mrazový zdvih (differential frost heave) je způsoben působením mrazu a celkovou nestabilitou prostředí, zejména díky rozdílu v teplotních či vlhkostních podmínkách v půdě (Van Vliet-Lanoë, 1991; Peterson a Krantz, 2003). Tato hypotéza předpokládá, že při tvorbě ledových čoček je ještě nezmrzlý materiál stlačen a přemístěn vzhůru či do stran. Vzhledem k tomu, že oblasti s jemnozrnějšími částicemi mrznou pomaleji a obsahují více vody, než oblasti s hrubozrnějšími částicemi, dochází u nich k většímu mrazovému zdvihu (Van Vliet-Lanoë, 1998b). Při tání dochází primárně k sesedání oblastí s hrubozrným materiálem. Při opakování regelačních cyklů se postupně zvýrazňují elevace s jemnozrnějším materiálem. Van Vliet-Lanoë (1998b) tuto hypotézu rozšířila o již zmíněné horizonty s různou mrazovou susceptibilitou, které mrazový zdvih ovlivňují. Čím je větší rozdíl v mrazové susceptibilitě mezi těmito horizonty, tím rychleji dochází k deformaci (Van Vliet-Lanoë, 1991). V dnešní době bylo sestaveno již několik matematických modelů pro spočítání a simulování mrazového zdvihu (Peterson et al., 2003; Fowler, 2003; Peterson a Krantz, 2003 etc.). |

Z uvedených hypotéz je v současnosti nejvíce přijímaná hypotéza diferenciálního mrazového zdvihu (Washburn, 1979). Popis vývoje kopečku v ní je platný pro více odlišných prostředí, ve kterých se půdní kopečky nachází, a její koncept je nejvíce obecný. U ostatních hypotéz jsou většinou potřeba určité specifické podmínky kladené na charakter prostředí, kde se půdní kopečky vyskytují. Mechanismy zmíněné v ostatních hypotézách však tuto hypotézu nepopírají.

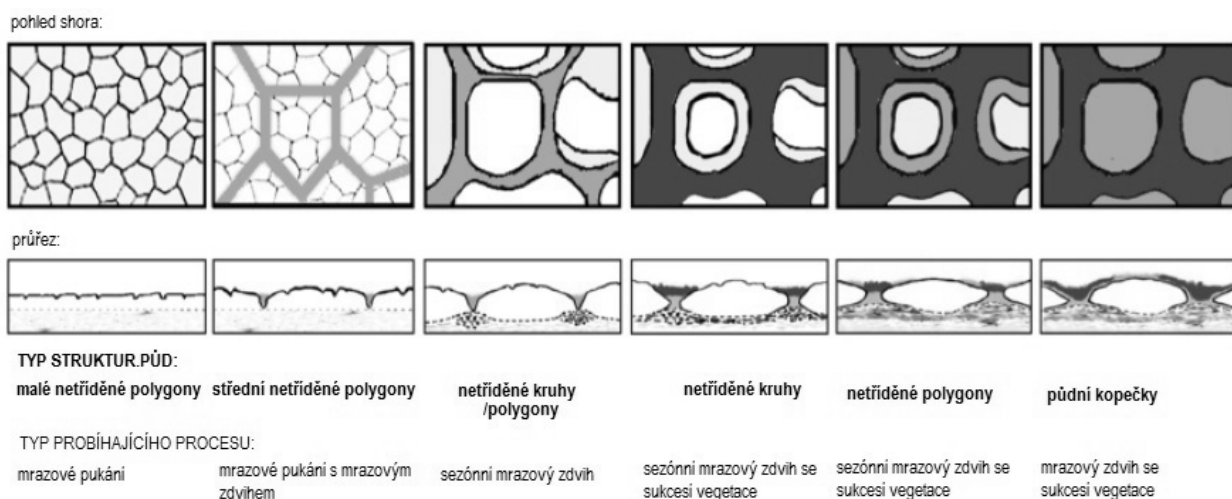
K hlavním procesům, které formují půdní kopečky, patří (Washburn 1979, French 2007, Ballantyne, 1996, Peterson a Krantz, 2003 etc.): mrazové pukání, tvorba ledových čoček a kryosukce, mrazový zdvih, změna výšky vodní hladiny a / nebo mrazová susceptibilita, kryoturbace a působení vegetace (více viz Kodříková, 2011).

Je zřejmé, že přítomnost vegetace je jednou z nutných podmínek pro vznik půdních kopečků. Vegetace a její nehomogenita způsobuje tepelné rozdíly v půdě, které napomáhají vzniku půdního kopečku (Shunke a Zoltai, 1988). V počátečním stádiu vzniku kopečku vegetace izoluje půdu pod sebou, a při působení mrazu nedochází k takovému mrazovému zdvihu jako v jejím okolí, tím pádem pomáhá předurčovat místa vzniku ledových čoček a následného půdního kopečku (Shur a Ping, 2003 in Walker et al., 2008). Někteří autoři (Kokejil, Burn a Tarnocai, 2007) naopak popisují kolonizaci vegetací až po vzniku ledových čoček. V iniciálním stádiu vzniku půdního kopečku vegetace tedy izoluje budoucí úžlabí, v konečném stádiu hraje důležitou roli při udržování tvaru půdního kopečku. Při „růstu“ půdního kopečku dodává do půdy organickou hmotu, která je důležitá pro kryoturbaci (Kade, Walker, Reynolds, 2005). Vegetace je tak klíčovým prvkem nejen při vývoji půdního kopečku, ale následně i při jeho udržování a zachování tvaru. Její funkcí je zejména ovlivňování tepelného režimu půdního kopečku – velmi dobře izoluje půdu, ale také drží jeho tvar a ovlivňuje další procesy v půdě důležité pro půdní kopeček.

S vývojem půdního kopečku souvisí i změna druhů vegetace v závislosti na probíhajících procesech v něm a jeho stáří. Lze tedy vyzorovat jednotlivá sukcesní stadia vegetace. V prostředí alpínského bezlesí či tundry je těžké oproti jiným ekosystémům dosáhnout klimaxového stadia sukcese, protože zde nejsou podmínky pro to, aby se vyvinulo vyvážené klidové stádium (Chernov a Matveyeva, 1997). I v klimaxovém stádiu dochází k poměrně velkým fluktuacím, které ale postupně mění a zpomalují svojí frekvenci. Hopkins a Sigafos (1951 in Johnson a Billings, 1962) tvrdí, že díky velkým pohybům půdy a různým disturbancím v periglaciálním prostředí nelze sukcesní stadia a následné klimaxové stádium

vegetace pozorovat, většina autorů (Haugland a Beatty, 2005; Whittaker, 1991; Anderson a Bliss, 1998; Webb, 1972 etc.) naopak různá sukcesní stádia skupin rostlin popisují.

Chernov a Matveyeva (1997), Walker et al. (2008), Walker et al. (2011) popisují různá rostlinná společenstva podél bioklimatického gradientu v tundře v Rusku a Kanadě. Podél bioklimatického gradientu se mění spolu s průměrnou červencovou teplotou (0-3°C začátek gradientu – 10-12°C konec gradientu) zastoupení a druh vegetace: od žádného či malého zastoupení pionýrskými druhy až po maturitní společenstva posledního stádia sukcese s velkou pokrvností. Zároveň se podél tohoto gradientu měnily i strukturní půdy - od netříděných polygonů s žádnou nebo sporou vegetací až k plně vyvinutým půdním kopečkům hojně porostlým vegetací (Obr. 2). Tato stádia zhruba odpovídají jednotlivým sukcesním stádiím při vývoji půdního kopečku; jak již bylo výše zmíněno, půdní kopeček se vyvíjí za přítomnosti vegetace a jedná se tedy o synergický proces (Kozłowska a Raczskowska, 2002).



Obr. 2 – Změna pokryvu vegetací na strukturních půdách podél bioklimatického gradientu (Walker, 2011), upraveno

Whittaker (1991) však spojuje charakter osídlení půdního kopečku vegetací spíše s výškou sněhové pokrývky a ne s vyvinutostí tvaru. V jeho výzkumu v Norsku (Jotunheimen, Storbreen gletschervorfeld) na větších půdních kopečkách, jejichž vrcholky jsou dříve bez sněhové pokrývky, dominuje spíše *Deschampsia caespitosa* a *Carex scopulorum*. Na menších se vyskytuje spíše *Sibbaldia procumbens* a *senecio cymbalarioides*. *Juncus drummondii* se vyskytuje na bocích velkých půdních kopečků, kdežto malé půdní kopečky osidluje celé (Whittaker, 1991).

Haugland a Beatty (2005) (ve shodě s Whittaker (1991)) uvádí, že v jejich výzkumu v Norsku (Jotunheimen) byly nalezeny 3 skupiny vegetace, které sledovaly sukcesní stádia: 1. pionýrská vegetace, 2. vegetace podmíněná sněhovou pokrývkou (snowbed vegetation¹) (Ellenberg 2009 či Walker, 2011 v této fázi uvádí kromě vegetace podmíněné sněhovou pokrývkou i travinná společenstva a 3. vřesovité druhy (heath species). Tato stádia a jejich vývoj záporně koreluje s intenzitou mrazových procesů (Haugland a Beatty, 2005). Mrazové procesy během sukcese vegetace zmenšují svou intenzitu, nejintenzivněji působí na půdu bez vegetace či půdu spoře osídlenou. Také Billings a Mark (1961) uvádí, že kolonizace strukturních půd cévnatými rostlinami je nejprve podmíněna počátečním osidlováním pionýrskými druhy (v tzv. kryptogamické vrstvě²). Ty jsou však významným druhem i v dalších sukcesních stádiích a jejich zastoupení v nich výrazně neubývá. Navíc oproti okolnímu plochému terénu, na aktivních strukturních půdách se pionýrské druhy drží déle díky probíhajícím pohybům (disturbancím). Pro iniciační stádium sukcese mohou být vhodné i kryoexpulzní boule, které představují lepší podmínky ke klíčení druhů vegetace než okolní porost (Sutton, Hermanutz, Jacobs; 2006). V posledním stádiu sukcese mají mrazové procesy malý vliv a umožňují vývoj dřevitých keříků (vřesovitých druhů) (Anderson a Bliss, 1998; Haugland a Beatty; 2005). Ellenberg (2009) uvádí, že v první fázi pionýrského stádia sukcese vznikají společenstva rostlin z vysokého procenta náhodně, poté již však v dalších fázích pionýrského stádia dochází ke kompetici (nejen mezi druhy ale i mezi kořeny a listy rostlin stejného druhu). To poté ovlivňuje selekci dalších druhů.

Se stářím a vyvinutostí půdního kopečku souvisí také odlišné vegetační osídlení různých jeho částí: na vyzrálém tvaru jsou jednotlivé druhy zastoupeny relativně rovnoměrně na všech stranách (pokud zde není další faktor jako je návětrí / závětrí), zatímco na mladém tvaru se vegetace na různých jeho částech druhově liší (Haugland a Beatty; 2005).

¹ Druhy vegetace, které jsou podmíněny takovými geomorfologickými podmínkami, které umožňují dlouhé trvání sněhové pokrývky (Tomaselli, 1991)

² Cryptogamic crust = organicky bohatá svrchní vrstva půdy, která je tvořena zejména zde žijícími organismy (cyanobakterie, řasy, lišejníky, mechy) a její částice jsou k sobě spojeny zejména organickým materiálem (USGS [online], 2013)

3.3. Vliv vegetace na charakteristiky půdních kopečků

Geomorfologické působení *biotické složky – vegetace* lze dle procesu členit na biozvětrávání, bioerozi, biokonstrukci, biotransformaci, biostabilizaci a bioprotekci (Naylor et al., 2002). Biozvětrávání a bioeroze znamená zejména vztah bioty na zvětrávání a erozi hornin a minerálů, biotransformace se zabývá vlivem bioty na chemickou transformaci; pojmy biokonstrukce, biostabilizace a bioprotekce se vyvinuly přímo ze zkoumání geomorfologických tvarů porostlých vegetací (Naylor et al., 2002). Tyto procesy lze dále dělit na aktivní a pasivní tvary.

Aktivní složka bioeroze zahrnuje přímé zvětrávání - rozrušování materiálu a jeho posun, pasivní forma zahrnuje biologické procesy, které zabraňují ochraně materiálu, a tudíž nepřímo podporují erozi. Naproti tomu biokonstrukce erozi redukuje a přítomná vegetace podporuje akreci a konsolidaci materiálu. Redukce eroze probíhá od mikroskopických biofilmů (například lišejníky / mechy izolující půdu) až po větší měřítka v podobě ekosystémů, které zabraňují erozi sedimentů (Naylor et al., 2002). Do celého procesu dále vstupují také složky anorganických částí interakce, jako je eroze, transport a sedimentace díky endogenním a exogenním procesům.

Hlavními výsledky působení vegetace, které jsou součástí zmíněných procesů na půdních kopečkách, jsou: a) tepelná izolace půdních kopečků, b) stabilizování tvaru půdních kopečků c) vliv na půdu půdního kopečku a d) vliv na vlhkost půdního kopečku.

ad a) tepelná izolace půdních kopečků

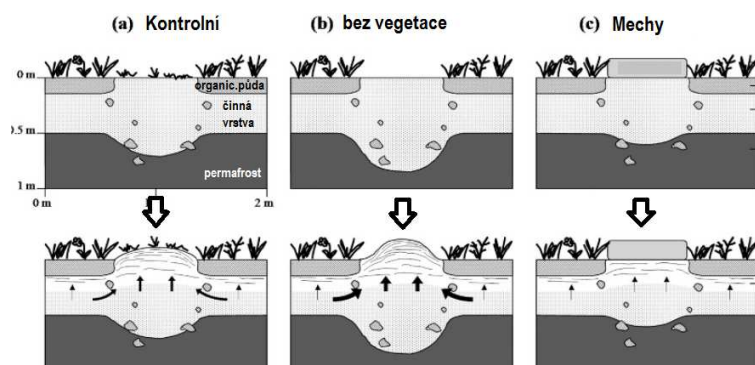
Přítomnost vegetace ovlivňuje zejména fyzikální vlastnosti povrchu, hlavně průnik tepla a vlhkosti, což ovlivňuje jak kvantitu, tak kvalitu geomorfologických procesů, jako je urychlení / zpomalení zvětrávání (Howard a Mitchell, 1985), intenzita promrzání, tvorba jehlového ledu či mrazových trhlin (Tremel a Křížek, 2006), či tvorba kryoexpulzních boulí (Křížek, Tremel a Engel, 2010a).

Nejdůležitějším faktorem způsobeným vegetací je její efekt na teplotní režim půdy v létě (Walker et al., 2011). Čím vyšší a hustější porost, tím je půda více izolována. Ochlazující účinek vegetace je tím větší, čím mocnější je vrstva živých mechů a lišejníků či organický horizont, naopak málo jej ovlivňuje celková přítomná suma biomasy (Walker, 2008). Je to dáno pravděpodobně tím, že je velký rozdíl

v hustotě jednotlivých vrstev mechů a lišejníků oproti travnaté či keříčkovité vegetaci (Walker, 2008). Například ale travnatá společenstva *Eriophorum vaginatum* nebo *Carex bigelowii* velmi dobře stíní půdní kopeček a zabraňují působení přímé radiaci od slunce (Walker et al., 2011). V zimě takovou roli vegetace nehraje, daleko důležitější je sněhová pokrývka, která zastává podobnou roli jako vegetace v létě – izoluje půdní kopeček.

Mechy jsou jedním z hlavních druhů, které ochlazují půdu (Kade a Walker, 2008; Peterson et al., 2003). V porovnání s ostatními druhy snižují průměrnou teplotu půdy během roku až o několik desetín stupňů celsia (studie s mechem *Sanionia*, v porovnání s *Usnea*) (Guglielmin, Cynan a Cannone, 2008). Oproti místům bez vegetace má půda kolonizovaná mechy vyšší vlhkost a tím pádem vyšší tepelnou vodivost, což znamená větší časové prodloužení při tání ledových čoček v půdě (Guglielmin, Cynan a Cannone, 2008).

Kade a Walker (2008) ve výzkumu půdních kopečků na permafrostu uvádí, že půda pod mechy neroztává do takové hloubky. Méně mocná činná vrstva půdy pak neumožňuje takový vývoj ledové čočky a následného mrazového zdvihu, tím pádem mechy redukuje i mrazový zdvih (Obr. 3). Oproti kontrolnímu stanovišti, kde bylo běžné množství vegetace, se místo s povrchem bez vegetace zdvihlo v průměru o 25% více a místa pokrytá mechy v průměru o 50 % méně.



Obr. 3 – Mrazový zdvih na základě vegetačního pokryvu; velikost šipky odpovídá množství přemístěného materiálu (Kade, Walker 2008), upraveno

Naopak kořenový systém vegetace může mít na půdní kopeček opačný účinek. Obzvláště větší a silnější kořeny mohou narušit izolační vrstvu vegetace a rozvolnit

půdu tak, že dochází naopak k větší tepelné výměně půdního kopečku s okolím (Trembl a Křížek, 2006).

ad b) stabilizování tvaru půdních kopečků

Znatelně stabilnější je povrch půdy s vegetací, bez vegetace je půda velmi nestabilní (Kade a Walker, 2008). Vegetace redukuje mrazový zdvih, na holých místech se naopak snadno vytváří jehlovitý led, který dále narušuje půdu. Takto narušená místa na povrchu pak mohou zabraňovat růstu rostlin či zpožďovat jejich sukcesi. Jsou osídlena hlavně lišejníky, malými mechy či cévnatými rostlinami, které se udržují zejména ve škvírách a prohlubních, aby vydržely pohyby půdy a další malé disturbance (Kade a Walker, 2008). V některých případech se takové místo může stát vhodným pro regenerování určitého jiného druhu, který má tak možnost se znovu v nice uchytit. Ve výzkumu Kade a Walkera (2008) trvalo 3 roky, než se vyvinul dostatečně pevný a silný kořenový systém u trav na půdních kopečcích na to, aby nebyla jejich semena či ony samy porušeny pohyby půdy.

Postupnou stabilizaci půdních kopečků lze pozorovat i prostřednictvím sukcesních stádií vegetace. Keříčkovité druhy, které se objevují v posledním stádiu sukcese, jsou méně tolerantní k disturbancím než fibrózní kořenový systém pionýrských druhů (Haugland a Beatty; 2005). Při objevení zralého stádia sukcese je již půdní kopeček dobře stabilní, aby zde takové druhy mohly růst. Čím větší počet cévnatých rostlin na půdním kopečku, tím je zde stabilnější prostředí s menším mrazovým zdvihem a disturbančními jevy (Anderson a Bliss, 1998).

Tarnocai a Zsoltai (1978) popisují větší přítomnost mechů a lišejníků v okolí půdních kopečků a v úžlabí, než na samotných půdních kopečcích (výzkum Mackenzie valley, Kanada). Na tělesu půdního kopečku je vyvinut hlubší kořenový systém vyšších rostlin, zatímco v úžlabích se mají tendenci usazovat mechy s mělčími kořeny (Tarnocai a Zsoltai, 1978). Na jiné lokalitě (výzkum na Old man range Nový Zéland) však je vegetace zastoupena na vrcholcích kopečků spíše mechy, v úžlabích se objevují rostliny vyššího vzrůstu či malé keříky (Mark, 1994). Tento rozdíl může být způsoben již zmíněnými rozdílnými sukcesními stádii půdních kopečků a také faktem, že prvně zmíněná lokalita se nachází na permafrostu, kdežto druhá na občasně zmrzlé půdě.

ad c) vliv na půdu půdního kopečku

Organická hmota (zbytky rostlin) hraje důležitou roli při vzniku kopečků. Vegetace ovlivňuje vlastnosti půdy půdního kopečku nejen kvantitativně ale i kvalitativně. Ovlivňuje její mrazovou susceptibilitu, charakter promrzání, mění pH, prokypřuje půdu kořeny, ovlivňuje schopnost vést vodu či drsnost povrchu při plošném splachu (Walker et al., 2008)

Mechy nevytváří tak bohatou organickou hmotu díky stavbě těla rostliny, ale i díky tomu, že mají relativně vysoký poměr C / N a tím je způsoben dlouhý čas dekompozice, naproti tomu trávy (graminoidy³), které rostou na kopečcích, mají nízký poměr C / N a tím i krátký dekompoziční čas (Biasi et al., 2005).

Rozdíly v mikroklimatu způsobené kopečkovým reliéfem se podílejí na zvýšení mineralizace dusíkem a jeho snadnější dostupnosti ve vrcholcích půdních kopečků v porovnání s úžlabími (Biasi et al., 2005). Navíc mechy mohou mineralizaci a cyklus dusíku zpomalovat, naopak graminoidy na půdních kopečcích zrychlovat. Zpomalování těchto procesů v mechových porostech nastává díky hojným antimikrobiálním látkám v jejich stélce (Biasi et al., 2005). Nižší teplota a vyšší vlhkost v úžlabích snižují mikrobiální aktivitu (Biasi et al., 2005).

Vegetace ovlivňuje půdu na půdním kopečku okyselením zejména v posledním stádiu sukcese, kdy je umožněn vývoj i dřevitým keříkům a je zvýšeno osidlování acidofilními druhy (Anderson a Bliss, 1998; Haugland a Beatty; 2005).

ad d) vliv na vlhkost půdního kopečku

Vegetace může ovlivnit hydrologické poměry zachytáváním mlžných srážek a tím přísunu vody k povrchu, zachytáváním sněhových srážek a převívavého sněhu, evapotranspirací, zpomalením tání sněhu, zpomalením povrchového odtoku, ovlivňováním rychlosti vsaku vody (Culek, 2011). Např. silné prokořenění brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*) umožňuje dostat se vodě do hlubších horizontů a

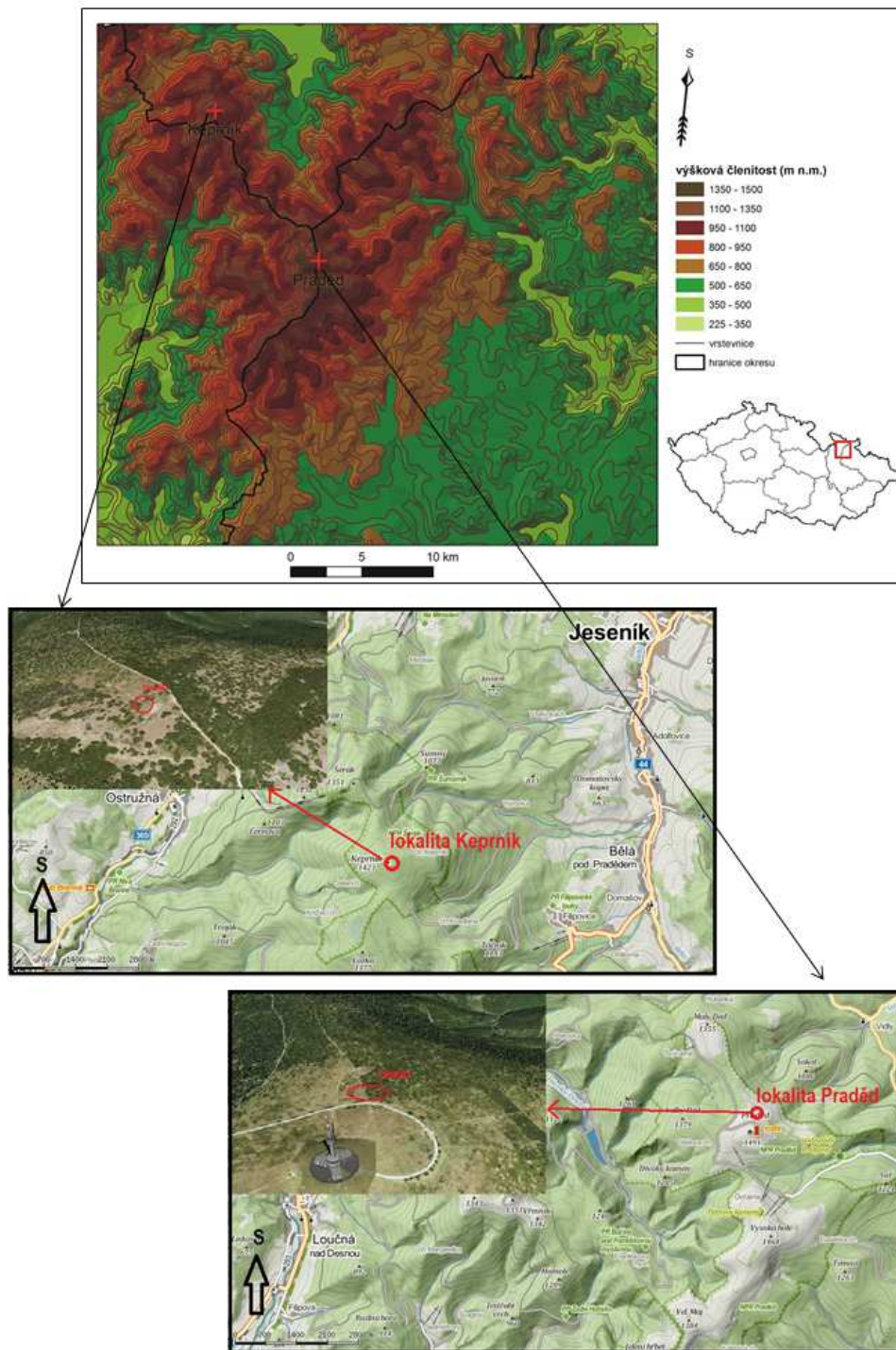
³ Anglicky *graminoids*; pod tento název se většinou řadí jak pravé trávy (lipnicovité), tak i travám podobné rostliny z jiných čeledí (např. ostřice)

působí jako zvýšená retenční kapacita pro půdní vodu (Vavříček a Pecháček, 2011). Vlhkost půdního kopečku velmi souvisí s vlastnostmi samotné půdy (viz ad c)). V úžlabí kopečků se častěji objevují mechy, zatímco půdní kopečky samotné jsou porostlé většinou trávou a vyššími rostlinami. Mechy, které se častěji drží v úžlabí (Tarnocai a Zsoltai, 1978; Kozłowska a Raczkowska, 2002), zadržují vlhkost a izolují, centra půdních kopečků jsou sušší a teplejší. Také hustý pokryv cévnatých rostlin může udržet půdní vlhkost, vlhkost se drží i u jejich kořínků (Anderson a Bliss, 1998).

4. VYBRANÉ FYZICKOGEOGRAFICKÉ CHARAKTERISTIKY LOKALIT NA KEPRNÍKU A NA PRADĚDU

4.1. Vymezení studovaných lokalit

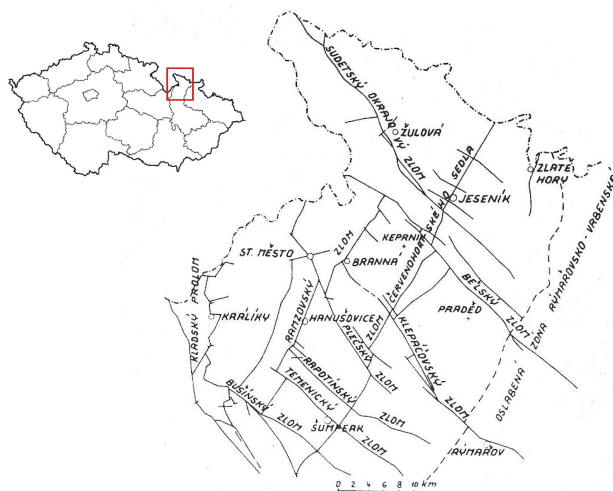
Studované lokality se nacházejí v pohoří Hrubý Jeseník. Lokalita na Keprníku se nachází přímo na jeho vrcholové plošině ($50^{\circ} 10' \text{ s.š.}$; $17^{\circ} 06' \text{ z.d.}$; 1423 m n.m.) a lokalita na Pradědu (v literatuře nazývána také jako Tabulové skály (Křížek, Tremel, Engel 2005)) se nachází na jeho severním úbočí ($50^{\circ} 04' \text{ s.š.}$; $17^{\circ} 13' \text{ z.d.}$; 1468 m n.m), cca 260 m vzdušnou čarou severním směrem od vysílače na Pradědu (Obr. 4). K dalším lokalitám půdních kopečků v tomto pohoří patří: Červená hora, severní úbočí Petrových kamenů či Větrná louka (Křížek, Tremel a Engel, 2005). Obě lokality leží v CHKO Jeseníky; Keprník náleží do NPR Šerák – Keprník a Praděd do NPR Praděd.



Obr. 4 – Širší okolí Keprníku a Prácheňu (topografický podklad google earth, Google 2013; mapy.cz, Seznam.cz a.s., 2014)

4.2. Geologická charakteristika

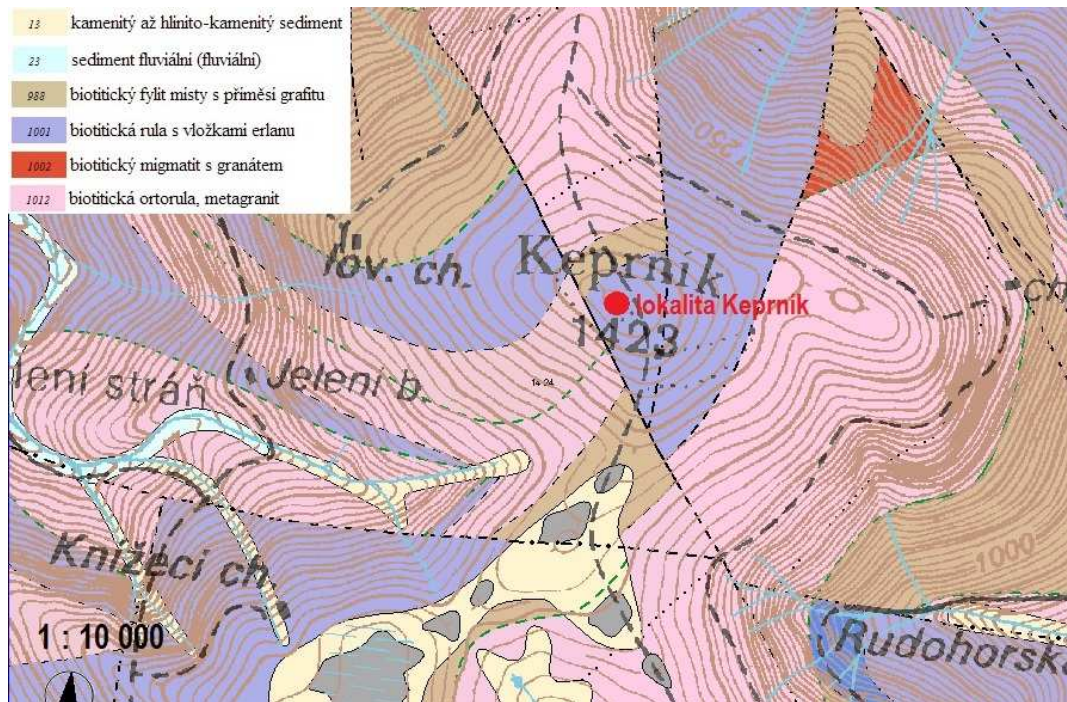
Jádro Silesika tvoří dvě výrazné klenbové struktury – desenská (zde se nachází Praděd) a keprnická (zde se nachází Keprník), které jsou tvořeny několika podélnými poruchami ve směru SV-JZ, které jsou vzájemně odděleny Červenohorským sedlem (Demek a Kříž, 1994) (Obr. 5). Jednotlivé klenby jsou rozděleny příčnými a podélnými zlomy, které pochází již z kaledonské orogeneze a až do kvartéru byly opakovaně oživovány (Pouba a Mísař, 1961). Hrubý Jeseník byl vytvořen během variské orogeneze, již koncem prvohor ale byl postupně snižován denudační činností a od svrchní křídy až po oligocén zde byla parovina (Pouba a Mísař, 1961). Ve třetihorách vlivem alpské orogeneze došlo k pohybům podél již zmíněných zlomů a celá kra Hrubého Jeseníku byla vyzdvižena proti kře Nížkého Jeseníku. Badura et. al (2007) uvádí nejméně pět etap výzdvihu: ve spodním pleistocénu tektonické zdvihy dosahovaly 60 – 70 m, od středního po svrchní pleistocén byl výzdvih podél Sudetského okrajového zlomu pravděpodobně 60 – 80 m. Ve svrchním pleistocénu jsou maximální výzdvihy odhadnuty na 20 – 35 m a post-Sálský výzdvih dosahoval v horských oblastech maximálně 25 m.



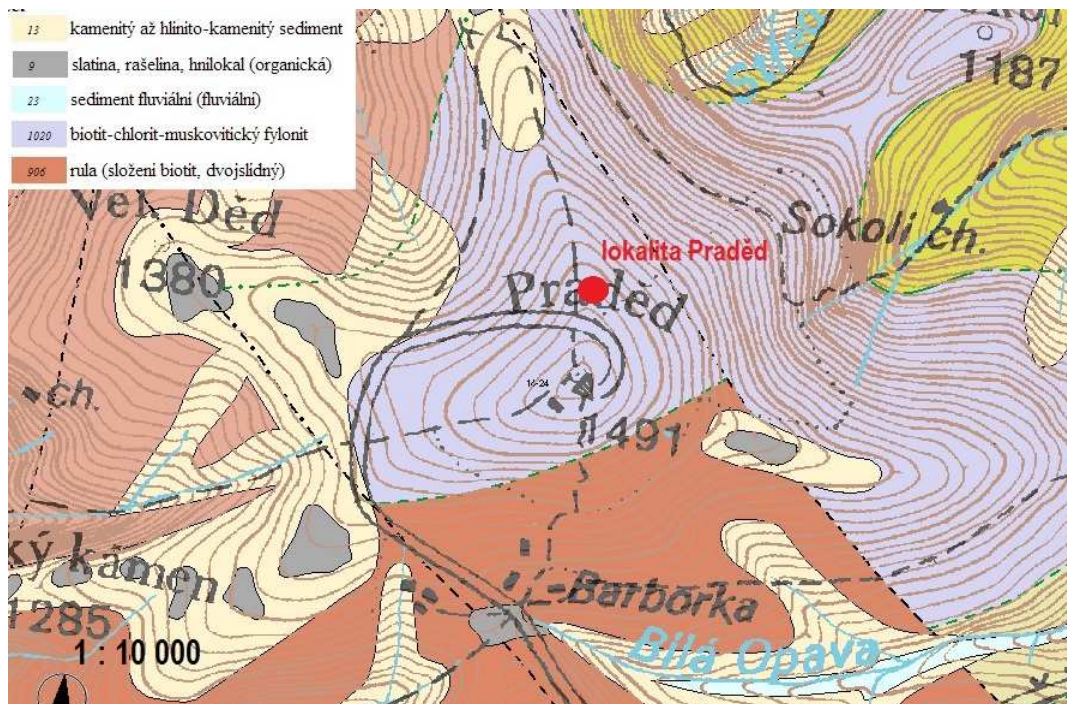
Obr. 5 - Hlavní zlomy v širším okolí Keprníku (Demek a Kříž, 1994), upraveno

Jádro keprnické klenby je tvořeno proterozoickými horninami typu pararul, kvarcitů, erlánů, migmatitů, obal je budován rulami a svory (Obr. 6) (Demek a Kříž, 1994). Nejvíce jsou v keprnické klenbě rozšířené biotické a bioticko-muskovitické ortoruly, které vznikly postupnou granitizací původních kyselých intruzivních hornin a často obsahují velké

vyrostlice draselných živců (Demek a Novák, 1992). Na lokalitě Praděd se vyskytují krystalické silikátové horniny desenské klenby a jejího obalu (migmatity, ruly, svory, metakvarcity, hlavně fylity, v břidlicích křemenné vložky (Obr. 7) (Demek a Kříž, 1994).



Obr. 6 – geologické poměry na lokalitě Keprník (geologické mapy ČGS [online], 2013), upraveno



Obr. 7 – Geologické poměry na lokalitě Praděd (geologické mapy ČGS [online], 2013), upraveno

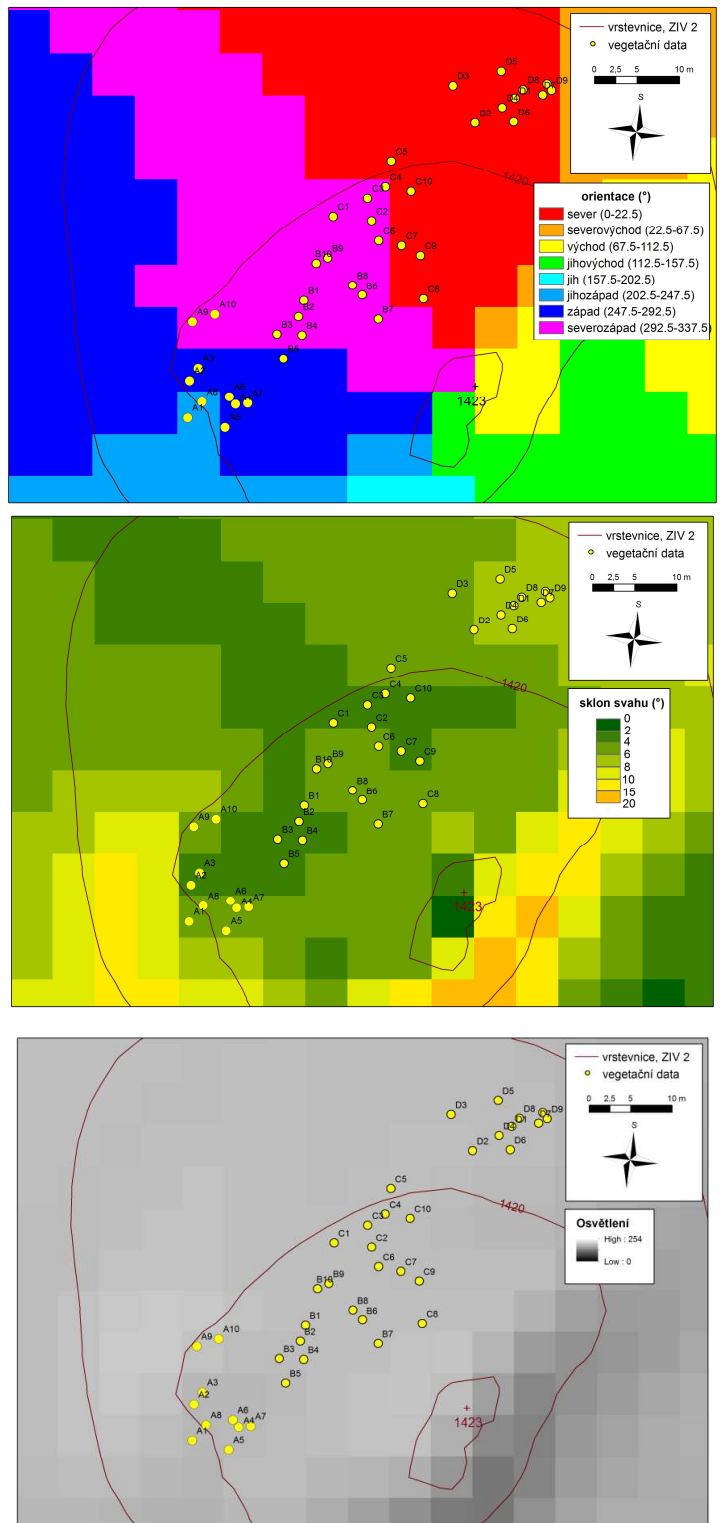
4.2. Geomorfologická charakteristika

Pohoří Hrubý Jeseník obecně vyniká značně členitým reliéfem a stupňovitou stavbou (Demek a Kříž, 1994). Studované lokality se nachází v podcelcích Pradědská a Keprnická hornatina (Tab. 2). Lokalita na Keprníku se nachází na svahu se sklonem do 4° a orientovaném na západ, severozápad a sever (Obr. 8). Vrcholová část Keprníku má charakter plochého mírně ukloněného zarovnaného povrchu, kde se nachází strukturně podmíněné tory a mrazové sruby (Křížek, 2012). Jedná o kvartérní zarovnaný povrch vzniklý za přítomnosti permafrostu v chladných obdobích pleistocénu (Demek, 1971). Lokalita na Pradědu se nachází na severním svahu se sklonem 6 – 10° (Obr. 9).

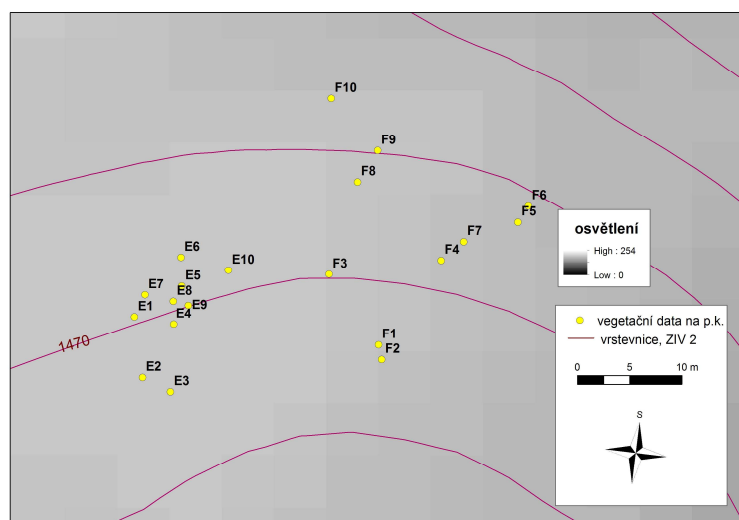
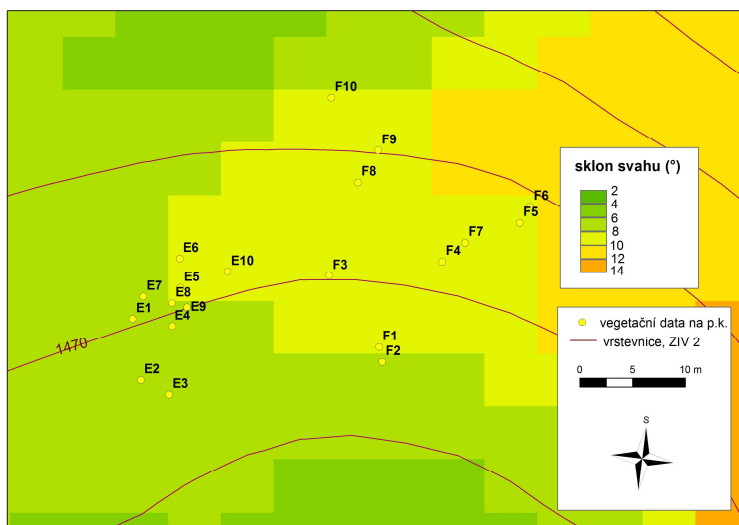
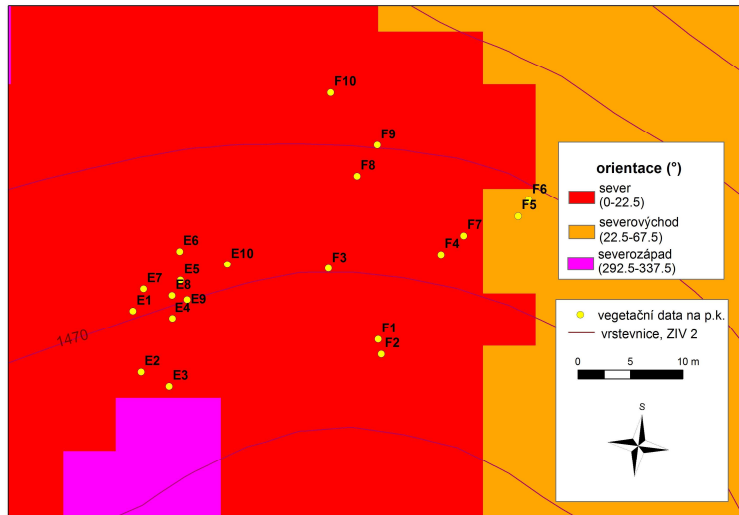
Během pleistocénu se Hrubý Jeseník nacházel v předpolí ledovce. Ve vrcholových částech Hrubého Jeseníku došlo ke vzniku tvarů podmíněných působením periglaciálního klimatu (Prosová, 1958). Kromě půdních kopečků lze zde v okolí obou lokalit nalézt např. mrazové sruby; z dalších geomorfologických tvarů jsou to soliflukční proudy, putující bloky a blokovobahenní proudy, tzv. mury (Demek a Novák, 1992; Demek et al., 1987; Křížek, 2007; Gába, 1992). Skalní podloží leží na studovaných lokalitách blízko povrchu, což dosvědčují přirozené výchozy zdejších hornin (Demek a Kříž, 1994). Skalní výchozy jsou představovány strukturně podmíněnými mrazovými sruby (okraje vrcholové plošiny) a tory.

Tab. 2 – Zařazení studované lokality do systému geomorfologických jednotek (Demek et al., 2006)

| geomorfologické jednotky | |
|--------------------------|---|
| system | Hercynský |
| provincie | Česká vysočina |
| subprovincie | Sudetská soustava |
| oblast | Jesenická oblast |
| celek | Hrubý Jeseník |
| podcelek | Keprnická hornatina / Pradědská hornatina |



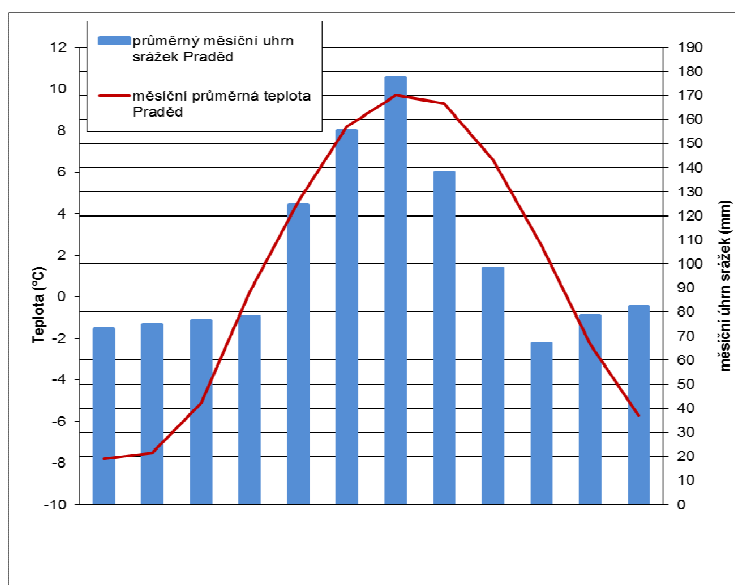
Obr. 8 – Orientace, sklon svahu a osvětlení lokality Keprník; (lokality vymezena body s vegetačními daty)



Obr. 9 - Orientace, sklon svahu a osvětlení lokality Praděd; (lokality vymezena body s vegetačními daty)

4.3. Klimatická charakteristika

Pohoří Hrubý Jeseník se řadí do přechodné oblasti kontinentálního a oceánského typu podnebí v mírném klimatickém pásu. Obě studované lokality se nacházejí ve vrcholových partiích hřbetu a tím je značně ovlivněn chod meteorologických prvků, které se zde často a rychle mění. Dle Quittovy klimatické klasifikace (1971) je oblast zařazena do chladné oblasti CH 4. Ta má dle Tolasze et al. (2007) počet letních dnů 0 – 20, počet dní s průměrnou denní teplotou vyšší než 10°C 80 – 120, mrazových dní 160 – 180 a ledových dní 60 – 70. Nejteplejší je měsíc červenec a nejchladnější leden či únor (Obr. 10). Na srážky je nejbohatší měsíc červenec, nejchudší únor. Průměrně je zde 200 dnů se srážkami (Demek a Kříž, 1994). V létě převládají srážky od S a SZ směru, v zimě při změně vzdušného proudění mají vyšší srážkové úhrny návětrné Z a JZ svahy. U lokality na Keprníku je nejbližší meteorologická stanice na Šeráku, vzdálená vzdušnou čarou cca 1,8 km, která je v provozu od roku 2004. Průměrná roční teplota za období červen 2004 – červen 2014 byla 3,36°C a průměrný roční úhrn srážek 1137,3 mm (NOAA [online], 2013). Cca 260 m vzdušnou čarou vzdálená meteorologická stanice na vrcholu Pradědu od samotné lokality Praděd fungovala v letech 1947 – 1997. Průměrná roční teplota z těchto let byla 1,17°C a průměrný roční úhrn srážek 1225,2 mm (NOAA [online], 2013). Praděd je jedním z míst s nejčetnějším výskytem mlh v České republice (průměrně 280 dnů ročně) (Tejnská a Tejnský, 1972).



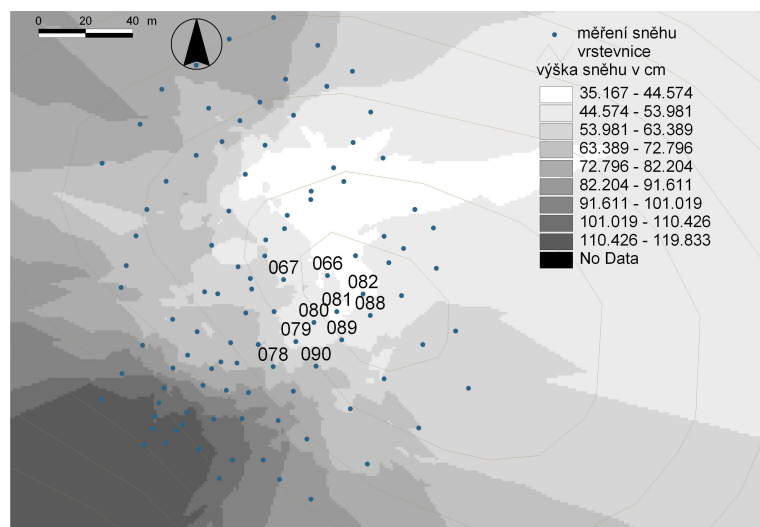
Obr. 10 – Klimatické charakteristiky stanice Praděd 1947 – 1997 (NOAA [online], 2013)

Vítr má velký vliv na obou lokalitách na ukládání sněhové pokrývky. Orientace a tvar svahu výrazně ovlivňuje výšku sněhové pokrývky (Culek, 2011). Dle Jeníka (1961) jsou lokality ovlivňovány anemo-orografickými systémy Branné (Keprník) a Desné (Praděd). Vodící údolí anemo-orografických systémů v Hrubém Jeseníku jsou však často klikatá a pod velkým úhlem na převládající směr větru, proto zde anemo-orografický systém není tak účinný, jako v Krkonoších (Banaš et al., 2010). Převládající směr větru v zimě a tudíž rozhodující pro ukládání sněhové pokrývky byl určen Tomášem Uxou dle vlajkových forem stromů na lokalitě Keprník 243° a na lokalitě Praděd 252°. Průměrná denní rychlost větru na lokalitě Keprník (za období 2004 – 2014) je 22,07 km/h (NOAA [online], 2013). Na Pradědu je průměrná denní rychlost větru (za období 1947 – 1997) 29,11 km/h (NOAA [online], 2013). Údaje pro rychlost větru mohou být přímo na lokalitě mírně odlišné, protože zejména u větru záleží velmi na konfiguraci reliéfu a například vrcholová část Pradědu je více vystavena větrnému proudění než samotná lokalita s půdními kopečky na Pradědu se severní orientací. Na části lokality Praděd jsou účinky větru na půdní kopečky zmírněny přítomností borovice kleč (*Pinus mugo*). Praděd je stanicí s druhou nejvyšší průměrnou rychlostí větru v ČR (8,46 m/s). Oblast Hrubého Jeseníku má největší průměrné rychlosti větru v zimě (Sobíšek 2000 in Culek 2011). Pokud vanou slabší větry (které během roku převládají), mají směr západní, avšak velmi silné větry vanou většinou od jihozápadu až jihu (Tejnská a Tejnský 1972).

Sněžení se může objevit během kteréhokoliv měsíce v roce (Demek a Kříž, 1994). Charakteristiky sněhové pokrývky jsou na obou lokalitách podobné (Tolasz et al., 2007) (Tab. 3). Sněhová pokrývky, zejména na lokalitě Keprník, je vystavena silnému vyfoukávání a vítr má velký vliv na její nerovnoměrné rozmístění (Křížek, 2012). Množství sněhu na návětrném a závětrném svahu není příliš rozdílné díky tvaru vodících údolí orografických systémů (Culek, 2011). Rozložení sněhové pokrývky ale také velmi závisí na orientaci sněhonosného větru (Culek, 2011). Ve vrcholové části Keprníku, u skalního výchozu na jeho západní a severní straně, je výška sněhové pokrývky nejmenší (Razáková, nepublikováno) (Obr. 11).

Tab. 3 – Průměrné charakteristiky týkající se sněžení a sněhové pokrývky; (Tolasz et al., 2007)

| | Keprník | Praděd |
|--|--------------|--------------|
| průměrný sezónní počet dní se sněžením | více než 100 | více než 100 |
| průměrný sezónní počet dní se sněhovou pokrývkou | více než 160 | více než 160 |
| průměr sezónních maxim výšky sněhové pokrývky (cm) | 100 - 150 | více než 150 |
| průměr sezónních maxim vodní hodnoty sněhové pokrývky (mm) | více než 300 | více než 300 |
| průměrné datum první sněhové pokrývky | před 20.10. | před 20.10. |
| průměrné datum poslední sněhové pokrývky | po 10.5. | po 10.5. |



Obr. 11 - Výška sněhové pokrývky ve vrcholové části Keprníku (Křížek, 2012); situace ze dne 11.3. 2009

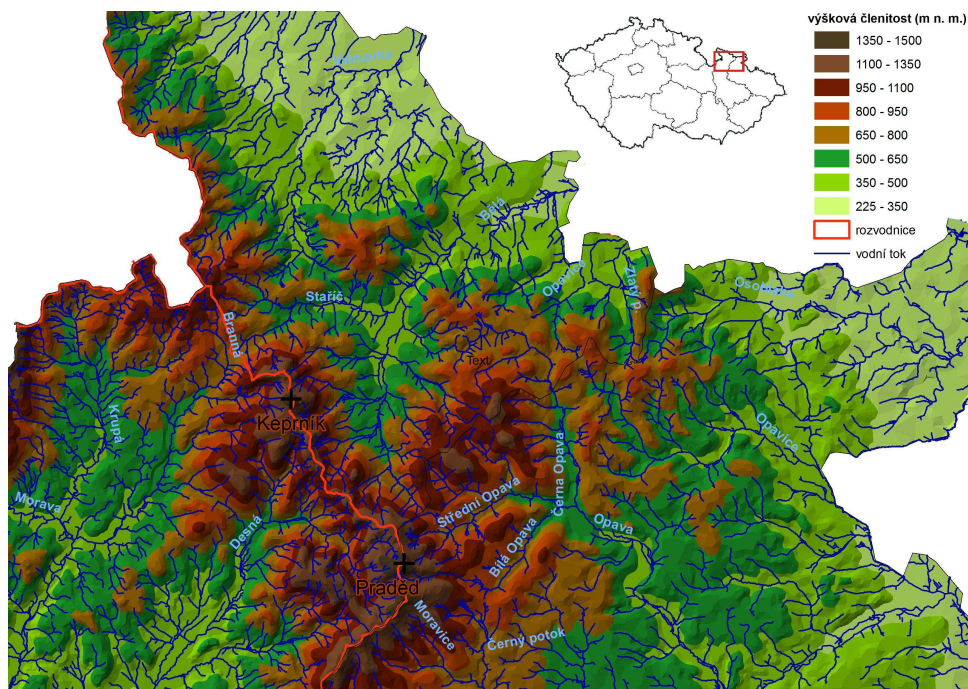
4.4. Hydrologická charakteristika

Hrubý Jeseník patří k úmořím Baltského moře (povodí Odry) a Černého moře (povodí Moravy). Z Ramzovského sedla přes Šerák a Keprník probíhá rozvodnice, která pokračuje na Červenohorské sedlo a přes Malý a Velký Jezerník k Pradědu; odtud vede směrem na jih přes Vysokou holi, Kamzičnick a Velký Máj k sedlu Skřítek (Obr. 12).

Z Keprníku odtéká voda na západě Klepáčským potokem, který je levostranným přítokem Branné (povodí Moravy). Východní svah je odvodňován Rudohorským potokem, který je pravostranným přítokem Keprnického potoka, který sám odvodňuje severní stranu Keprníku. V Bělé pod Pradědem se vlévá do Bělé.

Praděd je ze severozápadu odvodňován Česnekovým potokem, který Česnekovým dolem ústí do dolní nádrže Dlouhých strání. Z jihovýchodní strany odtéká směrem k východu Bílá Opava, která je pravostranným přítokem Opavy. Ze severovýchodu odtéká asi z 1300 m

n.m. Sokolí potok a o pár stovek výškových metrů níže i Videlský potok. Vlévají se do Střední Opavy, která se vlévá u Železné do Bílé Opavy.

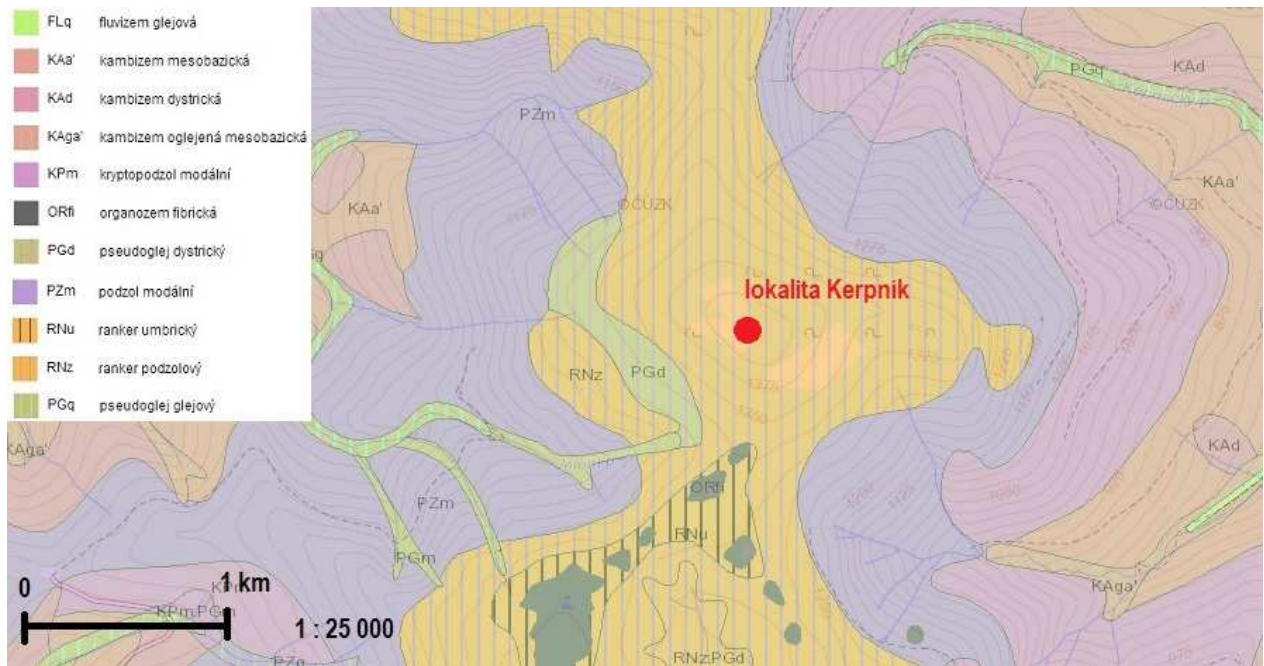


Obr. 12 – Hydrologické poměry širšího okolí Keprníku; červená čára znázorňuje rozvodnici Moravy a Odry (Kodříková, 2011)

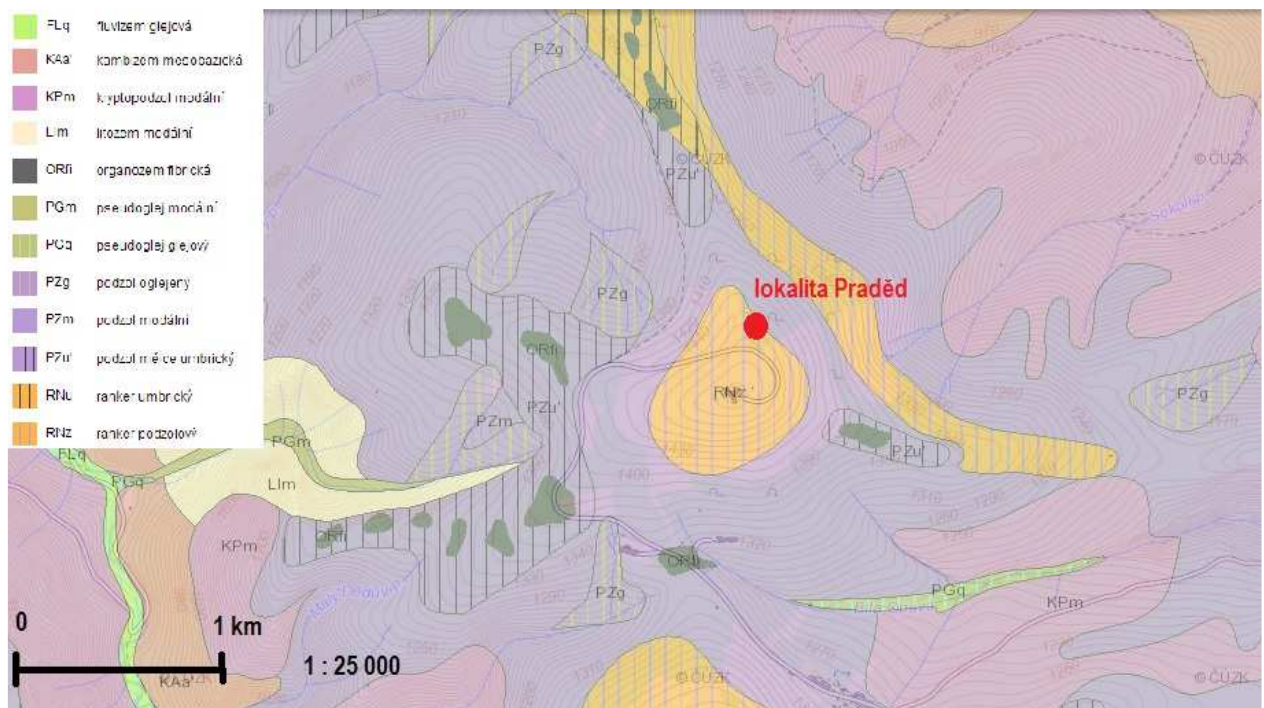
4.5. Půdní poměry

Z hornin krystalinika je tvořen půdotvorný substrát. Půdy na těchto lokalitách často vykazují alespoň malý stupeň podzolizace s kyselou až silně kyselou reakcí a malou sorpční kapacitou (půdní mapy ČGS [online], 2012).

Půdní typ na Keprníku byl klasifikován L. Šefrnou in Vejrostová (2009) jako kryptopodzol (dle půdních map ČGS [online] (2012) ranker podzolový (Obr. 13)). Je zde velké zastoupení zrnitostní frakce menší než 2 mm a půda je tedy mrazově susceptibilní (Křížek, Treml, Engel, 2005) a má také nízké pH kolem 3,5 (Vejrostová, 2009). Půdy jsou zde humuso- železité, místy zamokřené a zrašelinělé (Banaš et al., 2010). Půdní horizonty v některých půdních kopečcích jsou kryptoturbované (Křížek, Treml, Engel, 2005). Půdy na Pradědu jsou podobné jako na Keprníku, tedy opět mrazově susceptibilní a jako půdní typ je zde zastoupeny ranker podzolový / kryptopodzol (Obr. 14) (půdní mapy ČGS [online], 2012).



Obr. 13 - Půdní poměry širšího okolí Kerpníku (půdní mapy ČGS [online], 2012), upraveno



Obr. 14 – Půdní poměry širšího okolí Pradědu (půdní mapy ČGS [online], 2012), upraveno

4.6. Flóra

Z hlediska biogeografie patří lokality do hercynské podprovincie, do Jesenického bioregionu. V tomto bioregionu se vyskytuje hercynská horská fauna montánního a subalpínského stupně a zbytků vrchovišť (Culek et al., 2005). Obě lokality se nachází nad horní hranicí lesa. V současnosti je průměrná výška hranice lesa v Hrubém Jeseníku 1302 m n. m. (Treml a Banaš, 2005). Na Keprníku vystupuje alpínská hranice lesa na JZ svahu, až do 1380 m n. m., směrem na východ klesá do 1320 m n. m., na severovýchodním svahu probíhá v rozmezí 1320 – 1270 m n. m. a pak postupně severní stranou opět stoupá k nejvyššímu bodu (Banaš et al., 2001). Horní hranici lesa tvoří horské klimaxové smrčiny, vedle smrku ztepilého *Picea abies* se zde ojediněle vyskytuje také jeřáb ptačí *Sorbus aucuparia* (Treml a Banaš, 2005).

Na obou lokalitách v nejvyšších bezlesých polohách na silně deflačních alpínských trávnicích se vyskytuje vegetace tříd *Juncetea trifidi*, *Mulgedio-Aconitetea* a *Salicetea herbaceae* (Chytrý et al. 2010). Dle Chytrého et al. (2010) je z biotopů alpínského bezlesí na lokalitách možné najít:

A1 – Alpínské trávničky: nízké porosty dosahující maximální výšky do 25 cm, V bylinném patře jsou nejvíce zastoupeny traviny tvořící trsy nebo kompaktní porosty (*Avenella flexuosa* (metlička křivolaká), *Festuca supina* (kostřava nízká), *Juncus trifidus* (sítina trojklaná), *Nardus stricta* (smilka tuhá)), v menší míře i keříčky (*Vaccinium myrtillus* (brusnice borůvka) a *Vaccinium vitis-idaea* (brusnice brusinka)). Přítomny jsou i další bylinné druhy (*Carex bigelowii* (ostřice Bigelowova), *Solidago virgaurea* (zlatobýl obecný) atd). Alpínské trávničky se dělí na A1.1 vyfoukávané alpínské trávničky (porosty *Festuca supina* (kostřava nízká) a *Avenella flexuosa* (metlička křivolaká)) a A1.2 zapojené alpínské trávničky (*Nardus stricta* (smilka tuhá)). Zapojené alpínské trávničky charakterizují méně extrémní stanoviště, která jsou v zimě chráněná mocnější sněhovou pokrývkou.

A2 – Alpínská a subalpínská vegetace: druhově chudé porosty nízkých keříčků *Vaccinium vitis-idaea* (brusnice brusinka) a *Vaccinium myrtillus* (brusnice borůvka), *Calluna vulgaris* (vřes obecný) a *Empetrum hermaphroditum* (šicha oboupohlavná). Tento biotop zahrnuje A2.1 alpínská vřesoviště a A2.2 subalpínskou brusnicovou vegetaci.

A3 – Sněhová výležiška: Druhově chudé rozvolněné porosty dosahují výšky kolem 20 cm. Tvoří je především *Nardus stricta* (smilka tuhá), *Deschampsia caespitosa* (metlice

trsnatá), *Anthoxanthum odoratum* (tomka vonná), *Avenella flexuosa* (metlička křivolaká). Tato vegetace má výrazný fenologický posun; k metání trav dochází až v druhé půli srpna.

A7 – Kosodřevina: Vytváří zapojené porosty až do výšky 2 m.

Významným činitelem ovlivňujícím mikroklimatické podmínky vrcholových částí Vysokých Sudet je v Hrubém Jeseníku nepůvodní *Pinus mugo* (borovice kleč), která značně ovlivňuje i samotné půdní kopečky (Tremel a Křížek, 2006). Pokud se borovice kleč nachází přímo na půdním kopečku či v těsné blízkosti, postupně jej degraduje (Tremel a Křížek, 2006). V letech 2009 a 2010 proběhlo odstranění borovice kleče z vrcholu Kepníku Správou CHKO Jeseníky s Lesy ČR.

(Úplný soupis druhů na lokalitách viz kap. 6. Výsledky).

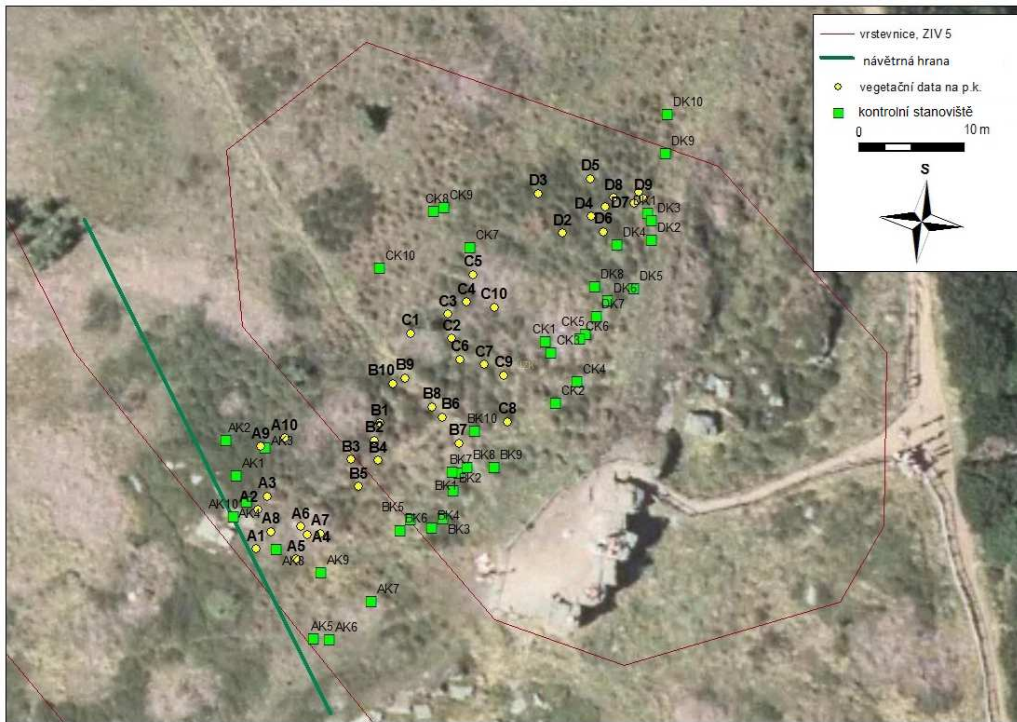
5. METODIKA

5.1. Terénní práce – sběr dat

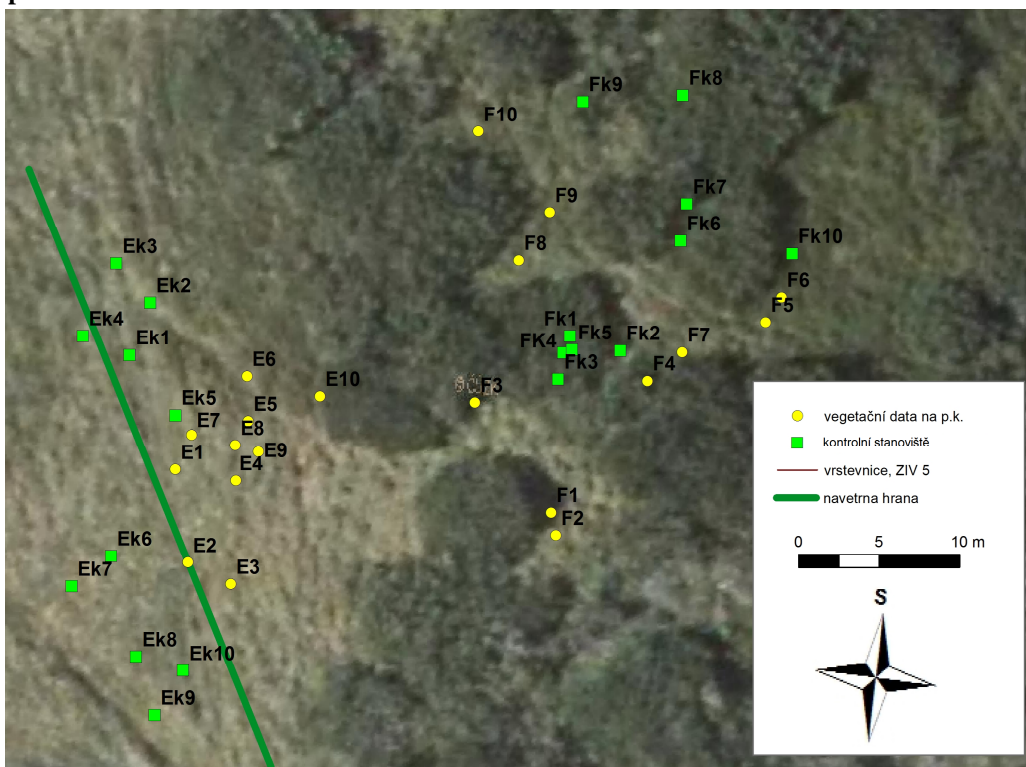
Základním zdrojem dat byl terénní výzkum na vrcholové plošině Keprníku (50° 10' s.š.; 17° 06' z.d.; 1423 m n.m.) a pod vrcholem Pradědu (50° 04' s.š.; 17° 13' z.d.; 1468 m n.m.) v Hrubém Jeseníku. Terénní práce, zahrnující morfometrická měření půdních kopečků a fytoocenologická snímkování půdních kopečků a kontrolních stanovišť, byly provedeny ve vrcholné vegetační sezóně na přelomu července a srpna 2013, kdy byla většina rostlin v květu či krátce po odkvětu, což umožnilo jejich snadnější identifikaci.

Na lokalitě Keprník bylo vybráno 40 půdních kopečků (A1 – A10, B1 – B10, C1 – C10, D1 – D10) a 40 kontrolních stanovišť (AK1 – AK10, BK1 – BK10, CK1 – CK10, DK1 – DK10). Na lokalitě Praděd bylo vybráno 20 půdních kopečků (E1 - E10, F1 – F10) a 20 kontrolních stanovišť (EK1 - EK10, FK1 – FK10) (Obr. 15, Obr. 16). Na obou lokalitách u každého půdního kopečku a kontrolního stanoviště byla zaznamenána jejich poloha pomocí GPS přístroje Garmin GPSMAP 60 CS s udávanou přesností 2 – 3 m. U každého půdního kopečku byly změřeny jeho morfometrické charakteristiky s přesností na 1 cm: délka, šířka a výška. Orientace hlavní (tj. nejdelší) osy byla změřena buzolou a zaznamenána s přesností $\pm 2,5^\circ$.

Pro záznam fytoocenologických snímků (Moravec et al., 1994) byl každý půdní kopeček rozdělen na kvadranty, které byly orientovány JZ, SZ, SV a JV. Na povrch půdního kopečku byla následně položena čtvercová síť o čtvercích 10 x 10 cm. Čtvercová síť respektovala tvar půdního kopečku, tj. plocha pro jeden kvadrant, ze které byla vyhodnocována data, je přibližně plocha jedné čtvrtiny z povrchu poloviny trojosého elipsoidu (polovina trojosého elipsoidu reprezentuje zjednodušený tvar půdního kopečku). Hrany každého čtverce ve čtvercové síti byly vždy orientovány S – J a Z – V (Obr. 17, Obr. 18). Fytoocenologická snímkování na kontrolních stanovištích probíhala na ploše 1 x 1 m opět za použití čtvercové sítě 10 x 10 cm.

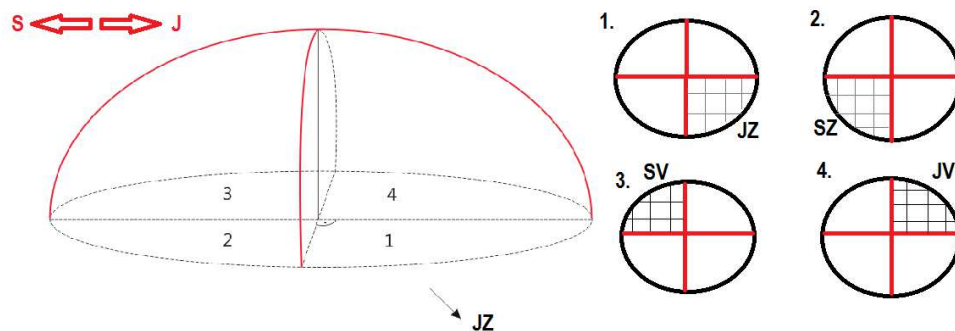


Obr. 15– Rozmístění mapovaných půdních kopečků, kontrolních stanovišť a návětrné hrany ve vrcholové části Keprníku



Obr. 16 - Rozmístění mapovaných půdních kopečků, kontrolních stanovišť a návětrné hrany na Pradědu u Tabulových skal

Na půdních kopečkách byly rozlišeny 4 typy pokryvu: bez vegetace, lišejníkové patro, mechové patro a bylinné patro. Vzhledem k šíři bylinného patra a jeho převládajícímu zastoupení bylo dále rozděleno na jednotlivé druhy rostlin (více viz kap 5.2.3). Jednotlivé druhy rostlin byly určovány podle Kubáta et al. (2002) Ing. Martinem Kačmarem a Mgr. Terezou Klinerovou z katedry botaniky Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze.



Obr. 17 – Orientace kvadrantů na půdních kopečkách a položení čtvercové sítě



Obr. 18 – Ilustrační fotografie z fytocenologického snímkování

U každého typu pokryvu bylo odhadnuto jeho procentuální zastoupení pomocí čtvercové sítě; u studovaných půdních kopečků v rámci každého kvadrantu a u kontrolních

stanovišť v rámci plochy 1 x 1 m. U typu pokryvu bylinné patro bylo spočítáno zastoupení zvlášť pro každý druh rostliny. Po sečtení zastoupení všech nalezených druhů v rámci kvadrantu resp. kontrolního stanoviště hodnota obvykle přesahovala 100 %, jelikož jeden čtverec ze čtvercové sítě obvykle obsahoval více druhů uspořádaných do více pater.

$$\sum_{j=1}^n KV_{x/Y} = \frac{Ctv_j}{Ctv_{KVx/Y}} \geq 1$$

$KV_{x/Y}$ = celkové zastoupení kvadrantu x půdního kopečku Y všemi typy pokryvu

n – počet typů pokryvu (bylinného patra reprezentováno jednotlivými druhy rostlin)

Ctv_j – počet čtverců ze čtvercové sítě ve kterých se nacházel typ pokryvu „j“ / druh rostliny z bylinného patra „j“

$Ctv_{kv\ x/Y}$ – počet čtverců ze čtvercové sítě, které obsahoval kvadrant x půdního kopečku Y

5.2. Zpracování dat

5.2.1. Vymezení návětrří a závětrří

Na každé lokalitě byla vymezená návětrrná hrana, která prochází „nejnávětrrnějším“ půdním kopečkem, tj. prvním ve směru transektu návětrří – závětrří. Návětrrná hrana je kolmá na směr transektu návětrří – závětrří. Transekt návětrří – závětrří je veden ve směru, který odpovídá převládajícímu směru zimního větru; na lokalitě Keprník je jeho azimut 243° a na lokalitě Praděd 252°. V programu ArcMap 10.1 (ESRI, 2010) byla zjištěna vzdálenost jednotlivých půdních kopečků od návětrrné hrany ve směru transektu návětrří – závětrří. Tato vzdálenost od návětrrné hrany vyjadřuje hypotetické umístění na ose maximální návětrří – maximální závětrří. Nejvzdálenější půdní kopeček od návětrrné hrany je tedy „nejzávětrrnějším“.

Kromě vymezení transektu návětrří – závětrří byly zkoumané půdní kopečky rozděleny do skupin dle efektu návětrří a závětrří. Skupiny dle efektu návětrří a závětrří byly pro každou lokalitu vymezeny odlišným způsobem. Na lokalitě Praděd se část půdních kopečků nachází mezi borovicí kleč (*Pinus Mugo*); ty byly určeny jako půdní kopečky v závětrří. Ostatní kopečky se nachází na návětrří, kde borovice kleč (*Pinus Mugo*) neroste. Na lokalitě Keprník byly skupiny dle efektu návětrří – závětrří určeny na základě průměrné výšky sněhu nad půdními kopečky. V programu ArcMap byla data za výšku sněhové pokrývky (Razáková, nepublikováno) interpolována funkcí kriging (defaultní nastavení) a namodelované hodnoty

výšek sněhu za jednotlivá měřicí období na půdních kopečkách byly následně standardizovány (průměr = 0, směrodatná odchylka = 1) pro možnost použití dat z více let najednou. Následně byla v programu Statistica 7.0 (Statsoft, 2004) vypočítána shluková analýza s jednoduchým spojováním na základě euklidovské vzdálenosti (Wardovou metodou), ze které byly skupiny dle efektu návětrí – závětrí určeny.

5.2.2. Morfometrie půdních kopečků

U každého kopečku byl vypočítán jeho objem podle vzorce poloviny objemu pro trojosý elipsoid:

$$V_{PK} = \frac{\frac{4}{3} \pi * \frac{1}{2} \text{délka} * \frac{1}{2} \text{šířka} * \text{výška}}{2}$$

Pomocí programu Statistica 7.0 (Statsoft, 2004) byla určena lineární závislost objemu (Pearsonova korelace) půdních kopečků na transektu návětrí - závětrí na 5% hladině významnosti (testováno t-testem). Pomocí programu Statistica 7.0 (Statsoft, 2004) byla určena i lineární závislost (Pearsonova korelace) výšky půdních kopečků na transektu návětrí - závětrí na 5% hladině závislosti (testováno t-testem).

5.2.3. Typy pokryvu a jejich vlastnosti

Z již výše zmíněného vyplývá, že pro analýzy typu pokryvu bylo bylinné patro dále děleno na jednotlivé druhy rostlin, mechové a lišejníkové patro nebylo dále rozlišováno. Nerozlišování jednotlivých druhů z mechového a lišejníkového patra je z několika důvodů: 1. sčítání zastoupení jednotlivých druhů mechů a lišejníků je in situ velmi obtížné a pro samotné určení druhů vyžaduje většinou další laboratorní pomůcky (mikroskop apod.), 2. ve většině výzkumů vegetace na půdních kopečkách je zkoumán jednotně vliv mechového a lišejníkového patra na půdní kopeček bez dalšího rozlišení vlivů jednotlivých druhů mechů resp. lišejníků (Anderson a Bliss, 1998; Biasi et al. 2005; Kade a Walker, 2008; Peterson et al., 2003 Walker et al 2008; Whittaker 1991 etc.). 3. Zastoupení mechového patra, lišejníkového patra a povrchu bez vegetace je velmi malá (Průměrně za obě lokality cca 3%), naprostou většinu vegetace tvoří bylinné patro, které tudíž vyžadovalo další dělení na jednotlivé druhy rostlin.

Jak již bylo výše zmíněno, pro každý typ pokryvu (u bylinného patra pro každý druh rostliny) bylo určeno jeho procentuální zastoupení v rámci kvadrantu u půdních kopečků resp. na ploše 1 x 1 m u kontrolních stanovišť. Pro vyjádření průměrného zastoupení pro každý typ pokryvu (resp. druh rostliny u bylinného patra) byl spočítán aritmetický průměr. Průměrné zastoupení typů pokryvu bylo vyjádřeno: 1. za celou lokalitu (tj. všechna data z půdních kopečků a kontrolních stanovišť z jedné lokality), 2. pro celé půdní kopečky v rámci každé lokality, 3. pro kontrolní stanoviště v rámci každé lokality, 4. pro skupiny dle efektu návětrí – závětrí v rámci každé lokality a 5. pro kvadranty půdních kopečků (1.JZ / 2.SZ / 3.SV / 4.JV) v rámci každé lokality.

Na každé lokalitě byl určen dominantní typ pokryvu, tj. typ pokryvu s největším průměrným zastoupením (pokud je dominantním typem pokryvu bylinné patro, byl určen dominantní druh rostliny z bylinného patra). Dominantní typ pokryvu byl dále určen u každé lokality zvlášť pouze za půdní kopečky resp. kontrolní stanoviště. Pro každý typ pokryvu (u bylinného patra pro druh rostliny) byl vypočítán rozdíl v průměrném zastoupení mezi: 1. lokalitami, 2. půdními kopečky a kontrolními stanovišti v rámci každé lokality.

Pro vyjádření pozice typů pokryvu (u bylinného patra pro druh rostliny) realizovaného životního optima podél základních ekologických gradientů byla použita Ellenbergova čísla (Ellenberg et al., 1992). Koncept Ellenbergových čísel vychází z terénních průzkumů a faktu, že řada druhů je svým výskytem vázána na stanoviště, která svými vlastnostmi vyhovují jejich ekologickým nárokům. Pokud druh nemá pro některý z gradientů definovanou žádnou hodnotu, je to většinou proto, že se ve vztahu k danému gradientu chová nevyhraněně a není snadné určit jeho optimum. Je ale třeba upozornit na to, že jsou to průměrné indikační hodnoty vypočítané z druhových dat, nemusí tedy vždycky přesně odpovídat konkrétnímu stanovišti a je třeba brát tyto hodnoty jako odhadované, nikoliv naměřené (Zelený, 2012).

5.2.4. Analýzy typů pokryvu v programu Canoco 4.5

Pro analýzy vztahu 1. typu pokryvu a morfometrie půdních kopečků, 2. typu pokryvu a polohy návětrí a závětrí a 3. typu pokryvu a návětrných / závětrných kvadrantů byl použit program Canoco for Windows 4.5 (ter Braak a Šmilauer, 2002). Před každou analýzou bylo nutné nejdříve určit lineární / unimodální rozložení dat pomocí detrendované korespondenční analýzy (DCA, Canoco 4.5, 2002) (Tab. 4). Pro vegetační data byla stanovena hodnota délky

gradientu 3,5 pro rozlišení lineárních (< 3,5) a unimodálních (> 3,5) dat (Lepš a Šmilauer, 2000).

Tab. 4 – Lineární / unimodální rozložení dat z Keprníku a Pradědu

| | | |
|---------|---|------------|
| Keprník | vegetační data za celé půdní kopečky | lineární |
| Praděd | vegetační data za celé půdní kopečky | lineární |
| Keprník | vegetační data za kontrolní stanoviště | unimodální |
| Praděd | vegetační data za kontrolní stanoviště | lineární |
| Keprník | vegetační data za jednotlivé kvadranty na půdních kopečkách | lineární |
| Praděd | vegetační data za jednotlivé kvadranty na půdních kopečkách | unimodální |

Pro vyobrazení výsledků v programu Canoco for Windows 4.5 (ter Braak a Šmilauer, 2002) platí pro všechny analýzy v této práci, že:

- u ordinačního diagramu byly zvýrazněny mezidruhové korelace (*focus scaling on: Inter-species correlations*), čímž se zvýrazní rozdíly na druhé ordinační ose a výsledky jsou lépe čitelné
- skóry všech druhů vegetace byly vyděleny směrodatnou odchylkou (*species scores: divide by standard deviation*). Tímto mají stejnou váhu jak typy pokryvu (resp. druhy rostlin v bylinném patře) s velmi malým zastoupením, tak typy pokryvu (resp. druhy rostlin v bylinném patře) s velmi velkým zastoupením.

ad 1. analýza vztahu typů pokryvu a morfometrie půdních kopečků

Pro zjištění vztahu typu pokryvu a morfometrie půdních kopečků byla testována na obou lokalitách závislost typů pokryvu na objemu půdního kopečku podle lineární ordinační metody - redundační analýzy (RDA, Canoco 4.5, 2002). V případě prokázání závislosti byl v dalších analýzách použit objem jako kovariáta, aby se vliv objemu na průměrné zastoupení typů pokryvu v jiné hledané závislosti odstranil.

ad 2. analýza vztahu typů pokryvu a polohy návětrí a závětrí

Jak již bylo výše zmíněno, na obou lokalitách bylo návětrí a závětrí vymezeno pomocí transektu návětrí – závětrí a pomocí skupin dle efektu návětrí – závětrí. Na obou lokalitách byla použita pro zjištění závislosti typu pokryvu na půdních kopečkách a transektu návětrí – závětrí redundační analýza (RDA, Canoco 4.5, 2002). Pro zjištění závislosti typu pokryvu na kontrolních stanovištích a transektu návětrí – závětrí byla pro lokalitu Keprník použita

kanonická korespondenční analýza (CCA, Canoco 4.5, 2002), pro lokalitu Praděd redunční analýza (RDA, Canoco 4.5, 2002) (rozdílné analýzy byly použity kvůli rozdílnému rozložení dat, Tab. 4). Pro zjištění závislosti typů pokryvu na půdních kopečkách a skupin dle efektu návětrí- závětrí byla použita na obou lokalitách redunční analýza (RDA, Canoco 4.5, 2002).

ad 3. analýza vztahu typů pokryvu a návětrných / závětrných kvadrantů

Pro zjištění závislosti typu pokryvu a návětrných / závětrných kvadrantů byla použita na lokalitě Keprník redunční analýza (RDA, Canoco 4.5, 2002) a jako kovariáta byly použity jednotlivé půdní kopečky a skupiny dle efektu návětrí a závětrí. Hodnoty vysvětlovaných proměnných mohou být totiž podobné čistě díky tomu, že spolu tyto plochy sousedí a tímto krokem lze oddělit („partial out“) odlišnosti vysvětlovaných proměnných vzniklé díky příslušnosti vzorku do různých bloků (Lepš, Šmilauer, 2000).

Pro lokalitu Praděd pro zjištění závislosti typu pokryvu a návětrných / závětrných kvadrantů byla provedena kanonická korespondenční analýza (CCA, Canoco 4.5, 2002) opět s kovariátou – půdními kopečky a skupinami dle efektu návětrí závětrí.

5.2.5. Analýzy typů pokryvu v dalších programech

V programu Statistica 7.0 (Statsoft, 2004) byla zkoumána lineární závislost (Pearsonova korelace) průměrného zastoupení typu pokryvu (resp. druhu rostliny) na půdních kopečkách (za každý typ / druh jednotlivě) a transektu návětrí – závětrí (testováno t-testem).

5.2.6. Sukcesní stádia vegetace na půdních kopečkách

Dle proběhlých výzkumů vegetace na půdních kopečkách autoři (Anderson a Bliss, 1998; Ellenberg, 2009; Haugland a Beatty 2005; Whittaker 1991; Walker, 2011; Tremel, Křížek, Engel, 2010b etc.) rozlišují tři sukcesní stádia vegetace (viz kap. 3.2.). Jednotlivé typy pokryvu (resp. druhy rostlin z bylinného patra) byly proto rozděleny do sukcesních skupin dle zmíněných výzkumů: 1. sukcesní skupina zahrnuje mechové patro, lišejníkové patro a pokryv bez vegetace, 2. sukcesní skupina zahrnuje veškeré graminoidy a 3. sukcesní skupina zahrnuje keříčkovité formy vegetace. Dále byla vydělena skupina „ostatní“ pro druhy, které nelze zařadit ani do jedné ze zmíněných skupin.

Pro porovnání průměrného zastoupení jednotlivých sukcesních skupin na půdních kopečkách byla nejprve provedena standardizace dat z obou lokalit kvůli rozdílnému objemu

půdních kopečků. Průměrné zastoupení každé sukcesní skupiny u každého půdního kopečku bylo přepočítáno na „standardizované průměrné zastoupení“ „standardizovaného půdního kopečku“ s objemem 300 000 cm² (tj. standardizované průměrné zastoupení = zastoupení sukcesní skupiny * 300 000 / původní objem půdního kopečku v cm²). Standardizované průměrné zastoupení sukcesních skupin byla dále zkoumána na obou lokalitách na skupinách dle efektu návětrí a závětrí.

6. VÝSLEDKY

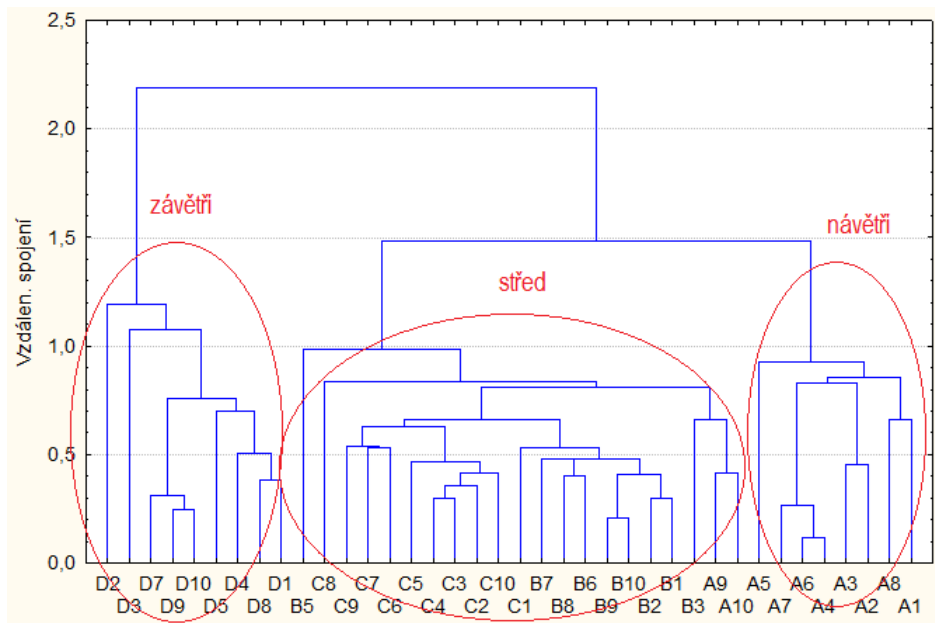
6.1. Rozřazení zkoumaných půdních kopečků na základě efektu návětrí a závětrí

Návětrná hrana transektu návětrí – závětrí na lokalitě Keprník prochází půdním kopečkem A1, nejbližší půdní kopeček od návětrné hrany je na lokalitě Keprník půdní kopeček D9, vzdálen 56,33 m. Návětrná hrana transektu návětrí – závětrí na lokalitě Praděd prochází půdním kopečkem E2 a nejbližší půdní kopeček od návětrné hrany je na lokalitě Praděd půdní kopeček F6, vzdálen od návětrné hrany 40,38 m (Tab. 5).

Tab. 5 – Vzdálenost půdních kopečků od návětrných hran ve směru transektu na lokalitě Keprník a Praděd; p.k. = půdní kopeček, vzd. (m) = vzdálenost od návětrné hrany ve směru transektu návětrí - závětrí

| lokalita Keprník | | | | | | | | lokalita Praděd | | | |
|------------------|----------|------|----------|------|----------|------|----------|-----------------|----------|------|----------|
| p.k. | vzd. (m) | p.k. | vzd. (m) | p.k. | vzd. (m) | p.k. | vzd. (m) | p.k. | vzd. (m) | p.k. | vzd. (m) |
| A1 | 0 | B1 | 19,15 | C1 | 26,66 | D1 | 52,06 | E1 | 1,44 | F1 | 22,09 |
| A2 | 2,85 | B2 | 17,73 | C2 | 30,48 | D2 | 46,55 | E10 | 11,47 | F10 | 26,78 |
| A3 | 4,43 | B3 | 14,54 | C3 | 31,24 | D3 | 46,18 | E2 | 0 | F2 | 21,83 |
| A4 | 6,48 | B4 | 16,05 | C4 | 33,71 | D4 | 50,23 | E3 | 1,96 | F3 | 20,25 |
| A5 | 4,16 | B5 | 13,88 | C5 | 35,69 | D5 | 52,01 | E4 | 4,65 | F4 | 30,70 |
| A6 | 6,22 | B6 | 25,58 | C6 | 30,19 | D6 | 48,91 | E5 | 6,76 | F5 | 37,88 |
| A7 | 7,81 | B7 | 25,99 | C7 | 32,34 | D7 | 55,15 | E6 | 7,73 | F6 | 40,38 |
| A8 | 3,07 | B8 | 25,09 | C8 | 31,83 | D8 | 53,35 | E7 | 3,18 | F7 | 33,37 |
| A9 | 6,28 | B9 | 23,9 | C9 | 33,78 | D9 | 56,33 | E8 | 5,87 | F8 | 26,09 |
| A10 | 9,05 | B10 | 22,42 | C10 | 36,18 | D10 | 56,19 | E9 | 6,64 | F9 | 29,01 |

Návětrí a závětrí na lokalitách bylo zkoumáno také pomocí skupin dle efektu návětrí – závětrí. Na lokalitě Keprník byly pomocí shlukové analýzy na základě průměrných výšek sněhu na půdních kopečkách určeny 3 skupiny: „návětrí“ (půdní kopečky A1 – A8), „střed“ (půdní kopečky A9 – A10, B1 – B10, C1 – C10) a „závětrí“ (půdní kopečky D1 – D10) (Obr. 19). Na lokalitě Praděd byly skupiny dle efektu návětrí - závětrí určeny na základě přítomnosti / absence kleče. Návětrná skupina, která je bez kleče, zahrnuje půdní kopečky E1 – E10. Závětrná skupina, která se nachází mezi klečí, zahrnuje půdní kopečky F1 – F10.



Obr. 19- Shluková analýza pro výšku sněhu na půdních kopečcích na Keprníku



Obr. 20 – Ilustrační fotografie závěťří na lokalitě Praděd



Obr. 21 - Ilustrační fotografie středu vrcholové plošiny na lokalitě Keprník

6.2. Morfometrie studovaných půdních kopečků na Keprníku a Pradědu

Na lokalitě Keprník mají půdní kopečky větší průměrný objem než na Pradědu. Zatímco průměrná výška půdních kopečků je na obou lokalitách obdobná - okolo 40 cm, průměrná délka půdních kopečků je na lokalitě Keprník větší o cca 22 cm (130,18 cm na Keprníku, 107,55 cm na Pradědu) a průměrná šířka půdních kopečků je taktéž větší na lokalitě Keprník o cca 20 cm (96,59 cm na Keprníku, 75,9 cm na Pradědu) (Tab. 6, Tab. 7).

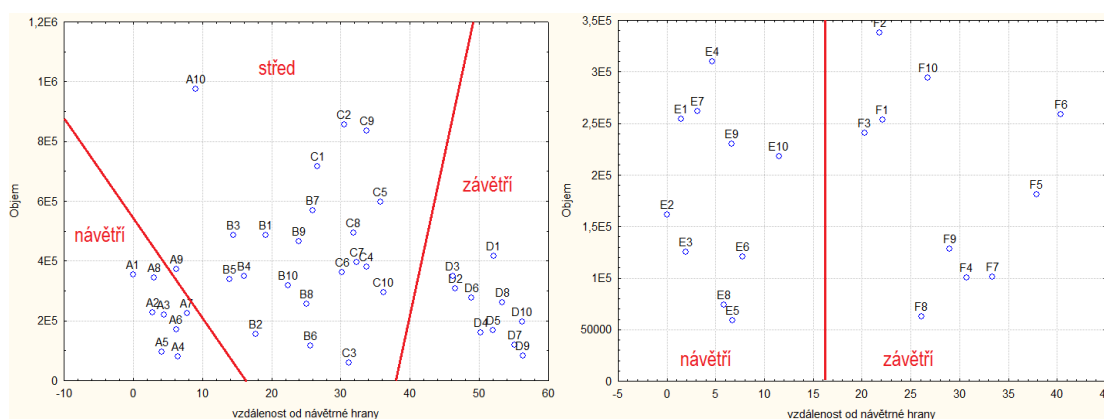
Tab. 6 – Průměrné morfometrické charakteristiky zkoumaných půdních kopečků na Keprníku

| | p. kopečky | délka (cm) | šířka (cm) | výška (cm) | orientace hlavní osy (°) | objem (cm ³) |
|---------|-----------------|---------------|--------------|--------------|--------------------------|--------------------------|
| návětří | A1 – A8 | 121,50 | 88,88 | 36,13 | 105,00 | 215 001,18 |
| střed | A9 – C10 | 154,05 | 115,18 | 44,36 | 77,73 | 449 751,12 |
| závětří | D1 – D10 | 115,00 | 85,70 | 42,80 | 58,00 | 233 987,71 |
| průměr | A1 – D10 | 130,18 | 96,59 | 41,10 | 80,24 | 299 580,00 |

Tab. 7 – Průměrné morfometrické charakteristiky zkoumaných půdních kopečků na Pradědu

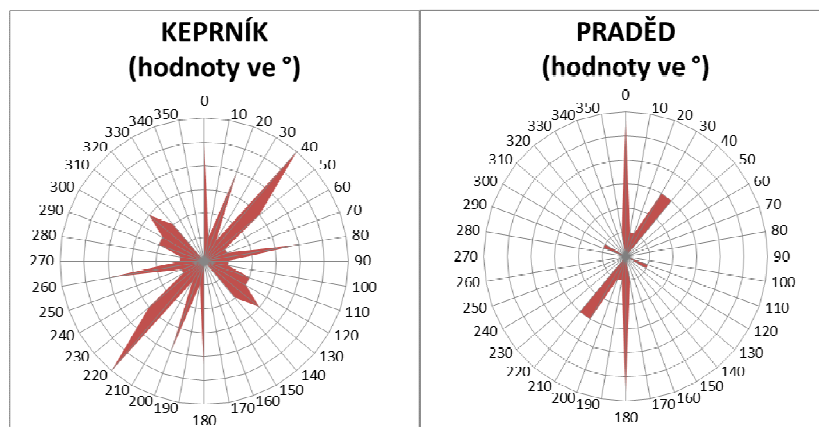
| | p. kopečky | délka (cm) | šířka (cm) | výška (cm) | orientace hlavní osy (°) | objem (cm ³) |
|---------|-----------------|---------------|--------------|--------------|--------------------------|--------------------------|
| návětrí | E1 – E10 | 106,70 | 70,40 | 43,30 | 43,00 | 181 605,78 |
| závětrí | F1 – F10 | 108,40 | 81,40 | 40,70 | 64,50 | 195 962,86 |
| průměr | E1 – F10 | 107,55 | 75,90 | 42,00 | 53,75 | 188 784,32 |

Ani na jedné lokalitě se nepodařilo na základě použitých statistických testů prokázat závislost objemu půdních kopečků na transektu návětrí – závětrí. Na lokalitě Praděd se půdní kopečky mezi návětrím a závětrím morfometricky příliš neliší (Obr. 22). Na lokalitě Keprník mají půdní kopečky obdobný objem v návětrí a závětrí; rozměry půdních kopečků ve střední části vrcholové plošiny jsou výrazně variabilnější. Ani na jedné lokalitě se nepodařilo na základě použitých statistických testů prokázat ani závislost výšky půdních kopečků na transektu návětrí – závětrí.



Obr. 22 – Objem půdních kopečků na lokalitě Keprník a Praděd

Orientace hlavních os studovaných půdních kopečků na lokalitě Keprník je více variabilní než na lokalitě Praděd. Na lokalitě Praděd převládají dva hlavní směry, a to severo – jižní a cca 35° - 215°. Tyto směry lze najít i na lokalitě Keprník, dalším často zastoupeným směrem orientace hlavní osy půdních kopečků na lokalitě Keprník je cca 130° - 310° (Obr. 23).



Obr. 23 – Orientace hlavních os půdních kopečků na Keprníku a na Pradědu

6.3. Typ pokryvu a jeho vlastnosti na Keprníku a Pradědu

Na obou lokalitách byly rozlišovány tyto typy pokryvu: bez vegetace, lišejníkové patro, mechové patro a bylinné patro. Zastoupení typů pokryvu se mezi lokalitami mírně liší. Rozdíly byly nalezeny zejména v bylinném patře; lokalita Keprník je druhově bohatší. Z bylinného patra na lokalitě Praděd nebyly vůbec zaznamenány tyto druhy rostlin: zlatobýl obecný (*Solidago virgaurea*), jestřábník sp. (*Hieracium* sp), jestřábník Lachenalův (*Hieracium Lachenalii*), suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*), šicha cf.oboupohlavná (*Empetrum* cf. *hermaphroditum*), šicha černá (*Empetrum nigrum*) a vranec jedlový (*Huperzia selago*) (Tab. 8). Odlišnost lze najít i při srovnávání počtu druhů rostlin na půdních kopečcích a počtu druhů rostlin na kontrolních stanovištích v rámci jedné lokality. Na lokalitě Keprník jsou půdní kopečky druhově chudší, než na kontrolních místech, na lokalitě Praděd jsou naopak druhově bohatší (Tab. 8). Jedná se však o rozdíl pouhých 2 – 3 druhů.

Z Ellenbergových čísel vyplývá, že vegetační pokryv na Keprníku a Pradědu tvoří druhy vyhledávající spíše stinná až polostinná místa (průměrná hodnota pro světelné podmínky je 6,49), chladná místa (průměrná hodnota pro tepelné podmínky je 2,9), středně vlhké půdy (průměrná hodnota pro vlhkostní podmínky je 5,8), místa spíše chudá na půdní dusík (průměrná hodnota pro vlhkostní podmínky je 2,4) a spíše kyselé prostředí (průměrná hodnota pro vlhkostní podmínky je 2,8) (Tab. 9) (Příloha 1).

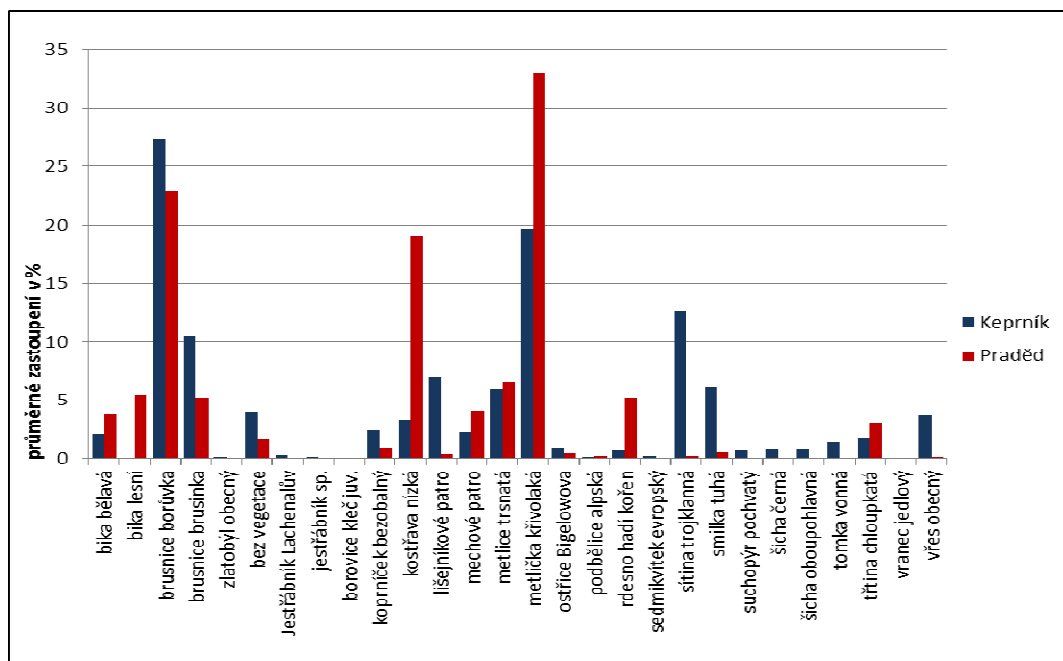
Tab. 8 – Druhy rostlin na půdních kopečcích a kontrolních stanovištích na Keprníku a Pradědu

| typ pokryvu | latinský název | český název | zkratka pro analýzy | Keprník | | Praděd | | čeleď | sukcesní skupina |
|------------------------------|------------------------------------|------------------------|---------------------|---------------|----------------------|---------------|----------------------|---------------|------------------|
| | | | | půdní kopečky | kontrolní stanoviště | půdní kopečky | kontrolní stanoviště | | |
| bez vegetace | - | - | hola_p | x | x | x | x | - | 1 |
| lišejníkové patro | - | - | lisej | x | x | x | - | - | 1 |
| mechové patro | - | - | mech | x | x | x | x | - | 1 |
| bylinné patro | <i>Anthoxanthum odoratum</i> | tomka vonná | tom_von | x | x | x | - | lipnicovité | 2 |
| | <i>Avenella flexuosa</i> | metlička křivolaká | met_kri | x | x | x | x | lipnicovité | 2 |
| | <i>Calamagrostis villosa</i> | třtina chloupkatá | tri_chl | x | x | x | x | lipnicovité | 2 |
| | <i>Calluna vulgaris</i> | vřes obecný | vres | x | x | - | x | vřesovcovité | 3 |
| | <i>Carex bigelowii</i> | ostřice Bigelowova | ost_big | x | x | - | x | šáchorovité | 2 |
| | <i>Deschampsia caespitosa</i> | metlice trsnatá | met_trs | x | x | x | x | lipnicovité | 2 |
| | <i>Empetrum cf. hermaphroditum</i> | šicha cf. oboupohlavná | sich_ob | - | x | - | - | vřesovcovité | 3 |
| | <i>Empetrum nigrum</i> | šicha černá | sich_ce | - | x | - | - | vřesovcovité | 3 |
| | <i>Eriophorum vaginatum</i> | suchopýr pochvatý | such_po | - | x | - | - | šáchorovité | 2 |
| | <i>Festuca supina</i> | košťava nízká | kostr | x | x | x | x | lipnicovité | 2 |
| | <i>Hieracium sp.</i> | jestřábník sp. | jest_sp | x | x | - | - | hvězdicovité | ostatní |
| | <i>Hieracium Lachenaii</i> | jestřábník Lachenalův | lest_lac | x | x | - | - | hvězdicovité | ostatní |
| | <i>Homogyne alpina</i> | podbělice alpská | pod_alp | x | x | x | x | hvězdicovité | ostatní |
| | <i>Huperzia selago</i> | vranec jedlový | vra_jed | x | - | - | - | plavuňovité | 1 |
| | <i>Juncus trifidus</i> | sítina trojklaná | sit_tro | x | x | x | - | sítinovité | 2 |
| | <i>Ligusticum mutellina</i> | koprníček bezobalný | kop_bez | x | x | x | x | miříkovité | ostatní |
| | <i>Luzula luzuloides</i> | bika bělavá | bik_bel | x | x | x | x | sítinovité | 2 |
| | <i>Luzula sylvatica</i> | bika lesní | bik_les | - | x | x | - | sítinovité | 2 |
| | <i>Nardus stricta</i> | smilka tuhá | smi_tuh | x | x | x | x | lipnicovité | 2 |
| | <i>Persicaria bistorta</i> | rdesno hadí kořen | rde_h_k | x | x | x | x | rdesnovité | ostatní |
| | <i>Pinus mugo juv.</i> | borovice kleč juv. | klec | x | x | - | - | borovicovité | ostatní |
| | <i>Solidago virgaurea</i> | zlatobýl obecný | cel_zla | x | x | - | - | hvězdicovité | ostatní |
| | <i>Trientalis europaea</i> | sedmikvítek evropský | sed_evr | x | x | x | x | prvosenkovité | ostatní |
| <i>Vaccinium myrtillus</i> | brusnice borůvka | boruv | x | x | x | x | vřesovcovité | 3 | |
| <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | brusnice brusinka | brusin | x | x | x | x | vřesovcovité | 3 | |

Tab. 9 – Největší a nejmenší dosažené hodnoty ekologických faktorů dle Ellenbergových čísel na Keprníku a Pradědu; nejvyšší hodnota Ellenbergova čísla je u všech ekologických faktorů 9

| Ekologický faktor | min / max dosažené Ellenbergovo číslo | Vegetační druhy |
|-------------------|--|--|
| Světlo | min: 3 - stinná místa | <i>bika lesní (Luzula sylvatica)</i> |
| | max: 8 - slunná místa | vřes obecný (<i>Calluna vulgaris</i>), ostřice Bigelowova (<i>Carex bigelowii</i>), ostřice pochvatá (<i>Carex vaginata</i> šicha cf.oboupohlavná (<i>Empetrum cf. hermaphroditum</i>), kostřava nízká (<i>Festuca supina</i>), jestřábník sp. (<i>Hieracium</i> sp), sítina trojklaná (<i>Juncus trifidus</i>), smilka tuhá (<i>Nardus stricta</i>), borovice kleč juv. (<i>Pinus mugo</i> juv.) |
| teplota | min: 2 - chladná místa | jestřábník Lachenalův (<i>Hieracium Lachenaii</i>), kostřava nízká (<i>Festuca supina</i>), rdesno hadí kofen (<i>Persicaria bistorta</i>), sítina trojklaná (<i>Juncus trifidus</i>), koprníček bezobalný (<i>Ligusticum mutellina</i>) |
| | max: 5 - mírně teplá místa | sedmikvítek evropský (<i>Trientalis europaea</i>) |
| vlhkost | min: 4 - suchomilné - středně vlhké půdy | sítina trojklaná (<i>Juncus trifidus</i>), brusnice brusinka (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>) |
| | max: 9 - mokré půdy | ostřice Bigelowova (<i>Carex bigelowii</i>), suchopýr pochvatý (<i>Eriophorum vaginatum</i>) |
| živiny | min: 1 - místa chudá na dusík | vřes obecný (<i>Calluna vulgaris</i>), suchopýr pochvatý (<i>Eriophorum vaginatum</i>), kostřava nízká (<i>Festuca supina</i>), brusnice brusinka (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>) |
| | max: 5 - místa středně bohatá na dusík | vranec jedlový (<i>Huperzia selago</i>) |
| reakce | min: 1 - velmi kyselé prostředí | vřes obecný (<i>Calluna vulgaris</i>), vřes obecný (<i>Calluna vulgaris</i>) |
| | max: 5 - středně kyselé prostředí | tomka vonná (<i>Anthoxanthum odoratum</i>), koprníček bezobalný (<i>Ligusticum mutellina</i>) |

Lokality Keprník a Praděd se od sebe liší průměrným zastoupením jednotlivých typů pokryvu. Dominantním druhem (druhem s největším zastoupením) na lokalitě Keprník je brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), kdežto na lokalitě Praděd metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) (Obr. 24). Rozdílné dominantní druhy lze najít i při posuzování půdních kopečků a kontrolních stanovišť v rámci jedné lokality. Na Keprníku je dominantním druhem na půdních kopečcích brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a na kontrolních stanovištích metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*). Na Pradědu je dominantním druhem na půdních kopečcích metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) a na kontrolních stanovištích se o dominanci dělí kromě metličky křivolaké (*Avenella flexuosa*) i brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a kostřava nízká (*Festuca supina*).

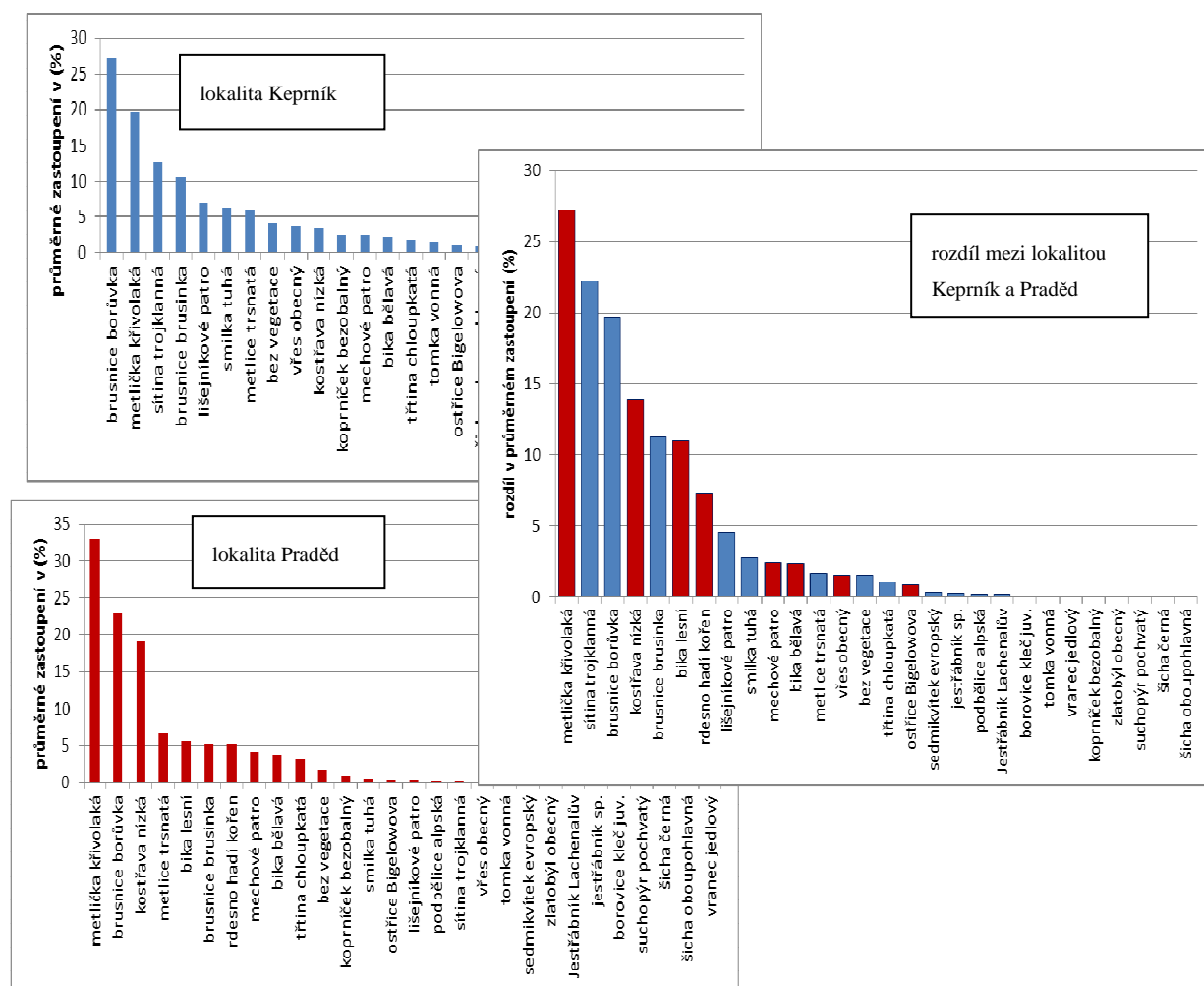


Obr. 24 – Průměrné zastoupení typů pokryvu na lokalitách Keprník a Praděd

Při porovnání průměrného zastoupení typů pokryvu na půdních kopečcích mezi lokalitami Keprník a Praděd největšího rozdílu dosahuje metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), a to cca 27 % (Na lokalitě Praděd má průměrné zastoupení na půdních kopečcích 41,98 % a na lokalitě Keprník 14,76 %) (Obr. 25, Obr. 26). Rozdíl v průměrném zastoupení na půdních kopečcích nad 10 % mezi lokalitami Keprník a Praděd je dále u těchto typů pokryvu: sítina trojklaná (*Juncus trifidus*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), kostřava nízká (*Festuca supina*), brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idaea*) a bika lesní (*Luzula sylvatica*).

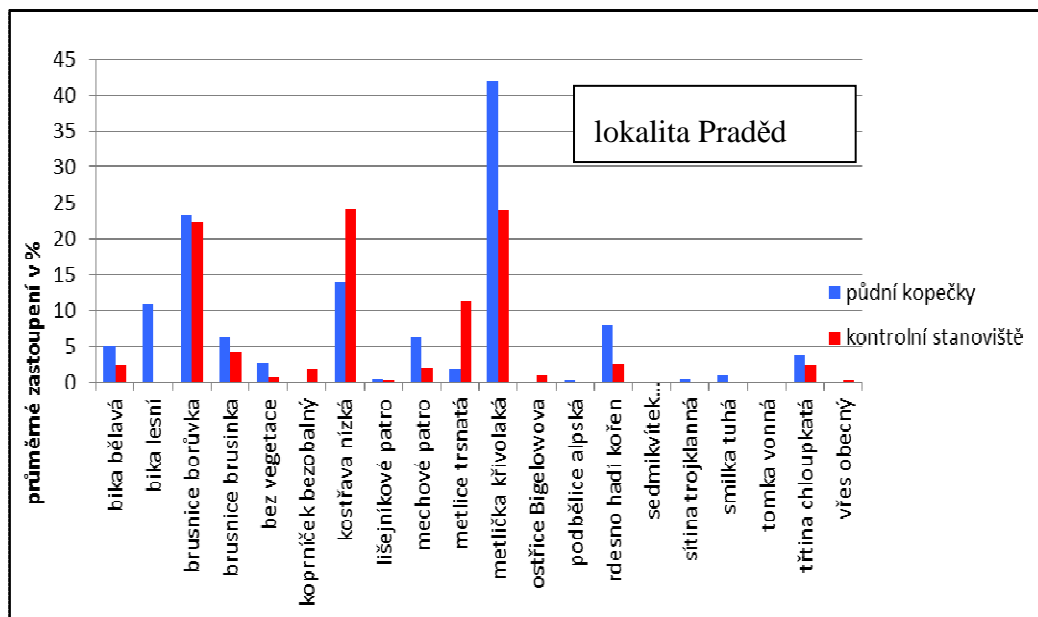
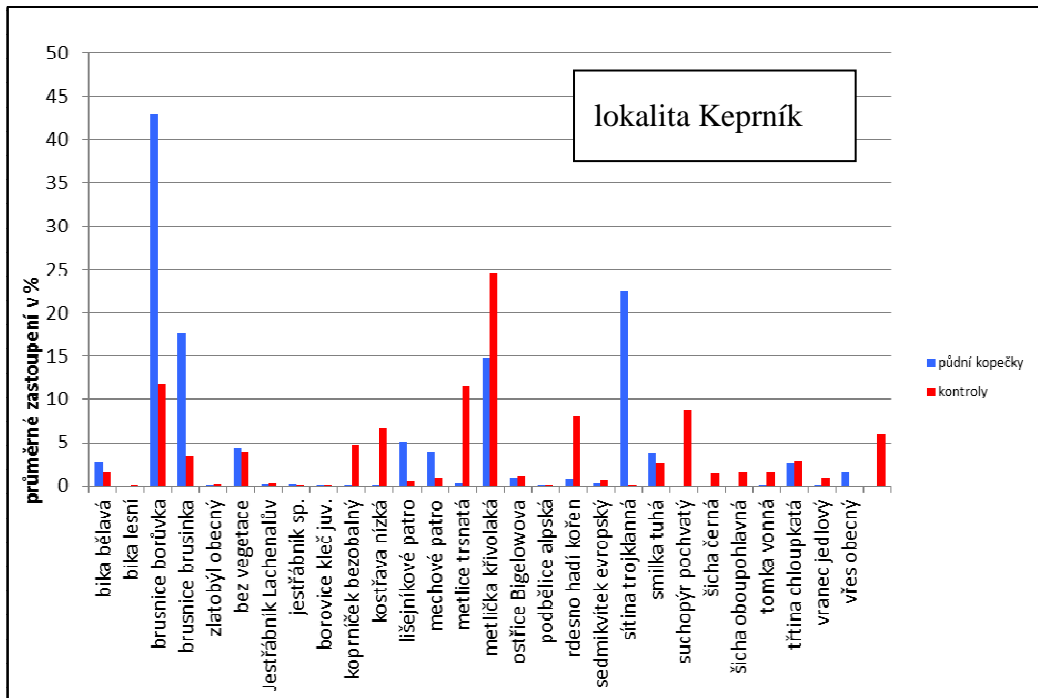
Průměrné zastoupení jednoho druhu rostliny na půdních kopečcích a téhož druhu rostliny na kontrolních stanovištích se v rámci jedné lokality značně liší. Tento rozdíl se však neprojevuje u všech druhů rostlin. Na lokalitě Keprník, největšího rozdílu v průměrném zastoupení na půdních kopečcích a v průměrném zastoupení na kontrolách dosahuje brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), a to přes 31 % (na půdních kopečcích dosahuje průměrného zastoupení 42,98 %, kdežto na kontrolních stanovištích pouze 11,7 %) (Obr. 27). Dalšími druhy, u kterých je na lokalitě Keprník rozdíl v průměrném zastoupení mezi kontrolními stanovišti a půdními kopečky více než 10 %, jsou: sítina trojklaná (*Juncus trifidus*), brusnice

brusinka (*Vaccinium vitis-idaea*), metlice trsnatá (*Deschampsia caespitosa*) a metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*).

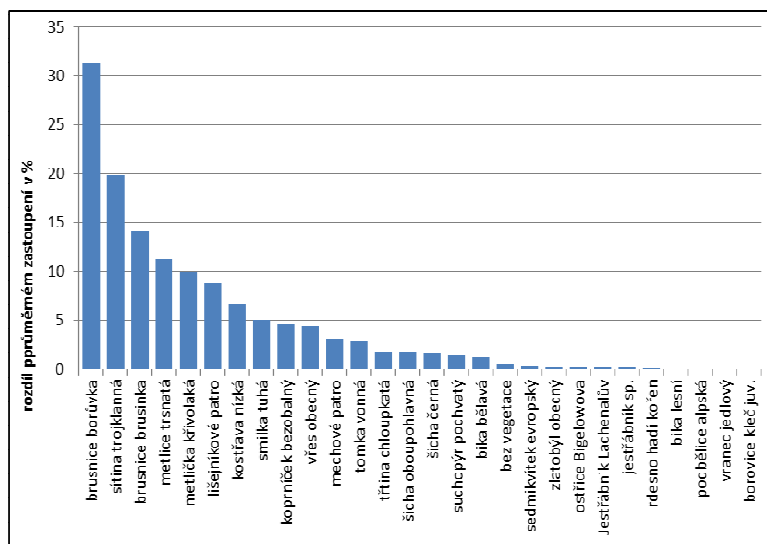


Obr. 25 – Rozdíl průměrného zastoupení typů pokryvu na půdních kopečcích mezi lokalitami Keprník a Praděd

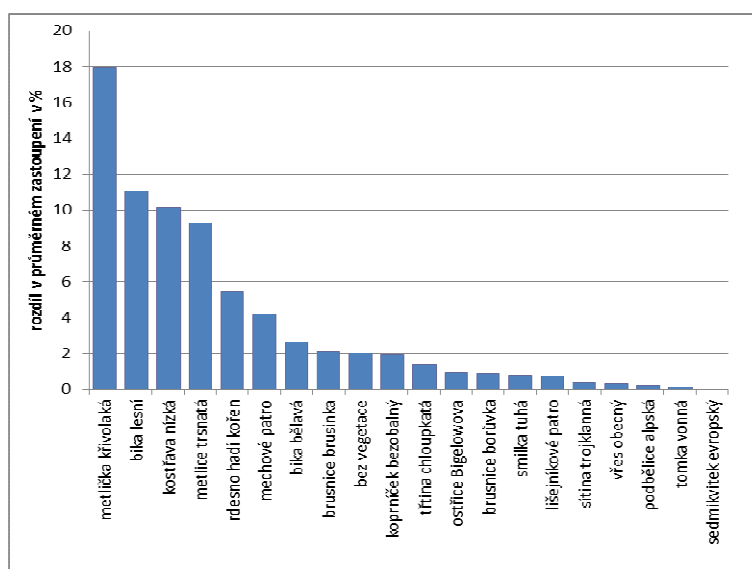
Na lokalitě Praděd dosahuje největších rozdílů průměrného zastoupení druhů rostlin mezi půdními kopečky a kontrolními stanovišti metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), a to 17,94 % (na půdními kopečcích 41,98 %, na kontrolách 24,04 %) (Obr. 28). Dalšími druhy, u kterých je na lokalitě Praděd rozdíl v průměrném zastoupení mezi kontrolními stanovišti a půdními kopečky více než 10 %, jsou: bika lesní (*Luzula sylvatica*) a kostřava nízká (*Festuca supina*).



Obr. 26 – Průměrné zastoupení typů pokryvu na Keprníku a Pradědu na půdních kopečcích a kontrolních stanovištích



Obr. 27 – Rozdíly průměrného zastoupení typů pokryvu mezi půdními kopečky a kontrolními stanovišti na Keprníku

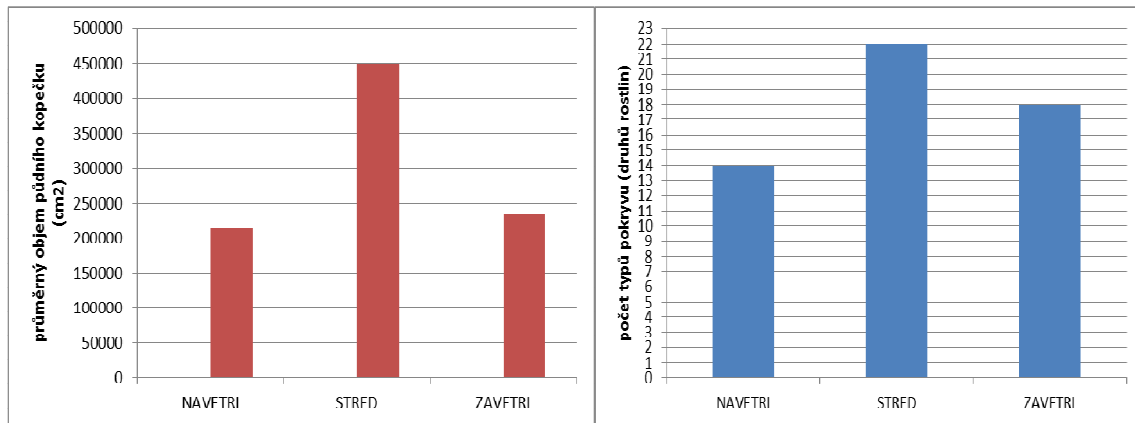


Obr. 28 - Rozdíly průměrného zastoupení typů pokryvu mezi půdními kopečky a kontrolními stanovišti na Pradědu

6.4. Vztah typů pokryvu a morfometrie zkoumaných půdních kopečků na Keprníku a Pradědu

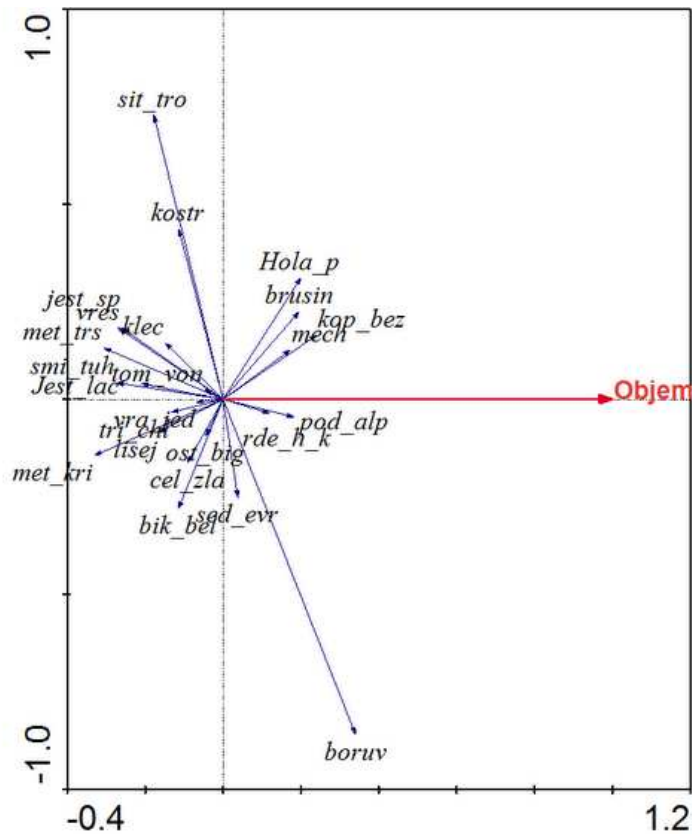
Počet typů pokryvu (resp. druhů rostlin) v jednotlivých skupinách dle efektu návětrí a závětrí se na lokalitě Keprník značně liší, na lokalitě Praděd nebyl rozdíl mezi počtem typů pokryvu mezi skupinami (dle efektu návětrí a závětrí) zaznamenán. Na lokalitě Keprník je ve skupině střed, která má největší průměrný objem, nejvíce zaznamenaných typů pokryvu (resp.

druhů rostlin) (22). Na návětrí, kde jsou půdní kopečky nejmenší, se nachází nejméně typů pokryvu (resp. druhů rostlin) (14) (Obr. 29).



Obr. 29 – Průměrný objem půdních kopečků a počet typů pokryvu ve skupinách dle efektu návětrí a závětrí na lokalitě Keprník

Průměrné zastoupení typů pokryvu na lokalitě Praděd nezávisí na morfometrii (objemu) zkoumaných půdních kopečků, na lokalitě Keprník se průměrné zastoupení typů pokryvu mění v závislosti na objemu půdních kopečků (statisticky byla tato závislost prokázána, $p=0,016$). Se zvětšujícím se objemem půdních kopečků se zvyšuje i zastoupení těchto typů pokryvu: brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idaea*), koprníček bezobalný (*Ligusticum mutellina*), podbělice alpská (*Homogyne alpina*), rdesno hadí kořen (*Persicaria bistorta*) a brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), mechové patro, povrch bez vegetace (Obr. 30).



Obr. 30 – Závislost průměrného zastoupení jednotlivých typů pokryvu na objemu půdních kopečků na lokalitě Keprník

6.5. Vztah typů pokryvu a návětrí a závětrí na Keprníku a Pradědu

Ani na jedné z lokalit se nepodařilo prokázat závislost typů pokryvu na půdních kopečcích na transektu návětrí – závětrí (dle RDA analýzy). Tato závislost (zastoupení typů pokryvu na transektu návětrí – závětrí) byla prokázána na kontrolních stanovištích na Keprníku ($p=0,02$). Na lokalitě Keprník proto byla dále zkoumána závislost každého jednotlivého typu pokryvu (resp. druhu rostliny) na půdních kopečcích na transektu návětrí – závětrí. U sedmi druhů rostlin byla prokázána závislost jejich průměrného zastoupení na půdních kopečcích na transektu návětrí – závětrí (Tab. 10).

Tab. 10 – P – hodnoty Pearsonova korelačního koeficientu u závislosti jednotlivých typů pokryvu a transektu návětrí - závětrí na lokalitě Keprník

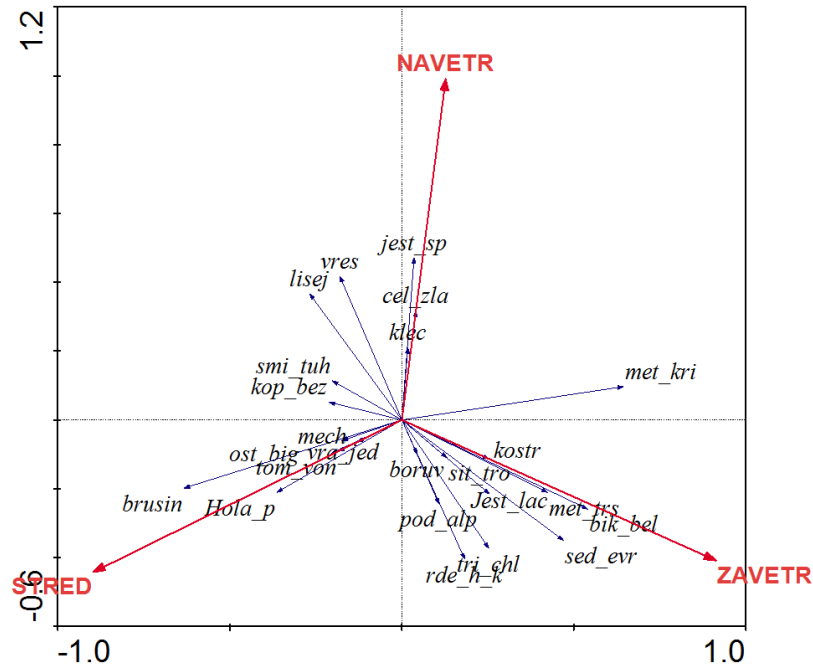
| druh rostliny | p-hodnota | druh rostliny | p-hodnota |
|-----------------------|-----------------|----------------------|-----------------|
| bika bělavá | 0,005609 | metlička křivolaká | 0,080769 |
| bika lesní | - | ostřice Bigelowova | 0,696928 |
| brusnice borůvka | 0,286536 | podbělice alpská | 0,312624 |
| brusnice brusinka | 0,211099 | rdesno hadí kořen | 0,06378 |
| zlatobýl obecný | 0,266357 | sedmikvítek evropský | 0,00174 |
| bez vegetace | 0,932478 | sítina trojklanná | 0,46998 |
| Jestřábník Lachenalův | 0,008628 | smilka tuhá | 0,483348 |
| jestřábník sp. | 0,04514 | suchopýr pochvatý | - |
| borovice kleč juv. | 0,137984 | šicha černá | - |
| koprniček bezobalný | 0,208888 | šicha oboupohlavná | - |
| kostřava nízká | 0,097422 | tomka vonná | 0,996243 |
| lišejníkové patro | 0,000057 | třtina chloupkatá | 0,000893 |
| mechové patro | 0,289146 | vranec jedlový | 0,898687 |
| metlice trsnatá | 0,003059 | vřes obecný | 0,033587 |

Zastoupení jednotlivých typů pokryvu dle RDA analýzy je však na obou lokalitách závislé na skupinách dle efektu návětrí - závětrí ($p=0,014$ lokalita Keprník, $p=0,004$ lokalita Praděd) (Obr. 31, Obr. 32). Počtem typů pokryvu (resp. druhů rostlin) se výrazně odlišují skupiny na Keprníku. Na lokalitě Praděd se návětrí a závětrí počtem druhů mezi skupinami neliší. Na lokalitě Keprník je počtem druhů nejbohatší skupina střed (22 druhů), v závětrí se nachází 18 druhů a na návětrí 14 druhů.

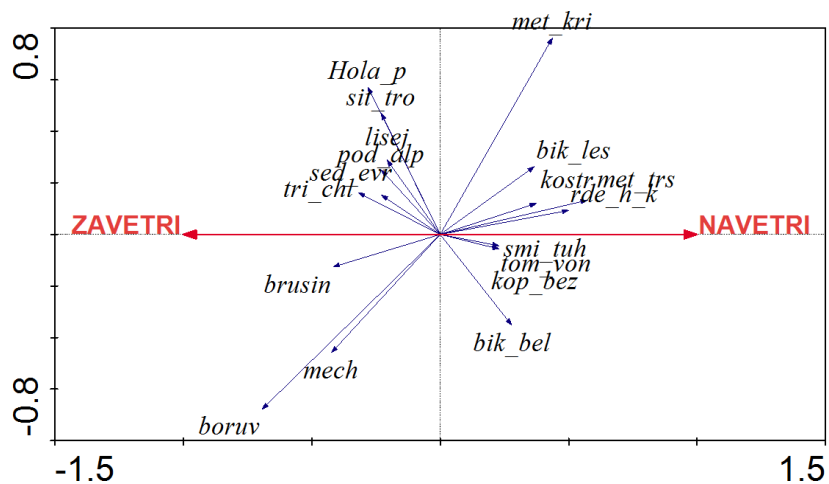
Na obou lokalitách vyhledávají závětrí dle zmíněné RDA analýzy následující typy pokryvu: brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), sedmikvítek evropský (*Trientalis europaea*), třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*), podbělice alpská (*Homogyne alpina*) a povrch bez vegetace. Na obou lokalitách návětrí spíše vyhledávají smilka tuhá (*Nardus stricta*), koprniček bezobalný (*Ligusticum mutellina*) a tomka vonná (*Anthoxanthum odoratum*). Tyto rostliny mají větší průměrné zastoupení na lokalitě Keprník kromě návětrné části i v části střední.

Kostřava nízká (*Festuca supina*), rdesno hadí kořen (*Persicaria bistorta*) a metlice trsnatá (*Deschampsia caespitosa*) mají větší zastoupení na jedné lokalitě v návětrí a na jedné lokalitě v závětrí. Nejhojněji zastoupená rostlina na lokalitě Praděd a druhá nejhojněji zastoupená rostlina na lokalitě Keprník - metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) nekoreluje

ani s návětrím ani se závětrím. Další rostlina s velkým zastoupením - brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idaea*) – na lokalitě Praděd roste spíše v závětrí, kdežto na lokalitě Keprník je nehojnější ve středové části. Podobný výskyt má i mechové patro.



Obr. 31 – Závislost typů pokryvu na půdních kopečcích na Keprníku na skupinách dle efektu návětrí - závětrí



Obr. 32 - Závislost typů pokryvu na půdních kopečcích na Pradědu na skupinách dle efektu návětrí – závětrí

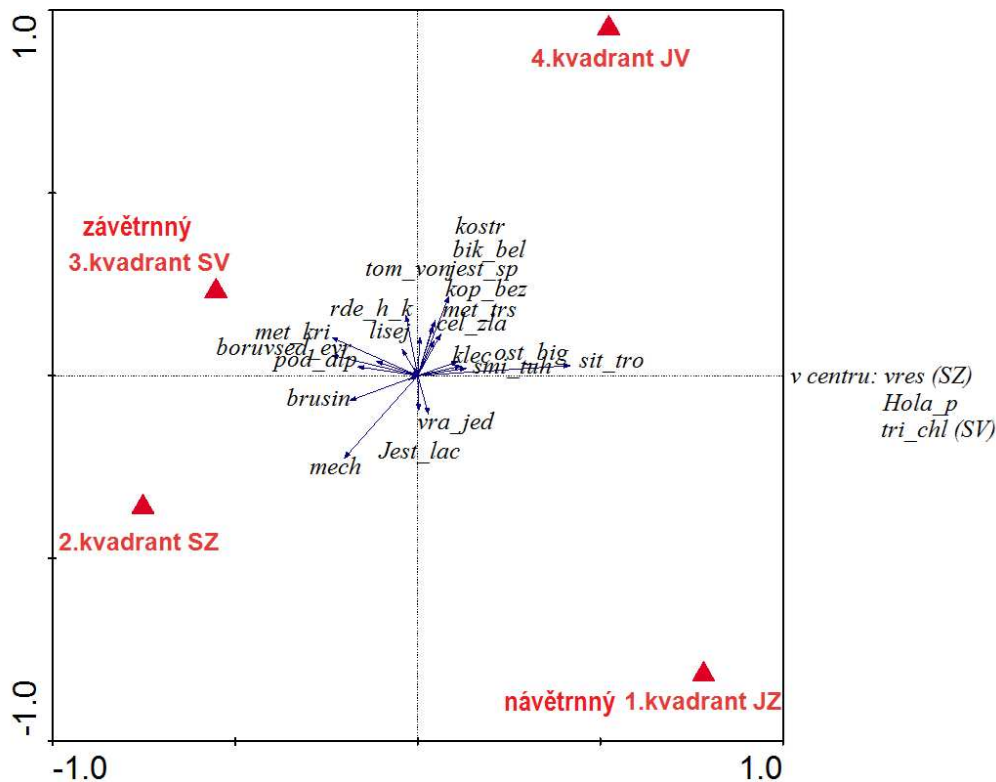
6.6. Vztah typů pokryvu a návětrných / závětrných kvadrantů na půdních kopečkách

Na lokalitě Praděd typ pokryvu není závislý na kvadrantech půdních kopečků, statisticky tato závislost nebyla prokázána. Tato závislost se však projevuje na lokalitě Keprník ($p=0,002$). Další text je proto věnován popisu závislosti typů pokryvu a kvadrantů půdních kopečků pro lokalitu Keprník.

Na lokalitě Keprník se typy pokryvu v jednotlivých kvadrantech liší. Buďto jednotlivé typy pokryvu nejsou zastoupeny ve všech kvadrantech (např. koprníček bezobalný (*Ligusticum mutellina*), zlatobýl obecný (*Solidago virgaurea*)), mají v jednom či více kvadrantech větší / menší zastoupení než v ostatních (např. bika bělavá (*Luzula luzuloides*), metlice trsnatá (*Deschampsia caespitosa*)), a u třech typů pokryvu (vřes obecný (*Calluna vulgaris*), třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) a pokryv bez vegetace) mají ve všech kvadrantech podobné zastoupení, tj. nepreferují ani návětrný ani závětrný kvadrant.

V návětrném kvadrantu (1. kvadrant JZ) vykazuje větší zastoupení oproti zbylým kvadrantům pouze jestřábník Lachenalův (*Hieracium Lachenaii*), sítina trojkланá (*Juncus trifidus*) a vranec jedlový (*Huperzia selago*) (Obr. 33). Sítina trojkланá (*Juncus trifidus*) dosahuje největšího rozdílu v průměrném zastoupení mezi návětrným a závětrným kvadrantem mezi všemi typy pokryvu (34 % v návětrném a 15 % v závětrném kvadrantu).

V závětrném kvadrantu (3. kvadrant SV) vykazuje větší zastoupení oproti zbylým kvadrantům brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), která taktéž dosahuje velkého rozdílu v průměrném zastoupení mezi návětrným a závětrným kvadrantem (50 % v návětrném a 34 % v závětrném kvadrantu). Dalšími typy pokryvu s větším zastoupením v závětrném kvadrantu oproti zbylým kvadrantům jsou: metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), sedmikvítek evropský (*Trientalis europaea*) a lišejníkové patro.



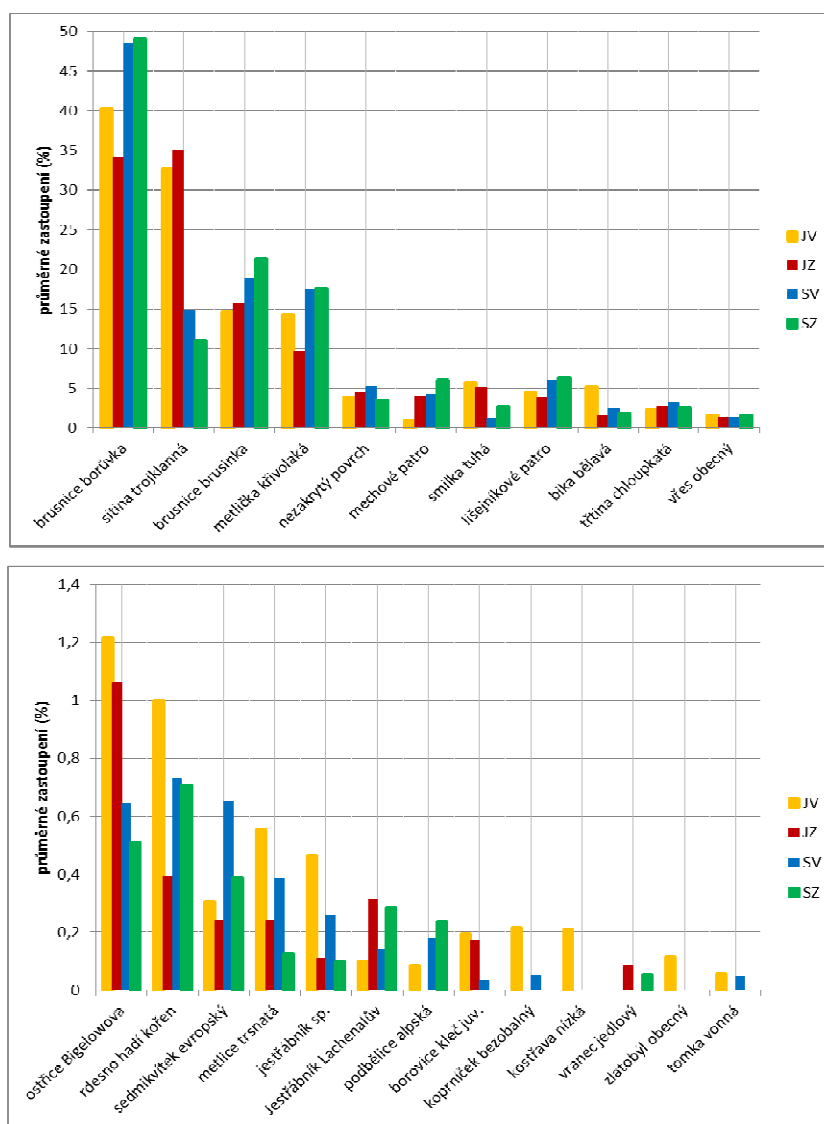
Obr. 33 – Závislost typů pokryvu na kvadrantech půdních kopečků na Keprníku

Typy pokryvu, které mají největší zastoupení v návětrném kvadrantu, se hojně objevují i v 4. kvadrantu JV. Rostliny preferující závětrný kvadrant se často objevují i v 2. kvadrantu SZ. Z výše zmíněného je tedy patrné, že dochází k rozdílnému osidlování zejména dvou polovin půdních kopečků rozdělených osou Z – V (tj. severní a jižní polovina půdního kopečku). Větší rozdíly v zastoupení se projevují v tomto směru, než pokud se půdní kopečky rozdělí na 2 poloviny dle osy J – S (tj. východní a západní polovina půdního kopečku).

Nejvíce druhů rostlin vykazuje korelaci s 4. kvadrantem JV (Obr. 33). Část druhů rostlin (ostřice Bigelowova (*Carex bigelowii*), smilka tuhá (*Nardus stricta*), sítina trojkланá (*Juncus trifidus*)) v něm vykazují podobné průměrné zastoupení jako v návětrném kvadrantu a výrazně menší v závětrném kvadrantu (Obr. 34). Např. sítina trojkланá (*Juncus trifidus*) má zastoupení v návětrném kvadrantu 34 %, ve 4. kvadrantu JV 32 % a naproti tomu v závětrném kvadrantu pouhých 15 % a v 2. kvadrantu SZ 11 %. Následující druhy rostlin mají vyšší zastoupení pouze v tomto 4. kvadrantu JV a nemají podobně vysokou i v návětrném kvadrantu, jak je to u předešlých zmíněných druhů rostlin. Až na biku bělavou (*Luzula luzuloides*) mají však zanedbatelné průměrné zastoupení do 1%. Jsou to: koprníček bezobalný

(*Ligusticum mutellina*), metlice trsnatá (*Deschampsia caespitosa*), jestřábník sp. (*Hieracium* sp) a kostřava nízká (*Festuca supina*).

2. kvadrant SZ je naproti tomu podobnější z hlediska zastoupení druhů rostlin závětrnému kvadrantu. Brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) mají v těchto dvou kvadrantech (závětrný kvadrant a 2. kvadrant SZ) skoro totožné zastoupení, zatímco ve zbylých dvou kvadrantech je jejich zastoupení znatelně menší (Obr. 34). Ve 2. kvadrantu SZ má vyšší průměrné zastoupení oproti ostatním dále tyto typy pokryvu, které zároveň vykazují vždy nejmenší zastoupení v opačném, 4. kvadrantu JV: brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idaea*), lišejníkové a mechové patro.



Obr. 34 – Průměrné zastoupení typů pokryvu v kvadrantech půdních kopečků na lokalitě Keprník

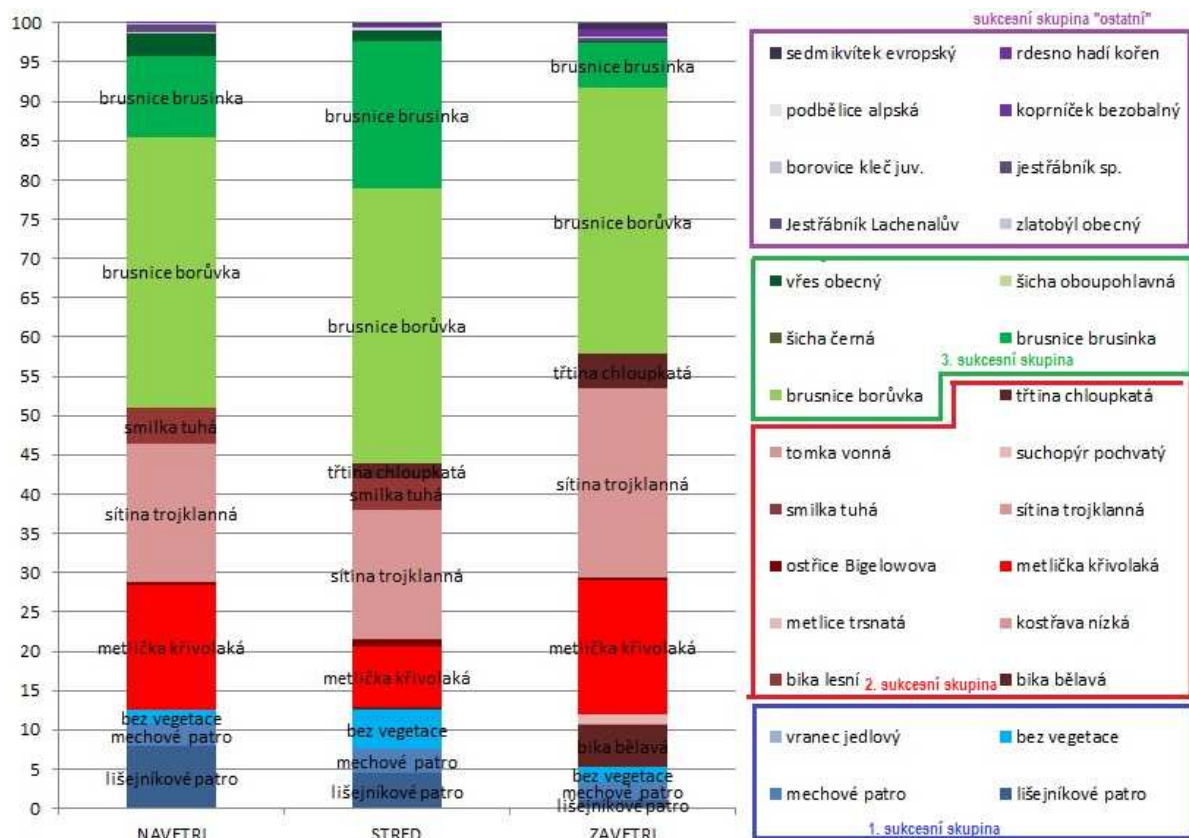
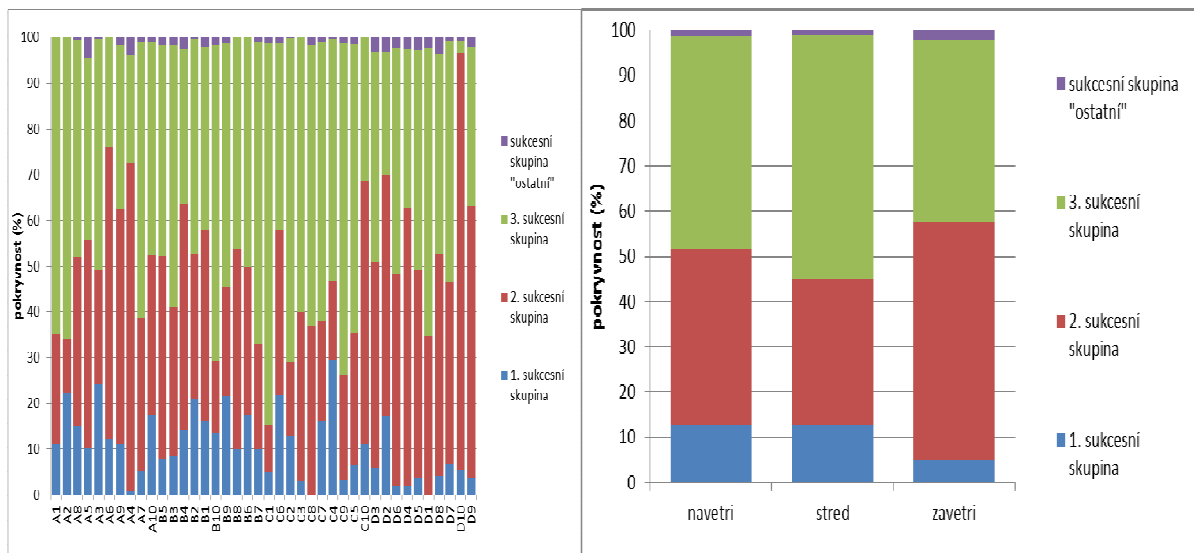
6.7. Sukcesní stádia vegetace na půdních kopečcích

Vegetace na lokalitách Keprník a Praděd byla rozdělena do 3 sukcesních skupin + skupina „ostatní“ (metodika viz kap. 5.2.5., rozdělení viz kap. 6 - Tab. 8). Průměrné zastoupení jednotlivých sukcesních stádií se mezi lokalitami liší. Na lokalitě Keprník je nejvíce zastoupena 3. sukcesní skupina, ze 47 % (1. sukcesní skupina 10 %, 2. sukcesní skupina 41 %, sukcesní skupina „ostatní“ 2 %), kdežto na lokalitě Praděd je nejvíce zastoupena 2. sukcesní skupina ze 64 % (1. sukcesní skupina 8 %, 3. sukcesní skupina 21 %, sukcesní skupina „ostatní“ 7 %).

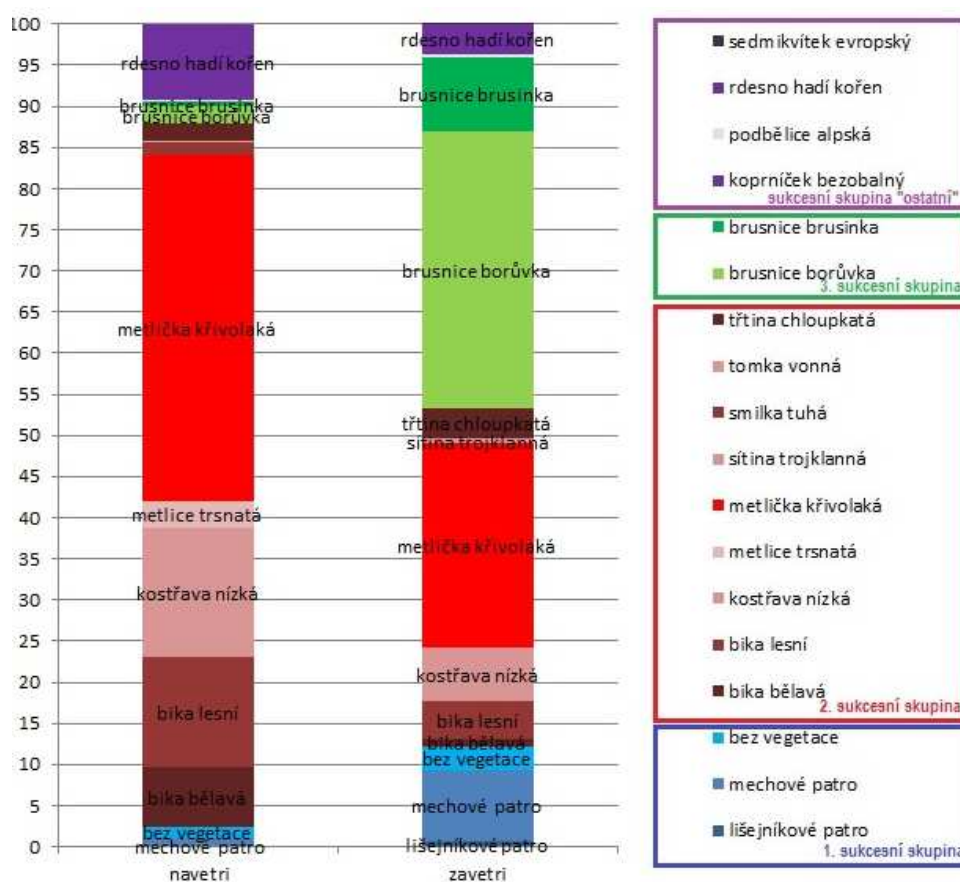
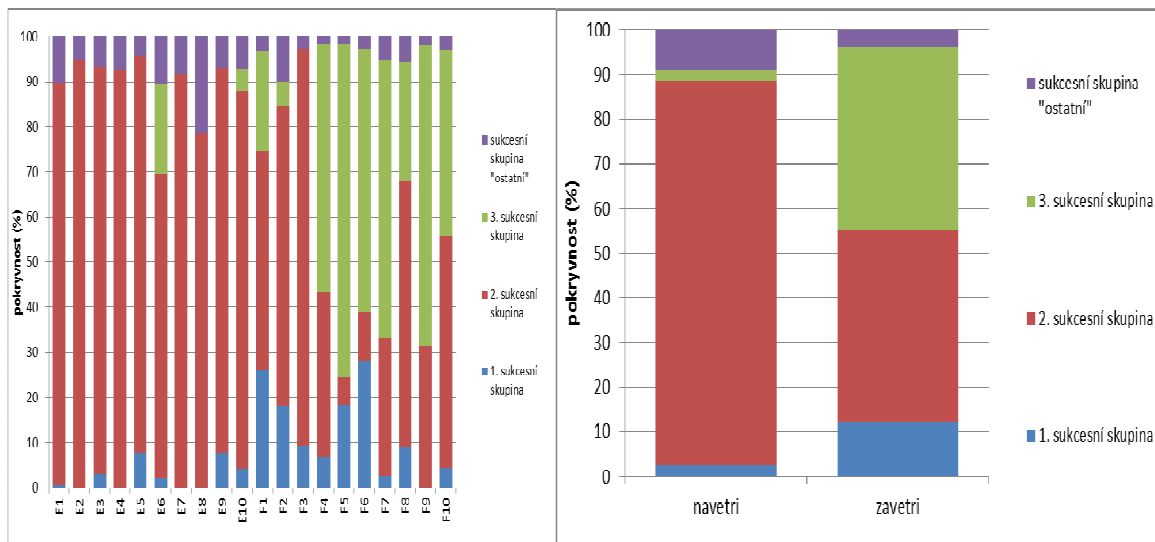
Na obou lokalitách je závěťří reprezentováno podobným procentuálním zastoupením jednotlivých sukcesních skupin (Obr. 35, Obr. 36), avšak návěťří se z tohoto pohledu na obou lokalitách značně liší. Zatímco na lokalitě Keprník na návěťří má 3. sukcesní skupina zastoupení téměř 50 %, na lokalitě Praděd na návěťří tato 3. sukcesní skupina téměř chybí.

Na lokalitě Keprník průměrné zastoupení sukcesních skupin na půdních kopečcích dělených do skupin dle efektu návěťří a závěťří ukazuje, že nejbližší ke klimaxovému stádiu jsou půdní kopečky ve skupině „střed“. Mají nejvíce zastoupenou 3. sukcesní skupinu – vřesovcovité (Obr. 35). Z velké části tuto sukcesní skupinu reprezentuje brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) s brusnicí brusinkou (*Vaccinium vitis-idaea*). Nejmenší pokrytí 1. sukcesní skupinou má na Keprníku závěťří. V závěťří převládá nejvíce zastoupení 2. sukcesní skupiny – graminoidů.

Na lokalitě Praděd dochází k opačnému efektu – největší zastoupení 2. sukcesní skupiny se objevuje na návěťří (Obr. 36). Na lokalitě Praděd v závěťří oproti návěťří narůstá zastoupení jak 1. sukcesní skupiny, tak 3. sukcesní skupiny, v níž převládá zastoupení brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*).



Obr. 35 – Sukcesní skupiny typů pokryvu na půdních kopečcích na Keprníku dělených do skupin dle efektu návětrí a závětrí



Obr. 36– Sukcesní skupiny typů pokryvu na půdních kopečcích na Pradědu dělených do skupin dle efektu návětrí a závětrí

7. DISKUZE

7.1. Morfometrie zkoumaných půdních kopečků na Keprníku a Pradědu

Půdní kopečky tříděné do skupin dle efektu návětrí a závětrí se na lokalitě Praděd morfometricky neliší. Na lokalitě Keprník mají půdní kopečky ve středové skupině větší variabilitu v objemu půdního kopečku a jsou průměrně větší, než půdní kopečky v návětrí a závětrí. Dle Marka (1994) rozměry půdního kopečku klesají s rostoucí exponovaností vůči větrnému proudění. Na lokalitě Keprník jsou sice půdní kopečky na návětrí menší, než ve skupině střed, jejich rozměr je ale podobný rozměru půdních kopečků v závětrí.

Orientace hlavních os půdních kopečků je převážně určena sklonem svahu (Grab, 1997, Mark, 1994), avšak Grab, 2005b ve výzkumu v západním Lesothu na svazích se sklonem cca 3° zjistil jinou orientaci, než je sklon svahu. Dle autora (Grab, 2005b) existují ještě jiné faktory, zejména orientace vůči světovým stranám a vůči převládajícímu směru větru, které kontrolují orientaci hlavní osy půdních kopečků. Tyto faktory se nejspíše uplatňují i na lokalitách Keprník a Praděd, kdy orientace hlavní osy nekoreluje se sklonem svahu na lokalitě. Na naprosté většině lokalit ve světě (e.g. Finsko (Laponsko) (Seppälä, 1998); Kanada (delta Mackenzie) (Tarnocai a Zoltai 1978); Švédsko (Abisko) (Kozłowska a Raczkowska, 2002); Nový Zéland (Old Man Range) (Scott et al., 2008; Mark, 1994); Jižní Korea (Jeju Island) (Kim, 2008); Austrálie (Snowy mountains) (Costin a Wimbush, 1973) etc.) mají půdní kopečky kruhový půdorys nebo prodloužení hlavní osy není ve výzkumech uvažováno. Na lokalitách Keprník a Praděd orientace hlavních os půdních kopečků částečně koreluje s převládajícím směrem větru. Orientace hlavních os může být tak částečně vysvětlena působením tohoto ekologického faktoru (sensu Grab, 2005b).

7.2. Rozdíly v typu pokryvu na Keprníku a Pradědu

7.2.1. Použití metody Ellenbergových čísel a fytoocenologických snímků

Pro sběr dat na lokalitách Keprník i Praděd byla použita metoda fytoocenologického snímkování. Fytoocenologické snímkování je zatím jediný použitelný systém sběru dat, jakkoli geograficky omezeně platný a subjektivitou zatížený (Hédl, 2005). Ekologické faktory na lokalitách byly částečně popsány pomocí Ellenbergových čísel. Koncept indikačních hodnot vychází z terénní zkušenosti, že řada druhů je svým výskytem vázána na stanoviště, která svými vlastnostmi vyhovují jejich ekologickým nárokům (Zelený, 2012). Výhodou i nevýhodou použití vegetačního pokryvu jako vysvětlení ekologických faktorů je, že se jedná o komplexní vyjádření proměnných prostředí. Výskyt rostlin je výsledkem souhrnného, dlouhodobého působení ekologických faktorů (Diekmann, 2003) a tudíž je použití Ellenbergových čísel pro odhad ekologických faktorů vhodné (sensu Zelený, 2012; Diekmann, 2003). Druhy rostlin jsou však vhodné pouze pro odhad kvalitativních, nikoliv kvantitativní vlastností ekologických faktorů, a díky komplexnosti působení různých složek je třeba brát interpretaci samotného ekologického faktoru na základě vegetace s rezervou (sensu Diekmann, 2003).

7.2.2. Rozdíly mezi lokalitami Keprník a Praděd na základě typu pokryvu

Z hlediska půdního typu jsou obě lokality podobné (půdní mapy [online], 2012). Také z hlediska úhrnu srážek je možné je považovat za podobné (NOAA [online], 2013), a ani ve vypadávání tuhých srážek zde nejsou velké rozdíly (Tolasz et al., 2007). Lokalita Praděd je ve vyšší nadmořské výšce a má severní orientaci, která vede k většímu zástínu lokality než je tomu na Keprníku, tudíž může docházet k nepatrným rozdílům v trvání sněhové pokrývky a v jejím pozdějším odtávání. Na lokalitě Praděd je dle Tolasze et al. (2007) v průměru delší doba setrvání sněhové pokrývky za sezónu. Rozdíly v mocnosti sněhové pokrývky mezi lokalitami (i v jejich rámci) se zde však tvoří zejména díky účinkům větru (sensu Banaš et al., 2010).

Orientace a sklon svahu pravděpodobně ovlivňuje větší variabilitu druhů rostlin na lokalitě Keprník. Zatímco zkoumaná lokalita na Keprníku je exponována k západu, severozápadu a severu s mírným sklonem 0 – 4°, lokalita Praděd je orientována výhradně na sever a s větším sklonem 6 – 10°. Variabilnější orientace lokality Keprník umožňuje větší

distribuci slunečního záření a také větší účinky větru na rozložení sněhové pokrývky, než je tomu na lokalitě Praděd (pouze S orientace).

Účinky ekologického faktoru vítr může indikovat zastoupení sítiny trojklané (*Juncus trifidus*) na půdních kopečkách. Sítina trojklaná (*Juncus trifidus*) vyhledává sušší místa (sensu Ellenberg et al., 1992). Ta se vytváří zejména působením větru, který v zimě přesouvá sněhovou pokrývku a celkově má vysušující účinky na půdu (Scott et al., 2008, Ellenberg, 2009). Na lokalitě Keprník se sítina trojklaná (*Juncus trifidus*) na půdních kopečkách vyskytuje z 23 %, kdežto na lokalitě Praděd byla nalezena pouze na jednom půdním kopečku. Vítr má tedy nejspíše na lokalitě Keprník větší vliv na rozložení vegetace, než na lokalitě Praděd. Přítomnost sítiny trojklané (*Juncus trifidus*) na Keprníku pravděpodobně neznačí sušší prostředí celé lokality oproti lokalitě Praděd, ale poukazuje na účinky větru i díky tomu, že na lokalitě Keprník je v závětrí přítomen suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*), který naopak indikuje vlhké prostředí (sensu Ellenberg, 1992, Chytrý et al., 2010) a na lokalitě Praděd nebyl fytoocenologickým snímkováním vůbec zaznamenán. Severní orientace lokality Praděd také pravděpodobně způsobuje kromě menších účinků větru i absenci světlomilných druhů. Většina rostlin, které chybí na lokalitě Praděd, mají dle Ellenbergových čísel vysokou hodnotu u ekologického faktoru světlo (sensu Ellenberg, 1992).

Na lokalitě Praděd jsou znatelně více zastoupeny graminoidy oproti lokalitě Keprník. Tento fakt může souviset s rozdílnými sukcesními stádii, které by poukazovaly na větší maturitní stádium půdních kopečků na Keprníku (viz kap. 7.6.). Méně graminoidů na Keprníku může souviset i s větším objemem těchto půdních kopečků. Je však otázkou, do jaké míry jsou lokality takto vzájemně porovnatelné vzhledem k rozdílným dominantním druhům a k rozdílům v orientaci lokalit a jejich nadmořským výškám.

7.2.3. Rozdíly mezi půdními kopečky a kontrolními stanovišti na základě typu pokryvu

Typ pokryvu na půdních kopečkách se liší oproti místům, kde se půdní kopečky nenachází (sensu Kozłowska a Raczkowska, 2002; Scott et al., 2008; Mark, 1994; Grab, 2005b; Scotter a Zoltai, 1982; Rossi, Pirola a Zurli, 1998 etc.). Na obou lokalitách byly nalezeny znatelné rozdíly mezi vegetací na půdních kopečkách a kontrolních stanovištích (~ místech bez půdních kopečků) (Příloha 4). Na každé lokalitě se liší dominantní druh mezi půdními kopečky a kontrolními stanovišti. Rozdíly, zda se jedná o reliéf s půdními kopečky či

bez nich, indikují zejména druhy s velkým zastoupením. Větší rozdíly mezi průměrným zastoupením u jednotlivých druhů rostlin (resp. typů pokryvu) na půdních kopečcích a kontrolních stanovištích byly nalezeny na lokalitě Keprník. Svojí přítomností půdní kopečky pozměňují intenzitu působení ekologických faktorů a vytváří tak jiné životní podmínky pro rostliny, než je tomu na plochých kontrolních stanovištích (Scotter a Zoltai, 1982). Dokládá to fakt, že na Keprníku lze projevy efektu návětrí a závětrí na lokalitě pozorovat na kontrolních stanovištích, avšak stanovištní podmínky na půdních kopečcích jsou natolik pozměny, že tyto projevy návětrí a závětrí na půdních kopečcích pozorovat nelze (tj. byla prokázána závislost typů pokryvu na transektu návětrí – závětrí na kontrolních stanovištích, ale ne na půdních kopečcích).

Ohledně počtu druhů na půdních kopečcích a kontrolách nebylo potvrzeno, že by se na půdních kopečcích nacházel znatelně menší počet druhů, než na kontrolních stanovištích, jako tomu bylo na lokalitě Passo d'eira v Alpách (Rossi, Pirola a Zurlì 1998). Počet druhů se na lokalitě Keprník a Praděd na půdních kopečcích a kontrolních stanovištích příliš neliší (tj. na lokalitě Keprník bylo zjištěno na půdních kopečcích o 3 druhy vegetace méně a na lokalitě Praděd o 2 druhy vegetace více než na půdních kopečcích).

Tarnocai a Zoltai (1978) popisují větší přítomnost mechů a lišejníků v okolí půdních kopečků a v úžlabí, než na samotných půdních kopečcích (výzkum Mackenzie Valley, Kanada), Mark (1994) (výzkum na Old Man Range, Nový Zéland) popisuje více mechů a lišejníků na tělesech půdních kopečků. Na Keprníku i Pradědu jsou přítomny více mechy a lišejníky také na tělesech půdních kopečků. Lokalita Mackenzie Valley se ovšem nachází na permafrostu, kdežto lokality Old Man Range a Keprník a Praděd se nachází na občasně zmrzlé půdě, tudíž by rozdíl v osídlování mechy a lišejníky mohl být způsoben přítomností / absencí permafrostu. Přítomností či absencí permafrostu je také podmíněn větší podíl organické složky na půdním kopečku / v úžlabí (více viz Kodrínková, 2011). Mark (1994), Grab (2005b) či Scott et al. (2008) na lokalitách s občasně zmrzlou půdou popisují vyšší podíl organické hmoty v centru kopečku, naproti tomu Kokejl, Burn a Tarnocai (2007) či Walker et al. (2008) na lokalitách s permafrostem popisují větší podíl organické složky v úžlabí.

Prostředí půdních kopečků je oproti úžlabí a okolnímu reliéfu sušší a chladnější (sensu Grab, 2005b; Scott et al., 2008). Zatímco na lokalitě Keprník je suchomilná a chladnomilná sítina trojklaná (*Juncus trifidus*) přítomna o 20 % více na půdních kopečcích oproti kontrolním stanovištím (taktéž suchomilná brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idaea*) je

přítomna na lokalitě Keprník o 15 % více na půdních kopečcích a chladnomilné lišejníkové patro o 10 % více na půdních kopečcích), vlhkomilný suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*) je přítomen na lokalitě Keprník pouze na kontrolních stanovištích (sensu Ellenberg, 1992; Johnson a Billings, 1962).

Dalším faktorem, který způsobuje rozdílné životní podmínky pro vegetaci na půdních kopečcích oproti místům bez půdních kopečků (~ kontrolním stanovištím), je dostupnost živin. V rámci lokalit v mikroměřítku mohou nastat velké rozdíly v dostupnosti živin díky probíhající kryoturbaci v půdních kopečcích. Živiny totiž kopírují kryoturbované horizonty (Broll, Tarnocai a Muerell, 1999). Záleží tedy na jejich rozložení, jestli a kde se živiny dostanou až na povrch případně naopak do větších hloubek. Obecně se však platí, že větší dostupnost živin je na půdních kopečcích oproti místům, kde se půdní kopečky nenacházejí (Klaus, Becher a Klaminder, 2013). Je to nejspíše i proto, že místa bez půdních kopečků jsou vlhčí, protože se zde déle drží sníh. Tím pádem jsou živiny částečně vymývány (sensu Ellenberg, 2009), kdežto na půdních kopečcích díky kryoturbaci dochází k „cirkulaci“ živin (Klaus, Becher a Klaminder, 2013).

7.3. Vztah typů pokryvu a morfometrie zkoumaných půdních kopečků na Keprníku a Pradědu

Na lokalitě Praděd žádná závislost morfometrických charakteristik půdních kopečků a typu pokryvu nebyla prokázána, protože tato lokalita je z hlediska morfometrických charakteristik půdních kopečků relativně homogenní. Na lokalitě Keprník průměrné zastoupení typu pokryvu závisí na objemu půdních kopečků. Tews (2004) na lokalitě Churchill (Manitoba, Kanada) popisuje snížení počtu vegetačních druhů s rostoucím objemem půdního kopečku. Na lokalitě Keprník ve skupině, kde jsou půdní kopečky průměrně nejobjemnější (střed), bylo zaznamenáno nejvíce typů pokryvu (resp. druhů rostlin) a dochází zde k opačnému trendu než ve výzkumu Tewe (2004) (Hudson bay, Kanada). Dle tohoto autora se však mění zejména výška půdních kopečků, která má daleko větší vliv na nerovnoměrné rozmístění sněhové pokrývky a vyšší půdní kopečky pak vyčnívají nad sněhovou pokrývkou. Tyto části půdních kopečků jsou pak více vystaveny účinkům větru, a proto mohou mít méně druhů. Na lokalitách Keprník a Praděd byly půdní kopečky z hlediska výšky homogenní.

Se zvětšujícím se objemem půdního kopečku narůstá průměrné zastoupení zejména vřesovcovitých (brusnice brusinky (*Vaccinium vitis-idaea*) a brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*)) a snižuje se zastoupení graminoidů - např. smilky tuhé (*Nardus stricta*), tomky vonné (*Anthoxanthum odoratum*), třtiny chloupkaté (*Calamagrostis villosa*), metličky křivolaké (*Avenella flexuosa*) (Příloha 4). U větších půdních kopečků dochází tak ke kolonizaci zejména vřesovcovitými, které vytlačují přítomné graminoidy. Mohlo by jít tedy spíše o projev sukcesních stádií na půdních kopečcích, které jsou objemnější a tím pádem o projev poklesu mrazového zdvihu a obecně mrazové aktivity, než o primární závislost typu pokryvu na objemu půdního kopečku (viz kap. 7.6.). Brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) na rozdíl např. od sítiny trojkланé (*Juncus trifidus*) není příliš tolerantní k mrazovým procesům v půdě (Cannone a Gerdol, 2004; Anderson a Bliss, 1998). V ordinačním diagramu (Obr. 30) je patrné, že se však nejedná o nijak těsný vztah brusnice brusinky (*Vaccinium vitis-idaea*) a brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*) či sítiny trojkланé (*Juncus trifidus*) v závislosti na objemu půdního kopečku.

7.4. Vztah typů pokryvu a návětrí a závětrí na Keprníku a Pradědu

7.4.1. Vymezení návětrí a závětrí na Keprníku a Pradědu

Dle Evanse et al. (1989) je sněhová pokrývka nejcitlivějším indikátorem pro určení směru zimního větru. Směr zimního větru je důležitější, než směr větru během celého roku právě díky rozložení sněhové pokrývky, která je pro rozložení vegetace dle Scotta et al. (2008), Walkera (2011) či Evanse et al. (1989) nejdůležitější ekologický faktor. Johnson a Billings (1962) považují mrazové pochody v půdě za jedno z nejdůležitějších kritérií pro rozmístění vegetace na půdních kopečcích. Jejich působení je ale opět mimo jiných faktorů těsně spjato s rozložením sněhové pokrývky a tedy účinky větru. Ellenberg (2009) uvádí jako jedno ze stěžejních kritérií interakci mezi růstovými podmínkami pro vegetaci v létě a dostupností vody v pozdní zimě. Dostupnost vody v zimě je ovšem opět ovlivněna sněhovou pokrývkou. Walker (2011) přiřazuje k faktorům, které nejvíce ovlivňují rozložení vegetace kromě sněhové pokrývky i pH půdy a chod teplot v letním období.

Směr větru určený Uxou (nepublikováno) se shoduje s dostupnými daty na lokalitě Keprník (Jeník 1961, Maděra 2011), na lokalitě Praděd by dle Jeníka (1961) měl být

převládající směr větru západo – severo – západní dle anemo – orografického systému Divoké Desné a dle dostupných dat z bývalé meteorologické stanice na Pradědu směr západní. Dle měření asymetricky vyvinutých korun stromů Uxou na lokalitě Praděd je převládající zimní vítr spíše západo – jiho – západní. Tento rozdíl může být dán jednak rozdílem směrů větru na vrcholu Pradědu a na samotné lokaltě a jednak tím, že převládající zimní vítr může mít mírně jiný směr než průměrný směr větru během celého roku. Dle Tejnské a Tejnského (1972) velmi silné větry na této lokalitě vanou většinou od jihozápadu až jihu (oproti převládajícím mírnějším větrům, které vanou ze západu). Tak mohou mít majoritní vliv na formování korun stromů a ukládání sněhové pokrývky díky své síle. Sobíšek (2000) také uvádí, že nejsilnější větry na těchto lokalitách vanou právě v zimě. I na lokalitě Keprník zmiňuje Maděra et al. (2011) nejsilnější zimní větry od jihu, případně jihozápadu.

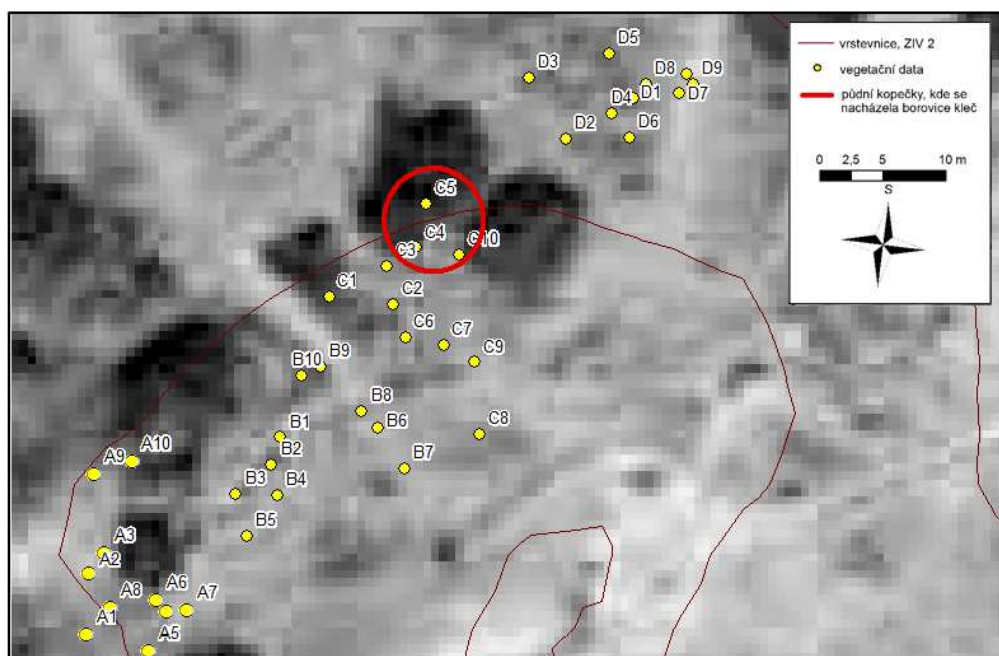
7.4.2. Indikační druhy rostlin a vlastnosti návětrí a závětrí na Keprníku a Pradědu

Rozložení vegetace na lokalitách je výsledek působení mnoha ekologických faktorů dohromady (Diekmann, 2003). Vlastnosti stanoviště určitého druhu rostliny jsou určeny často právě díky unikátní kombinaci těchto faktorů a je tedy obtížné rozlišit, který druh by mohl případně indikovat jaký ekologický faktor. Ekologický faktor, který způsobuje největší rozdíly ve stanovištních podmínkách v rámci lokality, je pravděpodobně vítr a rozložení sněhové pokrývky (sensu Maděra et al., 2011). Právě tyto dva faktory (vítr a sněhová pokrývka) by měly tedy být pomocí rozložení vegetace nejsnadněji vysvětlitelné, stále je však třeba počítat i s možným vlivem dalších faktorů (viz kap. 3.1.).

Rozmístění druhů rostlin koreluje s výškou sněhové pokrývky a nepřímo tak indikuje větrné podmínky lokality (sensu Evans et al., 1989). Na základě rozložení vegetace na obou lokalitách se ekologické podmínky na půdních kopečcích na návětrí a na půdních kopečcích na závětrí liší. Na obou lokalitách je však efekt návětrí a závětrí prokazatelný pouze, pokud jsou půdní kopečky rozděleny do skupin dle efektu návětrí – závětrí, nikoliv pokud je efekt návětrí a závětrí vyjádřen transektem. Ten byl prokázán pouze na kontrolních stanovištích na Keprníku. To může podporovat fakt, že na Keprníku jsou projevy účinku větru znatelnější (a také fakt, že půdní kopečky znatelně mění ekologické podmínky rostlin, jelikož tento transekt byl prokázán pouze na kontrolních stanovištích, nikoliv na půdních kopečcích, zmíněno výše).

Znatelnější projevy účinku větru na lokalitě Keprník, nežli na lokalitě Praděd dokládá také počet typů pokryvu ve skupinách dle efektu návětrí a závětrí. Na lokalitě Praděd se návětrí a závětrí počtem druhů neliší. Na lokalitě Keprník je počtem druhů nejbohatší skupina střed (22 druhů), v závětrí se nachází 18 druhů a na návětrí 14 druhů. Návětrná skupina má nejmenší počet druhů vegetace díky svým extrémním podmínkám, které část rostlin na lokalitě netoleruje. Druhová bohatost skupiny střed může souviset s jejím umístěním mezi extrémnějším návětrím a závětrím, kde se potkávají druhy preferující návětrí i druhy preferující závětrí.

Největší počet druhů ve skupině střed na lokalitě Keprník by ještě mohl být ovlivněn přítomností borovice kleč (*Pinus mugo*), která byla v sezóně 2009/2010 odstraněna (Obr. 37). Probíhající sukcese na poškozených místech (v jinak již pokročilém stádiu sukcese vegetace na zbytku prostoru) by zde mohla dočasně zvýšit počet druhů. Dosavadní výzkumy prokázaly, že existence klečových porostů výrazně mění abiotické podmínky a vyvolává změny ve struktuře a fungování rostlinných společenstev alpinské tundry (Banaš et al., 2010). Půdní kopečky, které byly v blízkosti borovice kleč (*Pinus mugo*) (zejména C4, C5 a C10), však nemají zvýšený počet druhů a tudíž pravděpodobně tento jev s přítomností borovice kleč (*Pinus mugo*) nesouvisí.



Obr. 37 – Borovice kleč na lokalitě Keprník před rokem 2009; přítomnost borovice kleč znázorňují tmavá místa na fotografii

Indikačními druhy pro návěťří a závěťří na lokalitách Keprník a Praděd jsou na půdních kopečcích druhy se středním až malým průměrným zastoupením. Naprostá většina druhů s velkým průměrným zastoupením na půdních kopečcích neindikují dobře ani návěťří ani závěťří ani na jedné z lokalit. Velké zastoupení může signalizovat nevyhraněnost druhu vůči ekologickým podmínkám a i snadnější šíření v rámci lokality (Moravec et al., 1994). Dominantní druhy také přirozeně nejvíce ovlivňují vnitřní prostředí fytoocenózy a dochází zde k pozitivní zpětné vazbě (Moravec et al., 1994). Výjimku částečně tvoří brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), která poměrně dobře indikuje na obou lokalitách spíše závěťří (Příloha 2, Příloha 3). Dle Zahradníka a Duchoslava (2012) místa s porosty brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*) značí místa s vyšší sněhovou pokrývkou, pozdějším odtáváním sněhu a místa ne tak exponovaná vůči větru.

Díky rozdílným dominantním druhům na lokalitách, rozdílným větrným a expozičním podmínkám a možnému rozdílnému sukcesnímu stádiu vegetace na půdních kopečcích (viz kap. 7.6.) lze považovat jen pár druhů vegetace za tzv. indikační druhy ekologických faktorů platné jak na lokalitě Keprník, tak na lokalitě Praděd dohromady. Část druhů poukazuje na jiný ekologický faktor či ekologické podmínky na lokalitě Keprník, než na lokalitě Praděd případně ty samé ekologické podmínky mohou být na každé lokalitě indikovány jinými druhy.

Na lokalitě Keprník se metlice trsnatá (*Deschampsia caespitosa*) nachází spíše na půdních kopečcích na závěťří a na lokalitě Praděd se nachází spíše na půdních kopečcích na návěťří. Stejně tak je tomu u druhů rostlin rdesno hadí kořen (*Persicaria bistorta*) a kostřava nízká (*Festuca supina*) (Příloha 4). Další druhy preferující skupinu střed na lokalitě Keprník preferují rozdílně návěťří a závěťří na lokalitě Praděd. Tato částečná podobnost stanovištních podmínek závěťří na lokalitě Keprník a návěťří na lokalitě Praděd může signalizovat celkové větší zastínění a vlhkost celé lokality Praděd nebo může poukazovat také na rozdílná vývojová stádia a stupně aktivity půdních kopečků na lokalitách a s tím spojená sukcesní stádia vegetace. Poukazuje také na fakt, že na lokalitě Keprník je návěťří znatelně exponovanější vůči větru než návěťří na lokalitě Praděd. To naznačuje určitá specifika odlišná pro každou lokalitu; lokality nemohou být tedy ve všech ohledech vzájemně porovnatelné.

Závěťří na lokalitě Praděd je specifické přítomností borovice kleč (*Pinus mugo*) která zde nejspíše ovlivňuje zastoupení druhů. Závěťří je oproti návěťří na lokalitě Praděd odlišné zejména velkým průměrným zastoupením brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*), která se dle Banaše et al. (2010) velmi dobře uchytává pod podrosty borovice kleč (*Pinus mugo*).

Půdní kopečky v porostních světlinách dále od borovice kleč (*Pinus mugo*) jsou pokryty hlavně metličkou křivolakou (*Avenella flexuosa*) (Banaš et al, 2010), kterou je pokryto na Pradědu zejména návětrí.

Na lokalitě Keprník se změna průměrného zastoupení typů pokryvu na půdních kopečkách podél transektu návětrí – závětrí neprojevila u všech druhů (Tab. 10), protože některé druhy mají širší ekologické optimum než je na lokalitě Keprník. Za indikační druhy na půdních kopečkách, indikující závětrí (na základě prokázané závislosti na transektu návětrí – závětrí) lze považovat: sedmikvítek evropský (*Trientalis europaea*), třtinu chloupkatou (*Calamagrostis villosa*) a biku bělavou (*Luzula luzuloides*). Lišejníkové patro a vřes obecný (*Calluna vulgaris*) lze považovat za indikující návětrí při zvyšování jejich průměrného zastoupení na půdních kopečkách.

Dle rozložení vegetace je závětrí na Keprníku vlhčí oproti návětrí, protože se v něm vyskytují vlhkomilnější druhy - suchopýr pochvatý (*Eriophorum vaginatum*), metlice trsnatá (*Deschampsia caespitosa*) či třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) (Příloha 2). Metlice trsnatá (*Deschampsia caespitosa*) se vyskytuje na vlhkých místech (Ellenberg, 2009) s delší dobou trvání sněhové pokrývky (Johnson a Billings, 1962) a třtina chloupkatá (*Calamagrostis villosa*) se suchopýrem pochvatým (*Eriophorum vaginatum*) jsou dle Ellenbergových čísel vlhkomilné druhy (sensu Ellenberg, 1992). Naproti tomu lišejníkové patro se uchytává zejména na návětrí. Lišejníky jsou velmi odolné vůči suchu (sensu Ellenberg, 2009).

7.5. Vztah typů pokryvu a návětrných / závětrných kvadrantů na půdních kopečkách

Na lokalitě Praděd nelze pozorovat projevy účinků větru na návětrném a závětrném kvadrantu půdních kopečků (rozdíl mezi těmito kvadranty nebyl signifikantní). Naopak na lokalitě Keprník byly tyto rozdíly mezi návětrným a závětrným kvadrantem výrazné.

Na lokalitě Keprník je návětrný kvadrant díky své orientaci oproti závětrnému kvadrantu více osvětlený, tudíž návětrí na půdním kopečku indikují částečně i druhy reagující na světelné podmínky. Díky vysušujícím účinkům větru lze tedy v návětrném kvadrantu nalézt druhy světlomilnější, teplomilnější a suchomilnější, než v závětrném kvadrantu. Část rostlin neosidluje výhradně návětrný či závětrný kvadrant, ale spíše severní či jižní polovinu půdního kopečku, což je dáno pravděpodobně právě světelnými podmínkami a také jižní

orientací velmi silných větrů (Tejnský a Tejnská, 1972), které mají větší sílu přemístit sněhovou pokrývku v tomto směru, která tak již zůstává i při slabších větrech z jiných směrů (Maděra et al., 2011).

Vegetace s velkým zastoupením je dobrým indikátorem návětrného a závětrného kvadrantu na půdním kopečku. Nejvíce vyhraněným druhem vegetace s největším rozdílem mezi návětrným a závětrným kvadrantem je sítina trojkланá (*Juncus trifidus*). Její velké zastoupení indikuje návětrný kvadrant. Jak již bylo zmíněno, je dobrým indikátorem vyfoukávaných míst a dle Ellenbergových čísel má jednu z nejvyšších hodnot pro světelné podmínky (Ellenberg, 1992). Spolu s ní lze za indikaci návětrného kvadrantu (jižní poloviny půdního kopečku) částečně považovat i smilku tuhou (*Nardus stricta*), která má ale na lokalitě Keprník na půdních kopečkách již relativně malé průměrné zastoupení (méně než 4 %). Je však také indikačním druhem návětrí na celé lokalitě jak na Keprníku, tak na Pradědu.

Za indikační druhy závětrného kvadrantu lze považovat brusnici borůvku (*Vaccinium myrtillus*) a metličku křivolakou (*Avenella flexuosa*) (Příloha 4). Brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) není odolná vůči extrémním teplotám a v zimě potřebuje být přikrytá vrstvou sněhu (Ellenberg 2009). Navíc není odolná ani proti větru (Ellenberg 2009). Indikuje také závětrí i na celé lokalitě. Taktéž metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*) je pokládána za druh vegetace, který vyhledává sněhová výležiska (Šafář et al., 2003). Tyto druhy tedy dokládají, že závětrný kvadrant je přikryt oproti návětrnému kvadrantu větší vrstvou sněhové pokrývky po delší dobu (Obr. 38). Silné prokořenění brusnice borůvky (*Vaccinium myrtillus*) umožňuje dostat se k humusovým látkám v hlubších horizontech, a navíc působí jako zvýšená retenční kapacita pro půdní vodu (Vavříček a Pecháček, 2011). Z druhů s menším zastoupením indikuje dobře závětrí i sedmikvítek evropský (*Trientalis europaea*), který je dle Zeidlera et al. (2010) stínomilný a indikuje i závětrí na celé lokalitě.



Obr. 38 – Závětrné kvadranty přikryté vrstvou sněhu na lokalitě Keprník (3.5. 2011)

Některé typy pokryvu (resp. druhy rostlin) přítomné na půdních kopečcích na lokalitě Keprník pravděpodobně značí jiný ekologický faktor, než je vítr. Takovým typem pokryvu je pravděpodobně mechové patro, jehož průměrné zastoupení je největší v 2. kvadrantu SZ (Příloha 2), který je nejstinnější a vlhčí. Místa, kde se drží déle sníh, jsou vlhčí a často porostlé mechy či lišejníky (Ellenberg, 2009). Lišejníkové patro je však oproti mechovému patru zastoupeno i v návětrném kvadrantu, protože v tomto prostředí mohou využít lišejníky svou výhodnou vlastnost – odolnost i vůči suchu (Ellenberg, 2009). Část rostlin má největší průměrné zastoupení ve 4. kvadrantu JV. Jsou to kostřava nízká (*Festuca supina*), bika bělavá (*Luzula luzuloides*), jestřábník sp. (*Hieracium* sp), koprníček bezobalný (*Ligusticum mutellina*), metlice trsnatá (*Deschampsia caespitosa*) a zlatobýl obecný (*Solidago virgaurea*) (Příloha 4). Některé z nich jsou dokonce zastoupeny pouze v tomto 4. kvadrantu JV. Jejich přítomnost by tak mohla značit zvýšený přísun světla a tepla oproti ostatním kvadrantům, dle Ellenbergových čísel se jedná o světlomilné druhy (Ellenberg, 2009).

7.6. Sukcesní stádia vegetace na půdních kopečcích

Hopkins a Sigafos (1951 in Johnson a Billings, 1962) tvrdí, že nelze sukcesní stádia a následné klimaxové stádium vegetace v periglaciálním prostředí pozorovat, avšak výsledky ukazují, že je možné ve shodě s Tremlem, Křížekem, Engelem (2010b) na Keprníku a Pradědu rozlišit 3 stádia sukcese: 1. kolonizaci mechy a lišejníky, 2. sukcesi graminoidy a 3.

nahrazení graminoidů brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*). Kolonizace mechů a lišejníků probíhá většinou na kryoexpulzních boulicích, vyvinutých nejčastěji po mechanické disturbanci povrchu (Sutton, Hermanutz, Jacobs, 2006; Trembl, Křížek, Engel, 2010b). Velké zastoupení mechového a lišejníkového patra a nízký počet druhů signalizuje aktivní pohyby půdy a relativně velkou intenzitu mrazových procesů (Cannone a Gerdol, 2004). Dle uvedeného schématu sukcese by půdní kopečky na lokalitě Keprník byly blíže ke klimaxovému stádiu, než na lokalitě Praděd. Na lokalitě Keprník jsou půdní kopečky pokryty z cca 50 % druhy z 3. sukcesní skupiny (zejména brusnicí borůvkou (*Vaccinium myrtillus*) a brusnicí brusinkou (*Vaccinium vitis-idaea*)), kdežto na lokalitě Praděd by vegetace na půdních kopečcích reprezentovala spíše 2. sukcesní stádium, kde jsou půdní kopečky pokryty graminoidy z cca 64 % (skupina návěťtí dokonce z 86 %) (Obr. 35, Obr. 36, Tab. 11). Půdní kopečky na Keprníku zůstávají promrzlé o 14 dní – měsíc déle (Křížek, 2012), což je ale spíše dáno většími rozměry těchto půdních kopečků, než na lokalitě Praděd. Pokročilejší stadia sukcese dle Whittaker (1991) či Cannone a Gerdol (2004) souvisí se zmenšující se aktivitou mrazových procesů v půdním kopečku. Pokročilejší sukcesní stádium na Keprníku by tedy mohlo souviset s větším objemem půdních kopečků a tím pádem jejich menší mrazovou aktivitou. Každá lokalita však může mít sukcesní stadia trochu odlišná a výsledné klimaxové stádium se může lišit.

Zajímavé je průměrné zastoupení půdních kopečků sítinou trojklannou (*Juncus trifidus*) a kostřavou nízkou (*Festuca supina*) na obou lokalitách. Na lokalitě Keprník má sítina trojklanná (*Juncus trifidus*) velké zastoupení a kostřava nízká (*Festuca supina*) zanedbatelné zastoupení, na lokalitě Praděd je tomu obráceně. Kostřava nízká (*Festuca supina*) je popisována jako druh vegetace stojící spíše na začátku sukcesních stádií, protože bývá často jedna z prvních osidlující např. lavinové svahy (Johnson a Billings, 1962). V kompetici, i když má větší toleranci k chladu a suchu, bývá nahrazena sítinou trojklannou (*Juncus trifidus*), protože ta roste rychleji. Sítina trojklanná (*Juncus trifidus*) je dle Ellenberga (2009) jedna z nejsilnějších kompetitivních rostlin na alpinských vyfoukávaných trávnicích. Je ovšem opět otázkou, zda lze lokality z úhlu pohledu sukcesních stádií mezi sebou porovnat, protože přítomnost sítiny trojklanné (*Juncus trifidus*) na lokalitě Keprník pravděpodobně souvisí spíše s většími projevy účinků větru na této lokalitě než s vyvinutějším stádiem sukcese. Je možné, že lokalita Praděd sítinu trojklannou (*Juncus trifidus*) vůbec hostit nemůže díky nevhodným podmínkám (tj. díky ne tak extrémním

podmínkám způsobeným účinky větru, jako jsou na lokalitě Keprník). Díky faktu, že každá lokalita má odlišné zastoupení typů pokryvu (resp. druhů rostlin) a jiné dominantní druhy, je lze obtížně porovnávat mezi sebou.

Tab. 11 – Zařazení typů pokryvu (druhů rostlin) do sukcesních stádií

| typ pokryvu | český název | latinský název | sukcesní skupina | typ pokryvu | český název | latinský název | sukcesní skupina |
|-------------------|------------------------|------------------------------------|------------------|---------------|-----------------------|------------------------------|------------------|
| bez vegetace | - | - | 1 | bylinné patro | jestřábník Lachenalův | <i>Hieracium Lachenaii</i> | ostatní |
| lišejníkové patro | - | - | 1 | | podbělice alpská | <i>Homogyne alpina</i> | ostatní |
| mechové patro | - | - | 1 | | vranec jedlový | <i>Huperzia selago</i> | 1 |
| bylinné patro | tomka vonná | <i>Anthoxanthum odoratum</i> | 2 | | sítina trojklaná | <i>Juncus trifidus</i> | 2 |
| | metlička křivolaká | <i>Avenella flexuosa</i> | 2 | | koprniček bezobalný | <i>Ligusticum mutellina</i> | ostatní |
| | třtina chloupkatá | <i>Calamagrostis villosa</i> | 2 | | bika bělavá | <i>Luzula luzuloides</i> | 2 |
| | vřes obecný | <i>Calluna vulgaris</i> | 3 | | bika lesní | <i>Luzula sylvatica</i> | 2 |
| | ostřice Bigelowova | <i>Carex bigelowii</i> | 2 | | smilka tuhá | <i>Nardus stricta</i> | 2 |
| | metlice trsnatá | <i>Deschampsia caespitosa</i> | 2 | | rdesno hadí kořen | <i>Persicaria bistorta</i> | ostatní |
| | šicha cf. oboupohlavná | <i>Empetrum cf. hermaphroditum</i> | 3 | | borovice kleč juv. | <i>Pinus mugo juv.</i> | ostatní |
| | šicha černá | <i>Empetrum nigrum</i> | 3 | | zlatobýl obecný | <i>Solidago virgaurea</i> | ostatní |
| | suchopýr pochvatý | <i>Eriophorum vaginatum</i> | 2 | | sedmikvítek evropský | <i>Trientalis europaea</i> | ostatní |
| | kostřava nízká | <i>Festuca supina</i> | 2 | | brusnice borůvka | <i>Vaccinium myrtillus</i> | 3 |
| | jestřábník sp. | <i>Hieracium sp.</i> | ostatní | | brusnice brusinka | <i>Vaccinium vitis-idaea</i> | 3 |

Dle konceptu sukcesních stádií na půdních kopečcích (Anderson a Bliss, 1998; Ellenberg, 2009; Haugland a Beatty 2005; Whittaker 1991; Walker, 2011; Treml, Křížek, Engel, 2010b) v prvním stádiu sukcese dominuje 1. sukcesní skupina a ostatní skupiny jsou svým zastoupením zanedbatelné; v druhém stádiu sukcese dominuje 2. sukcesní skupina, 1. sukcesní skupina je na ústupu a začíná kolonizace 3. sukcesní skupinou; v posledním stádiu sukcese pokračuje ústup 1. sukcesní skupiny, začíná se zmenšovat i zastoupení 2. sukcesní skupiny a 3. sukcesní skupina dominuje. Je však těžké posoudit, zda na třetí stádium sukcese (~ pozdější vývojové stádium půdního kopečku) poukazuje spíše malé zastoupení mechového a lišejníkového patra či velké zastoupení 3. sukcesní skupiny. Dle Billingsa a Marka (1961) se

v pozdějších sukcesních stádiích zastoupení mechového či lišejníkového patra výrazným způsobem nezmenšuje, tudíž při posuzování sukcesních stádií má větší váhu nejspíše zastoupení 3. sukcesní skupiny. Také proto, že vlivem disturbance či lokálním vlhčím podmínkám se na maturitním půdním kopečku může objevit např. mechové patro, kdežto na nevyzrálém půdním kopečku s velkou mrazovou aktivitou brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) růst nemůže (Haugland a Beatty, 2005).

Na lokalitě Praděd by dle sukcesních stádií vegetace měly být teoreticky více maturitní půdní kopečky s menším stupněm aktivity v závětří, mezi borovicí kleč (*Pinus mugo*). Poukazuje na to cca 41 % zastoupení 3. sukcesní skupiny oproti návětří, kde je zastoupena cca 3 %. Ve výzkumu Tremela a Křížka (2006) na Keprníku byla mocnost promrzání půdních horizontů v půdních kopečkách v borovici kleč (*Pinus mugo*) prokazatelně nižší, než u ostatních půdních kopečků. Přítomnost 3. sukcesní skupiny na lokalitě Praděd v závětří však nemusí primárně ukazovat na stupeň vývoje půdních kopečků, ale právě na mikroklimatické podmínky, které kleč vytváří - umožňuje ochranu stanoviště rostliny před větrem, větší zástin, delší dobu trvání sněhové pokrývky apod. Tyto mikroklimatické podmínky však současně působí i na přítomné půdní kopečky a mají tedy synergické účinky jak na vegetaci, tak na půdní kopečky. V závětří díky přítomnosti borovice kleč (*Pinus mugo*) jsou půdní kopečky více maturitní. Relativně větší vlhkost půdy mezi porostem borovice kleč (*Pinus mugo*) vysvětluje i nárůst průměrného zastoupení mechového patra v závětří na Pradědu (Zeidler et al., 2010). Mechové patro by jinak mělo být zastoupeno více na návětří díky menší vyvinutosti tvarů půdních kopečků a teoretické větší mrazové aktivitě. Zastoupení graminoidů v klečovém porostu je nižší, protože mnoho z nich lze považovat za heliofilní bez schopnosti přežívat na stíněných stanovištích (sensu Zeidler et al., 2010).

Na lokalitě Keprník jsou si skupiny dle efektu návětří a závětří na základě sukcesních stádií podobné. Nejblíže klimaxovému stádiu je vegetace na půdních kopečkách ve střední skupině. Brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a brusnice brusinka (*Vaccinium vitis-idaea*) zde průměrně pokrývají cca 54 % povrchu. Ve střední skupině jsou půdní kopečky nejobjemnější a nárůst průměrného zastoupení vřesovcovitých může zároveň souviset i s větším objemem a teoretickou menší mrazovou aktivitou. Půdní kopeček s větším objemem je méně náchylný na denní či sezónní změny teplot (Grab, 1997) a tudíž na vyzrálost tvarů v této skupině ukazují jak sukcesní stádia vegetace, tak velikost půdních kopečků. Návětří a závětří na lokalitě Keprník jsou si z hlediska sukcesních skupin podobné, což může

poukazovat na podobné rozměry půdních kopečků. Skupina půdních kopečků na návětrí má více zastoupenou 1. sukcesní skupinu, která značí větší exponovanost návětrí vůči větrnému proudění a možnou větší mrazovou aktivitu těchto půdních kopečků.

8. ZÁVĚR

Z výše uvedených výsledků popisujících rozložení vegetace na půdních kopečcích na Keprníku a Pradědu vyplývají následující závěry:

a) rozložení vegetace na půdních kopečcích a míst bez půdních kopečků:

- vegetace na půdních kopečcích a na místech bez půdních kopečků (~ kontrolních stanovištích) se liší počtem druhů i jejich průměrným zastoupením,
- čím více působí na lokalitu ekologický faktor vítr, tím více je znatelný rozdíl mezi vegetací na půdních kopečcích a vegetací na místech bez půdních kopečků,
- počet typů pokryvu (resp. druhů rostlin) mezi půdními kopečky a místy bez půdních kopečků (~ kontrolními stanovišti) se téměř neliší,
- prostředí půdních kopečků je oproti místům bez půdních kopečků sušší a chladnější;

b) vztah mezi morfometrickými charakteristikami studovaných půdních kopečků:

- na obou lokalitách se s narůstajícím objemem půdního kopečku mění jeho délka a šířka, nikoliv výška,
- orientace hlavních os studovaných půdních kopečků na vrcholových plošinách lokalit nekoreluje se sklonem svahu, částečně koreluje s převládajícím směrem větru,
- z morfometrického hlediska jsou půdní kopečky na lokalitě Praděd na návětrří a na závětrří podobné; na lokalitě Keprník jsou půdní kopečky ve skupině střed větší než na návětrří a závětrří;

c) vztah vegetace a morfometrických charakteristik:

- na lokalitě Keprník závisí typ pokryvu na objemu půdních kopečků, s rostoucím objemem roste zejména průměrné zastoupení vřesovcovitých a klesá průměrné zastoupení graminoidů,
- na lokalitě Keprník jsou ve skupině střed půdní kopečky nejvíce objemné a mají i největší počet typů pokryvu (resp. druhů rostlin), skupina s nejmenším průměrným objemem (návětrří) má nejméně typů pokryvu (resp. druhů rostlin);

d) vztah vegetace a návětrří a závětrří:

- větší vliv větru (tj. větší rozdíl mezi návětrřím a závětrřím) na rozložení vegetace je patrný na lokalitě Keprník,

- na lokalitě Praděd je vegetace v závětrí ovlivněna přítomností borovice kleč (*Pinus mugo*),
- počet typů pokryvu (resp. druhů rostlin) se pro skupiny dle efektu návětrí a závětrí na lokalitě Keprník liší – nejméně druhů je na návětrí, nejvíce ve skupině střed; na lokalitě Praděd se návětrí a závětrí počtem druhů neliší,
- návětrí na Keprníku a na Pradědu si nejsou podobná; návětrí na Keprníku je více ovlivněno účinky větru než návětrí na Pradědu,
- indikačními druhy pro návětrí a závětrí jsou na půdních kopečcích druhy se spíše malým průměrným zastoupením – například vřes obecný (*Calluna vulgaris*), koprniček bezobalný (*Ligusticum mutellina*), rdesno hadí kořen (*Persicaria bistorta*), bika bělavá (*Luzula luzuloides*) a další (viz Příloha 4);

e) vztah vegetace a návětrných a závětrných kvadrantů na půdních kopečcích:

- rozdíly u vegetace v návětrném a závětrném kvadrantu se projeví pouze na lokalitě Keprník,
- návětrný a závětrný kvadrant dobře indikují zejména druhy s velkým zastoupením – například sítina trojklaná (*Juncus trifidus*), metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*), smilka tuhá (*Nardus stricta*), brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*) a další (viz Příloha 4),
- díky dispozici lokality Keprník a převládajícímu směru větru lze v návětrném kvadrantu nalézt světlomilnější, teplomilnější a suchomilnější druhy rostlin než v kvadrantu závětrném – například smilka tuhá (*Nardus stricta*), sítina trojklaná (*Juncus trifidus*) a další (viz Příloha 4); při zahrnutí dvou zbývajících kvadrantů do hodnocení lze největší rozdíly v pokryvu vegetací nalézt při rozdělení půdního kopečku na severní a jižní polovinu (4. kvadrant JV je více podobný návětrnému kvadrantu a 2. kvadrant SZ je více podobný závětrnému kvadrantu);

f) sukcesní stádia vegetace a vývojová stádia půdních kopečků:

- na lokalitě Praděd jsou z hlediska sukcesních stádií více maturitní půdní kopečky v závětrí a na lokalitě Keprník půdní kopečky ve skupině střed,
- sukcesní stádia vegetace souvisejí s objemem půdního kopečku; u většího půdního kopečku dochází ke kolonizaci spíše 3. sukcesní skupinou (tj. vřesovcovité), která značí maturitní stádium,

- na maturitní stádium více poukazuje zvětšující se zastoupení 3. sukcesní skupiny (tj. vřesovcovité) než zmenšující se zastoupení 1. sukcesní skupiny (tj. zejména mechové a lišejníkové patro).

Vegetace tak může sloužit jako vhodný indikátor ekologických faktorů prostředí (Příloha 4). Takovými ekologickými faktory, které vegetace na lokalitě Keprník a částečně na lokalitě Praděd indikuje, jsou zejména ekologický faktor *vítr* a dále pak *topografie* (jak půdního kopečku, tak lokality), a částečně *světelné, tepelné a vlhkostní podmínky*. Jmenované ekologické faktory ovlivňují další rozhodující ekologický faktor - rozložení *sněhové pokrývky*. Díky složitému komplexnímu působení více ekologických faktorů na vegetaci zároveň je však obtížné vyčlenit a interpretovat samostatně vliv pouze jediného ekologického faktoru. Vegetace a její zastoupení slouží také spíše jako kvalitativní ukazatel, bylo by tedy vhodné doplnit analýzy exaktními a podrobnými měřeními ekologických faktorů (zejména větrného proudění a sněhové pokrývky).

Vegetace se významným způsobem podílí na vzniku a vývoji půdních kopečků. Jejich vznik a vývoj však dodnes není zcela přesně vysvětlen. Důležitý vliv vegetace na vývoj půdních kopečků podporují také výsledky získané v této práci. Do budoucna by bylo velmi zajímavé do prováděného studia zahrnout také výzkum promrzání půdních kopečků a jejich mrazové aktivity.

SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- ANDERSON, D. G.; BLISS, L.C. (1998) *Association of Plant Distribution Patterns and Microenvironments on Patterned Ground in a Polar Desert, Devon Island, N.W.T., Canada*. Arctic and Alpine Research 30 (2): 97 -107 S.
- BADURA, J., ZUCHIEWICZ, W., ŠTĚPANČÍKOVÁ, P., PRZYBYLSKI, B., KONTNY, B., CACONÍ, S. (2007): *The Sudetic Marginal Fault: a young morphotectonic feature at the NE margin of the Bohemian Massif, Central Europe*. Acta Geodynamica et Geomaterialia 4 (4): 7-29 s.
- BALLANTYNE, C. K. (1986): *Nonsorted patterned ground on mountains on the Northern Highlands of Scotland*. Biuletyn peryglacialny, 30 (2): 15–34 s.
- BALLANTYNE, C. K. (1996). *Formation of Miniature Sorted Patterns by Shallow Ground Freezing: a Field Experiment*. Permafrost and periglacial processes 7: 409 – 424 s.
- BANAŠ, M; TREML, V.; LEKEŠ, V.; KURAZ, T. (2001) *Několik poznámek k determinaci alpinské hranice lesa ve východních sudetech* In Sborník příspěvků Výroční konference ČGS – „Česká geografie v období rozvoje informačních technologií“, Olomouc, 109 – 128 s.
- BANAŠ, M; KAŠÁK, J.; LEŠKOVÁ, M.; TREML, V. (2010) *Popis iniciálního stavu ploch po odstranění klečových porostů (Pinus mugo) v prostředí alpinské tundry v NPR Šerák-Keprník*, Ekogroup czech s.r.o., Olomouc, 48 s.
- BIASI, CH.; WANEK W.; RUSALINOVA, O.; KAISER, CH.; MEYER, H.; BARSUKOV, P.; RICHTER, A. (2005) *Microtopography and Plant-Cover Controls on Nitrogen Dynamics in Hummock Tundra Ecosystems in Siberia*. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 37: 435 – 443 s.

BILLINGS, W.D., MARK, A.F. (1961) *Interactions between Alpine Tundra Vegetation and Patterned Ground in the Mountains of Southern New Zealand*. Ecology 42: 18 – 31 s.

BILLINGS, W.D.; MOONEY, H.A. (1959). An Apparent Frost Hummock-Sorted Polygon Cycle in the Alpine Tundra of Wyoming. Ecology 40 (1): 16 – 20 s.

BROLL, G.; TARNOCAI, CH.; MUEREL, G. (1999) *Interactions between Vegetation, Nutrients and Moisture in Soils in the Pangnirtung Pass Area, Baffin Island, Canada*. Permafrost and periglacial processes 10: 265 – 277 s.

BURN, C. R. (2004). The thermal Regime of Cryosols in Cryosols, permafrost – affected soils. Springer – Verlag, Berlín, 726 s.

CANNONE, N.; GERDOL, R. (2004) *Vegetation as an Ecological Indicator of Surface Instability in Rock Glaciers*. Arctic, Antarctic, and Alpine Research 35 (3): 384 – 390 s.

CANNONE, N.; GUGLIELMIN, M.; GERDOL, R. (2004) *Relationships between vegetation patterns and periglacial landforms in northwestern Svalbard*. Polar biology 27: 562 – 571 s.

CANNONE, N.; GUGLIELMIN, M. (2010) *Relationships between periglacial features and vegetation development in Victoria Land, continental Antarctica*. Antarctic Science 22(6): 703–713 s.

COSTIN, A. B.; WIMBUSH, D. J. (1973). Frost cracks and earth hummocks at Kosciusko, Snowy mountains, Australia. Arctic and Alpine research 5: 111 – 120 s.

CULEK, M. et al. (2005). Biogeografické členění České republiky II. díl. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 590 s.

CULEK, M. (2011). *Vliv borovice kleče na klima, hydrické a nivální procesy in Geobiocenózy horní hranice lesa a vliv porostů borovice kleče na horskou krajinu v Hrubém Jeseníku a rizika spojená s jejich odstraněním, Výzkumné projekty grantové služby lesy ČR, Mendelova univerzita v Brně, Brno, 215 s.*

DREW, J. V., TEDROW, J. C. F. (1962). *Arctic soil classification and patterned ground. Arctic 15: 109-116.*

DEMEK, J.(1971). *O vzniku povrchových tvarů Hrubého Jeseníku. Campanula – Sborník CHKO Jeseníky. 1. vydání. Ostrava: Krajské středisko státní památkové péče a ochrany přírody (2): 7-18 s.*

DEMEK, J. (1987). *Obecná geomorfologie. Academia, Praha, 476 s.*

DEMEK, J.; NOVÁK, V. et al. (1992). *Vlastivěda Moravská Země a Lid, Neživá Příroda. Muzejní a vlastivědná společnost, Brno, 244 s.*

DEMEK, J.; KŘÍŽ, V. (1994). *Terénní cvičení z fyzické geografie, na příkladu Jeseníků a okolí. Ostravská univerzita, Ostrava, 86 s.*

DEMEK, J.; DEMEK, J., MACKOVČIN, P., BALATKA, B., BUČEK, A., CIBULKOVÁ, P., CULEK, M., ČERMÁK, P., DOBIÁŠ, D., HAVLÍČEK, M., HRÁDEK, M., KIRCHNER, K., LACINA, L., PÁNEK, T., SLAVÍK, P., VAŠÁTKO, J. (2006): *Hory a nížiny. Zeměpisný lexikon ČR, 2. vydání. MŽP ČR, Brno, 582 s.*

DIEKMAN, (2003). *Species indicator values as an important tool in applied plant ecology – a review. Basic and applied ecology 4 (6): 493 – 506 s.*

ELLENBERG, H. (2009) *Vegetation ecology of central europe. Cambridge university Press, Cambridge, 733 s.*

ELLENBERG, H.; WEBER, H.E.; DÜLL, R.; WIRTH, V.; WERNER, W.; PAULISEN, D. (1992) Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa – Scripta Geobotanica. Verlag Erich Golye KG, Göttingen, 258 s.

EMBLETON, C.; KING, A. M. C. (1968). Glacial and periglacial geomorfology. Edward Arnold Ltd., Londýn, 608 s.

EVANS, D.J.A. (1989) *The nature of glacitectonic structures and sediments at sub-polar glacier margins, northwest Ellsmere island, Canada*. Geograficka Annaler 71 A (3 – 4): 113 – 123 s.

FRENCH, H. M. (2007). The Periglacial environment. John Wiley and Sons., 458 s.

FOWLER, A.C. (2003) *A mathematical model of diferencial frost heave*, Permafrost, 249 – 252 s.

GRAB, S. (1997). Thermal Regime for a Thufa Apex and its Adjoining Depression, Mashai Valley, Lesotho. Permafrost and Periglacial Processes 8: 437 – 445 s.

GRAB, S. (2005a). *Aspects of the geomorphology, genesis and environmental significance of earth hummocks (thúfur, pounus): miniature cryogenic mounds*. Progress in Physical Geography 29: 139 – 155 s.

GRAB, S. (2005b). *Earth hummocks (thúfur): new insights to their thermal characteristics and development in eastern Lesotho, southern Africa*. Earth Surface Processes and Landforms 30: 541–555 s.

GUIGLIELIMN, M.; CYNAN, J.E.E.; CANNONE, N. (2008) *Active layer thermal regime under different vegetation conditions in permafrost areas. A case study at Signy Island (Maritime Antarctica)*. Geoderma 144: 73 – 85 s.

HAUGLAND, E.; BEATTY, S.W. (2005) *Vegetation establishment, succession and microsite frost disturbance on glacier forelands within patterned ground chronosequences*. Journal of biogeography 32: 145–153 s.

HÉDL, R. (2005). *Co popisuje fytoocenologie? O některých nedostacích středoevropské fytoocenologie*. Zprávy České botanické společnosti 40: 301 – 314 s.

HJORT, J.; LUOTO, M. (2009) *Interaction of geomorphic and ecologic features across altitudinal zones in a subarctic landscape*. Geomorphology, 324–333 s.

HOWARD, J. A.; MITCHEL, C.W. (1985) *Phytogeomorphology*. John Wiley and sons, New York, 222 s.

HUPP, C. R.; RINALDI, M. (2007) *Riparian Vegetation Patterns in Relation to Fluvial Landforms and Channel Evolution Along Selected Rivers of Tuscany (Central Italy)*. Annals of the Association of American Geographers 97: 12–30 s.

CHERNOV, Y.I.; MATVEYEVA, N.V. (1997) *Arctic ecosystems in Russia*. In: Wielgolaski, F.E. (ed.) *Polar and alpine tundra* 3: 361–507 s.

CHYTRÝ, M.; KUČERA, T.; KOČÍ, M.; GRULICH, V.; LUSTYK, P. (2010). *Katalog biotopů České republiky, 2. vydání*. Agentura ochrany přírody a Krajiny, Praha, 446 s.

JENÍK, J. (1961). *Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. Teorie anemo-orografických systémů*. Nakladatelství československé akademie věd, Praha, 412 s.

JOHNSON, P.L.; BILLINGS, W.D. (1962) *The Alpine Vegetation of the Beartooth Plateau in Relation to Cryopedogenic Processes and Patterns*. Ecological Monographs 32 (2): 105-135 s.

KADE,A.; WALKER, A.D., RAYNOLDS, M.K. (2005). Plant communities and soils in cryoturbated tundra along a bioclimate gradient in the Low Arctic, Alaska. *phytocoenologia* 35 (4): 761 – 820 s.

KADE,A.; WALKER, A.D. (2008) *Experimental Alteration of Vegetation on Nonsorted Circles: Effects on Cryogenic Activity and Implications for Climate Change in The Arctic*. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 40(1): 96-103 s.

KILLINGBECK, J.; BALLANTYNE, C.K. (2012) *Earth hummock in West Dartmoor, SW England: Characteristic, age and origin*, *Permafrost and periglacial processes* 23: 152 – 161 s.

KIM, T. (2008). *Thufur and Turf exfoliation in Subalpine Grassland on Mt. Halla, Jeju Island, Korea*. *Mountain research and developement* 28: 272 – 278 s.

KLAUS, M.; BECHER, M.; KLAMINDER, J. (2013) *Cryogenic Soil Activity along Bioclimatic Gradients in Northern Sweden: Insights from Eight Different Proxies*. *Permafrost and periglacial processes* 24: 210 – 223 s.

KNOTEK, O. (2013) Měření plíživého pohybu sněhu na SV svahu Pradědu ve vztahu k vegetaci, Geografický ústav, Přírodovědecká fakulta, Masarykova Univerzita, Brno, 88 s.

KODRÍKOVÁ; A. (2011) Promrzání, teplotní a vlhkostní trendy v půdních kopečcích. Bakalářská práce. Vedoucí práce: Marek Křížek. Přf UK, Katedra Fyzické geografie a geoekologie, Praha, 97 s.

KOKEJL, S. V.; BURN, C. R.; TARNOCAL, C. (2007). *The Structure and Dynamics of Earth Hummocks in the Subarctic Forest near Inuvik, Northwest Territories, Canada*. *Arctic, Antarctic and Alpine research* 39: 99 – 109 s.

KOZLOWSKA, A.; RACZKOWSKA, Z. (2002) *Vegetation as a tool in the characterization of geomorphological forms and processes: an example from the Abisco mountains.*

Geografiska Annaler 84 A (3 – 4): 233 – 244 s.

KUBÁT, K., HROUDA, L., CHRTEK, J. JUN., KAPLAN, Z., KIRSCHNER, J., ŠTĚPÁNEK, J. (2002): Klíč ke květeně České republiky. 1. vydání, Academia, Praha, 927 s.

KŘÍŽEK, M. (2007). Periglacial landforms above alpine timberline in the High Sudetes in *Geomorphological Variations*, Andrew S. Goudie and Jan Kalvoda /editoři/, P3K, 1. vydání, Praha, 313-337 s.

KŘÍŽEK, M. (2012). *Sledování vlivu sanace klečových porostů na geomorfologické tvary a procesy* In Popis průběžného stavu ploch po odstranění klečových porostů (*Pinus mugo*) v prostředí alpínské tundry v NPR Šerák-Keprník – stav k r. 2012. Zpráva pro CHKO Jeseníky, Olomouc, 49 s.

KŘÍŽEK, M; TREML, V.; ENGEL, Z (2005). *Periglaciální tvary Hrubého Jeseníku z hlediska jejich aktivity* in Campanula – Sborník referátů z konference k 35. výročí CHKO Jeseníky, Správa CHKO Jeseník, 1. vydání, Jeseník: CHKO Jeseníky, 9-15 s.

KŘÍŽEK, M; TREML, V.; ENGEL, Z (2010). *Czy najwyższe partie Sudetów powyżej górnej granicy lasu są domeną peryglacjalną.* Czasopismo Geograficzne 81: 75-102 s.

KYŠOVÁ, E. (2010) *Distribuce sněhu v oblasti NPR Šerák – Keprník.* Diplomová práce. Vedoucí práce: Aleš Létal. Přf Univerzity Palackého v Olomouci, Katedra geografie. Olomouc, 76 s.

LEPŠ, J.; ŠMILAUER, P. (2000). *Mnohorozměrná analýza ekologických dat.* Biologická fakulta Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích, České Budějovice, 102 s.

LUOTO, M.; SEPPÄLÄ, M. (2002). *Characteristic of earth hummocks (pounus) with and without permafrost in finnish Lapland*. Geografiska Annaler, 84A (2): 127 – 136 s.

MACKAY, J.R. (1980). *The origin of hummocks, western Arctic coast, Canada*. Canadian Journal of Earth Science: 17 (8): 56 – 79 s.

MADĚRA, P.; BUČEK, J.; CULEK, M.; FRIEDL, M.; KIRCHNER, K.; PECHÁČEK, J.; ROŠTÍNSKÝ, P.; SEDLÁČEK, A.; ŠENFELDR, M.; ŠPINDLEROVÁ, Z.; ŠTYKAR, J.; TIPPNER, A.; VAVŘÍČEK, D. (2011) Geobiocenózy horní hranice lesa a vliv porostů borovice kleče na horskou krajinu v Hrubém Jeseníku a rizika spojená s jejich odstraněním. Výzkumné projekty grantové agentury LČR, Mendelova Univerzita v Brně, Brno, 215 s.

MARK, A. F. (1994). Patterned ground activity in a southern New Zealand High – Alpine cushionfield. Arctic and Alpine Research 19: 270 – 280 s.

MORAVEC, J. et al. (1994). Fytcenologie, Academia, Praha, 403 s.

NAYLOR, L. A.; VILES, H. A.; CARTER, N. E. A. (2002) *Biogeomorphology revisited: looking towards the future*. Geomorphology 47: 3 – 14 s.

OSTRUMOV, V. (2004) Physico – chemical processes in cryogenic soils in Cryosols, permafrost – affected soils. Springer – Verlag, Berlín, 726 s.

PETERSON, R.A.; KRANTZ, W.B. (2003) *A mechanism for differential frost heave and its implications for patterned-ground formation*, Journal of glaciology 49, 164: 69 – 80 s.

PETERSON, R.A.; WALKER, D.A.; ROMANOVSKY, V.E.; KNUDSON, J.A.; RAYNOLDS, M.K.; KRANTZ, W.B. (2003) *A Differential Frost Heave Model: Cryoturbation-Vegetation Interaction*, Proceedings of the Eighth International Conference on Permafrost 2: 885–890 s.

POUBA, Z., MÍSAŘ, Z. (1961): *O vlivu příčných zlomů na geologickou stavbu Hrubého Jeseníku*. čas. Miner. Geologie 6: 316 – 324 s.

PROSOVÁ, M. (1958): *Kvartér Hrubého Jeseníku (vrcholová část hlavního hřbetu)*. Kandidátská práce, Praha, 125 s.

ROHDENBURG, H. (1989) *Landscape ecology – geomorphology*. Catena - paperback, Cremlingen – Destedt, 177 s.

ROSSI, G.; PIROLA, A.; ZURLI, M. (1998) *Relazioni vegetazione-suolo nel paesaggio periglaciale alpino: I cuscinetti erbosi al passo d'eria, Livigno (Alpi retiche)*. Archivio geobotanico 4 (2): 193 – 200 s.

SEPPÄLÄ, M. (1998). *New Permafrost Formed in Peat Hummocks (Pounus), Finnish Lapland*. Permafrost and periglacial processes 9: 367 – 373 s.

SHUR, Y.; JORGENSEN, T.; KANEVSKIY, M.; LU PING, CH. (2008) *Formation of frost boils and earth hummocks* In night international conference on permafrost, Extended abstracts, Institute of northern engineering, University of Alaska Fairbanks, 390 s.

SCHAFFERS, A.P. ; SÝKORA, K.V. (2000) *Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements*. Journal of vegetation science 11 (2): 225 – 244 s.

SOBÍŠEK, B. (2000) *Rychlost a směr větru na území České republiky v období 1961 – 1990*. Národní klimatický program České republiky. Nakladatelství ČHMU, Praha, 87 s.

SCOTT, M. B. et.al. (2008). *Temperature and moisture trends in non-sorted Earth hummocks and stripes on the Old Man Range, New Zealand: Implications for mechanisms of maintenance*. Permafrost and periglacial processes 19: 305 – 314 s.

SCOTTER, G. W.; ZOLTAI, S. C. (1982). Earth hummocks in Sunshine area of Rocky Mountains, Alberta and British Columbia. *Arctic* 35: 411 – 416 s.

SCHUNKE, E.; ZOLTAI, S.C. (1988). *Earth hummocks (thufur)*. Advances in periglacial geomorphology: 231 – 245 s.

SCHAEFER, J.A.; MESSIER, F (1995). Scale-dependent Correlations of Arctic Vegetation and Snow Cover. *Arctic and Alpine Research* 27(1): 38-43 s.

SUTTON, J.T.; HERMANUTZ, L.; JACOBS, J.D (2006) *Are Frost Boils Important for the Recruitment of Arctic-Alpine Plants?* *Arctic, Antarctic, and Alpine Research*, 38(2): 273-275 s.

ŠAFÁŘ, J. et al. (2003). *Chráněná území ČR: Olomoucko*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR a Ekocentrum Brno, Praha, 456 s.

TARNOCAI, C; ZOLTAI, S. C. (1978). *Earth hummocks of the Canadian arctic and subarctic*. *Arctic and Alpine research* 10: 581 – 594 s.

TEJNSKÁ, S., TEJNSKÝ, J. (1972). *Klimatické poměry Pradědu*. *Campanula* 3: 53-60 s.

TEWS, J. (2004). *Hummock vegetation at the arctic tree-line near Churchill, Manitoba*. *Canadian Field-Naturalist* 118 (4): 590 – 594 s.

TOLASZ, R.; BRÁZDIL, R.; BULÍŘ, O.; DOBROVOLNÝ, P.; DUBROVSKÝ, M.; HÁJKOVÁ, L.; HALÁSOVÁ, O.; HOSTÝNEK, J.; JANOUC, M.; KOHUT, M.; KRŠKA, K.; KŘIVANCOVÁ, S.; KVĚTOŇ, V.; LEPKA, Z.; LIPINA, P.; MACKOVÁ, J.; METELKA, L.; MÍKOVÁ, T.; MRKVICA, Y.; MOŽNÝ, M.; NEKOVÁŘ, J.; NĚMEC, L.; POKORNÝ, J.; REITSCHLÄGER, J.D.; RICHTEROVÁ, D.; ROŽNOVSKÝ, J.; ŘEPKA, M.; SEMERÁDOVÁ, D.; SOSNA, V.; STRÍŽ, M.; ŠERCL, P.; ŠKÁCHOVÁ, H.; ŠTĚPÁNEK, P.; ŠTĚPÁNKOVÁ, P.; TRNKA, M.; VALERIÁNOVÁ, A.; VALTER, J.;

VANÍČEK, K.; VAVRUŠKA, F.; VOŽENÍLEK, V.; VRÁBLÍK, T.; VYSOUDIL, M.; ZAHRADNÍČEK, J.; ZUSKOVÁ, I.; ŽÁK, M.; ŽALUD, Z. (2007). Atlas podnebí Česka. Český hydrometeorologický ústav, Univerzita Palackého v Olomouci. 1. vydání, Praha – Olomouc, 255 s.

TOMASELLI, M. (1991) *The snow-bed vegetation in the northern Apennines*. Vegetatio 94: 177 – 189 s.

TREML, V.; KŘÍŽEK, M. (2006). *Vliv borovice kleče (Pinus mungo) na strukturní půdy české části Vysokých Sudet*. Opera Corcontica 43: 45–56 s.

TREML, V.; KŘÍŽEK, M.; ENGEL, Z. (2010a). *Classification of Patterned Ground Based on Morphometry and Site Characteristics: A Case Study from the High Sudetes, Central Europe*. Permafrost and periglacial processes 21: 67 – 77 s.

TREML, V.; KŘÍŽEK, M.; ENGEL, Z. (2010b). *Formation of earth hummocks at Mt. Keprník (the Hrubý Jeseník Mts.) – evidences and hypotheses* Geomorfologický sborník 9, Pří UK, 1. vydání, Praha, 92-93 s.

VAN VLIET-LANOË, B. (1998a). *Frost and soils: implications for paleosols, paleoclimates and stratigraphy*. Catena 34: 157 – 183 s.

VAN VLIET-LANOË, B. (1998b). *Patterned ground, hummocks and holocene climate changes*. Eurasian soil science 31: 507 – 513 s.

VAN VLIET-LANOË, B.; BOURGEOIS, O.; DAUTEUIL, O. (1998). *Thufur Formation in Northern Iceland and its Relation to Holocene Climate Change*. Permafrost and periglacial processes 9: 347 – 365 s.

VAN VLIET-LANOË, B.; SEPPÄLÄ, M. (2002). *Stratigraphy, age and formation of peaty earth hummocks (pounus), Finish Lapland*. The Holocene 12,2: 187 – 199 s.

VAVŘÍČEK, D.; PECHÁČEK, J. (2011) *Půdní průzkum výsadeb borovice kleč (Pinus mugo) na lokalitách Keprník, Malý kotel a Praděd v Hrubém Jeseníku* In Geobiocenózy horní hranice lesa a vliv porostů borovice kleče na horskou krajinu v Hrubém Jeseníku a rizika spojená s jejich odstraněním. Výzkumné projekty grantové agentury LČR, Mendelova Univerzita v Brně, Brno, 215 s.

VEJROSTOVÁ, M. (2009). Srovnání mrazových kopečků v Hrubém Jeseníku a na Islandu. Diplomová práce. Vedoucí práce: Marek Křížek. Přf UK, Katedra Fyzické geografie a geoekologie, Praha, 110 s.

VONLANTHEN, C.M.; WALKER, D.A.; RAYNOLDS, M.K.; KADE, A.; KUSS, P.; DANIËLS, F.J.A.; MATVEYEVVA, N.V. (2008). Patterned-ground plant communities along a bioclimate gradient in the high arctic, Canada. *Phytocoemologia* 38 (1-2): 23 – 63 s.

WALKER, D. A.; EPSTEIN, H.E.; ROMANOVSKY, V.E.; PING, C.L., MICHAELSON, R.P.D., DAANEN, R.P.; SHUR, Y.; PETERSON, R.A.; KRANTY, W.B.; RAYNOLDS, M.K.; GOULD, W.A.; GONZALES, G.; NICOLSKY, D.J.; VONLANTHEN, C.M.; KADE, A.J.; KUSS, P.; KELLEY, A.M.; MUNGER, C.A.; TARNOCAI, C.T.; MATVEZEVA, N.V.; DANIËLS, F.J.A. (2008). *Arctic patterned-ground ecosystems: A synthesis of field studies and models along a North American Arctic Transect*. *Journal of geophysical research* 113, 1 – 17 s.

WALKER, D. A.; KUSS, P.; EPSTEIN, H.E.; KADE, A.J.; VONLANTHEN, C.M.; RAYNOLDS, M.K.; DANIËLS, F.J.A. (2011). *Vegetation of zonal patterned-ground ecosystems along the North America Arctic bioclimate gradient*. *Applied Vegetation Science* 14: 440–463 s.

WASHBURN, A. L. (1956). *Classification of patterned ground and review of suggested origins*. *Bulletin of the Geological society of America* 67: 823 – 866 s.

WASHBURN, A. L. (1979). *Geocryology*. Edward Arnold, London, 406 s.

WEBB, R. (1972) *Vegetation cover on islandic thufur*. Acta botanica Isl. 1: 51 – 60 s.

WHITTAKER, R.J. (1991) *The vegetation of the Storbreen gletschervorfeld, Jotunheimen, Norway IV. Short-term vegetation change*. Journal of Biogeography 18: 41–52 s.

ZAHRADNÍK, D.; DUCHOSLAV, M. (2012) *Sledování vlivu sanace klečových porostů na vegetaci* In Popis průběžného stavu ploch po odstranění klečových porostů (*Pinus mugo*) v prostředí alpínské tundry v NPR Šerák-Keprník – stav k r. 2012. Zpráva pro CHKO Jeseníky, Olomouc, 49 s.

ZEIDLER, M.; BANAŠ, M.; DUCHOSLAV, M.; LEŠKOVÁ, M. (2010) *Vliv vysazených klečových porostů na alpínskou vegetaci v Hrubém Jeseníku*. Příroda, Praha, 27: 39–52 s.

ZELENÝ, D. (2012). *Poznámky k používání průměrných Ellenbergových indikačních hodnot při analýze vegetačních dat*. Zprávy České botanické společnosti, Praha, 47: 159 – 178 s.

OSTATNÍ ZDROJE

FAO – Food and agriculture organization of the united nations (2006). *World reference base for soil resources - a framework for international classification, correlation and communication*. IUSS Working Group WRB, Řím, 143 s.

Geologické mapy ČGS [online], 2013. Česká geologická služba: mapová aplikace, verze 1.1. [cit. 2014-7-11]. Dostupné z:

http://www.geology.cz/app/ciselniky/lokalizace/show_map.php?mapa=g50&y=550122&x=1056467&s=1

NOAA [online], 2013. National Climatic Data Center, NOAA Sattelite and information service. [cit. 2014-8-1]. Dostupné z:

12<http://www7.ncdc.noaa.gov/CDO/cdosubqueryrouter.cmd>

Půdní mapy ČGS [online], 2012. Česká geologická služba, půdní mapa 1:50 000 [cit. 2014-7-12]. Dostupné z: <http://mapy.geology.cz/pudy/>

USGS [online], 2013. U.S. Geological survey - Canyonlands Research Station, Southwest Biological Science Center; Biological soil crusts [cit. 2013-8-11]. Dostupné z:

<http://www.soilcrust.org/crust101.htm>

PŘÍLOHY

- Příloha 1a – Ellenbergova čísla vyjadřující světelné podmínky pro vegetační druhy na Keprníku a Pradědu
- Příloha 1b – Ellenbergova čísla vyjadřující tepelné podmínky pro vegetační druhy na Keprníku a Pradědu
- Příloha 1c – Ellenbergova čísla vyjadřující vlhkostní podmínky pro vegetační druhy na Keprníku a Pradědu
- Příloha 1d – Ellenbergova čísla vyjadřující podmínky živin pro vegetační druhy na Keprníku a Pradědu
- Příloha 1e – Ellenbergova čísla vyjadřující půdní reakci pro vegetační druhy na Keprníku a Pradědu
- Příloha 2 – Průměrné zastoupení typů pokryvu na půdních kopečcích na Keprníku tříděných do skupin dle efektu návětrí – závětrí
- Příloha 3 – Průměrné zastoupení typů pokryvu na půdních kopečcích na Pradědu tříděných do skupin dle efektu návětrí – závětrí
- Příloha 4 – Možné indikační druhy (při zvyšujícím se průměrném zastoupení) pro vybrané charakteristiky půdních kopečků