

UNIVERZITA KARLOVA
Přírodovědecká fakulta
Katedra fyzické geografie a geoekologie

Geografie
Fyzická geografie a geoekologie



Odezva růstu borovice lesní na klima v topograficky členité krajině Kokořínska
Scots pine climate-growth response in the topographically complex landscape
of the Kokořínsko region

Diplomová práce

Řešitel: Petr Fišer

Vedoucí diplomové práce: doc. Mgr. Václav Tremel, Ph.D.

Prysk 2022

Zadání diplomové práce

Název práce

Odezva růstu borovice lesní na klima v topograficky členité krajině Kokořínska

Scots pine climate-growth response in the topographically complex landscape of the Kokořínsko region

Cíle práce

Cílem práce je analyzovat růstovou variabilitu borovice lesní na základě topografických podmínek a hlavních klimatických faktorů limitujících růst.

Dílními cíli jsou:

- vytvoření chronologií borovice lesní na 20 lokalitách rozdělených do 4-kategorií podle topografických podmínek
- určit hlavní klimatické faktory ovlivňující růst borovice lesní dle topografické kategorie
- provedení PCA analýzy na úrovni ploch a chronologií s cílem zachytit růstovou variabilitu dle topografické kategorie

Použité pracovní metody, zájmové území, datové zdroje

Odběr vzorků proběhne v severní části regionu Kokořínsko s velmi členitým reliéfem. Dílní stanoviště budou rozdělena do kategorií severní svah, jižní svah, údolí a plošiny. Následně budou vytvořeny letokruhové chronologie a budou korelovány s dostupnými klimatickými daty. Vztah klimatu a růstu borovice dle stanovištních kategorií bude následně statisticky vyhodnocen.

Zadáno: 11. 11. 2021

Bc. Petr Fišer

Podpis studenta:

doc. Mgr. Václav Tremel, Ph.D.

Podpis vedoucího práce:

Prohlašuji, že jsem zadanou diplomovou práci vypracoval samostatně, a že jsem uvedl veškeré použité informační zdroje.

V Pysku dne 25. 7. 2022

.....

podpis

Poděkování

Na tomto místě bych chtěl poděkovat doc. Mgr. Václavu Tremlovi, Ph.D. za jeho cenné rady, připomínky a přívětivý přístup. Dále kolegovi Jiřímu Maškovi za technickou podporu a mé rodině za podporu během mého studia.

Abstract

The extensive Scots pine *Pinus sylvestris* forests in topographically complex landscape of the Kokořínsko region in the Czech Republic are a suitable area for investigating how trees react differently to climate factors depending on local site conditions. Individual habitats are characterized by specific conditions which can influence a wide range of growth factors. It is therefore important to understand these differences also from the point of view of ongoing climate change, which threatens forest ecosystems in central Europe. The relatively dry environment of the highly permeable sandstone landscape is vulnerable to increasing drought, which will increase the stress of local Scots pine population. Samples from 20 sites divided into 4 categories of northern slopes, southern slopes, plateaus and valley bottoms are supposed to sufficiently represent variability of the local terrain. Correlation of tree-ring chronologies with climate variables as well as PCA analysis revealed that the greatest differences are between plateaus and valley bottoms. In case of highly exposed plateaus, drought seems to be the most important limiting factor, whereas at the valley bottoms temperatures at the turn of winter and spring are the main controlling factor. Significant differences between northern and southern slopes were not recorded. The future development of pines in drought-sensitive habitats is thus threatened in connection with the expected higher occurrence of drought waves, while temperature limits in the valleys will become less important, which could lead to greater productivity of pines growing there.

Abstrakt

Rozsáhlé porosty borovice lesní *Pinus sylvestris* na topograficky členitém území Kokořínska představují ideální prostor ke studiu, jak rozdílně reagují stromy na klimatické proměnné v závislosti na stanovišti. Každé stanoviště se vyznačuje specifickými vlastnostmi, které ovlivňují širokou škálu růstových faktorů. Je tedy důležité tyto rozdíly pochopit i z hlediska probíhajících klimatických změn, které ohrožují lesní ekosystémy i v rámci střední Evropy. Relativně suché prostředí silně propustného pískovcového území je ohroženo zvyšujícím se suchem, které může stresovat tamní populace borovice lesní. Vzorky z 20 ploch rozdělené do 4 kategorií na severní svahy, jižní svahy, plošiny a údolní dna by měly dostatečně pokrýt variabilitu zdejší členité krajiny. Korelace s klimatickými proměnnými stejně jako PCA analýza naznačuje, že největší rozdíly mezi růstem borovic jsou mezi plošinami a údolními, přičemž se jako hlavní limit růstu ukazují obecně sušší podmínky na exponovaných skalních plošinách, zatímco údolí vykazují největší závislost na teplotách na přelomu zimy a jara. Významnější rozdíly mezi severními a jižními svahy zaznamenány nebyly. Budoucí vývoj borovic na stanovištích citlivých na sucho je tak ohrožen

v souvislosti s očekávaným častějším výskytem vln sucha, zatímco teplotní limity v údolích budou mít stále menší vliv, což by mohlo vést k větší produktivitě zde rostoucích borovic.

Key words: Scots pine, Kokořínsko region, topographically complex landscape, climate-growth sensitivity, PCA analysis

Klíčová slova: borovice lesní, Kokořínsko, topografická členitost, klimatická sensitivita, PCA analýza

Obsah

1. Úvod	9
2. Růst borovice lesní na základě klimatických a topografických podmínek	11
2.1. Borovice lesní	11
2.2. Vliv klimatických podmínek na růst borovice lesní	12
2.3. Variabilita růstu a odezva na klima na základě topografie.....	18
3. Fyzickogeografická charakteristika	25
3.1. Geologické a geomorfologické poměry.....	25
3.2. Půdy	26
3.3. Podnebí.....	26
3.4. Hydrologické poměry	27
3.5. Biogeografické poměry.....	28
4. Metodika a data	30
4.1. Základní popis jednotlivých lokalit, popis sběru dat	30
4.2. Odběr vzorků a vytvoření letokruhových chronologií	33
4.3. Dendroklimatická analýza.	34
4.4. Statistická analýza dat.	34
5. Výsledky	35
5.1. Popis letokruhových chronologií	35
5.1.1. Severní svahy	35
5.1.2. Plošiny	36
5.1.3. Jižní svahy	38
5.1.4. Údolí	40
5.1.5. Celkové zhodnocení chronologií	41
5.2. Odezva chronologií na klimatické podmínky.....	43
5.2.1. Severní svahy	43
5.2.2. Plošiny	44
5.2.3. Jižní svahy	44
5.2.4. Údolí	45
5.3. Růstová variabilita v rámci ploch a mezi plochami	46
5.3.1. PCA analýza na úrovni stromů v rámci ploch	46
5.3.2. Anova a post hoc test na úrovni ploch	47
5.3.2. Anova a post hoc test na úrovni chronologií.....	49
5.4. Souvislost variability růstu a korelace s klimatickými proměnnými.....	49
6. Diskuse	51
7. Závěr	56

8. Obrazová příloha	57
9. Použité zdroje.	61
10. Seznam příloh.	66

1. Úvod

Lesní ekosystémy hrají v globálním měřítku zcela nezastupitelnou roli v koloběžích látek, přičemž zásadní je jejich podíl na sekvestraci atmosférického CO₂ (Tans, Fung a Takahashi 1990; Le Quéré et al. 2009). Jenže právě sílící oteplování vedoucí k častějším vlnám sucha a veder se stává silným stresovým faktorem lesních ekosystémů (IPCC 2014). Tyto epizody mohou být provázeny disturbancemi jako jsou hmyzí kalamity nebo lesní požáry. V mnohých regionech světa byla již pozorována zvýšená mortalita stromů, která se připisuje právě aktuálnímu globálnímu oteplování (Allen et al. 2010). Více než kdy jindy je tak nezbytné správně porozumět růstovým faktorům jednotlivých druhů dřevin pro nastavení správného lesnického managementu, který bude schopen zachovat všechny ekosystémové služby lesa. Správné pochopení současných procesů ovlivňujících lesní ekosystémy ve střední Evropě může do budoucna sloužit jako model, který odhalí, jakým výzvám budou čelit podobné ekosystémy v severnějších zeměpisných šířkách (Martínez-Vilalta et al. 2008).

Vliv stanoviště na růst dřevin byl dlouhou studován zejména z pohledu jednoduchého rozdělení na suchá a vlhká stanoviště (Linderholm 2001; Adams, Holly, Loomis 2014; Hartl et al. 2021). Nicméně na rozdíl od relativně plochého reliéfu severního Německa, Polska, Pobaltí či velké části Ruska, se v rámci Evropy vyskytují lesní porosty i na značně proměnlivějším reliéfu. Přičemž topografie ovlivňuje širokou škálu dalších růstových aspektů, včetně vlastností půd, mikroklimatu, trvání sněhové pokrývky a množství dopadajícího slunečního záření (Adams, Holly a Loomis 2014). Hydrologická bilance stanoviště je pro růst zcela zásadní a pokud bude pozitivní, dokáže vyvažovat negativní důsledky zvyšujících se teplot. Správné pochopení specifik jednotlivých typů stanovišť tak může pomoci předpovědět, kde bude růst nejvýznamněji limitován klimatem.

Borovice lesní patří v rámci Eurasie k velmi rozšířeným jehličnanům a vyznačuje se širokou ekologickou amplitudou (Semerci et al. 2017). Ze všech zástupců tohoto rodu má vůbec největší areál rozšíření (Misi et al. 2019). Svým širokým hospodářským využitím se navíc řadí k ekonomicky významným dřevinám a v mnohých oblastech se jedná o stěžejní druh zdejšího lesnictví, což je mimo jiné příklad severovýchodní Evropy (Metslaid et al. 2018). Rovněž v severovýchodním Německu je až 72 % zdejších lesů tvořeno právě borovicí lesní (Bauwe et al. 2013). Dokonce i v rámci Katalánska se jedná o druhý nejhojnější druh (Martínez-Vilalta et al. 2008). V rámci českých lesů činí její zastoupení 16,2 %, což z ní činí po smrku ztepilém druhou nejrozšířenější dřevinu. I když v současné době došlo ke snížení zastoupení borovice lesní v českých lesích, konkrétně o 1,4 % za poslední dekádu, je toto zastoupení stále více než čtyřnásobné oproti jejímu potenciálnímu přirozenému výskytu (VÚLHM 2022). Historicky se totiž vysazovala díky své houževnosti na místech, kde nebylo vhodné další lesnický významné dřeviny vysazovat c. Růstové změny borovice lesní v důsledku měnícího se klimatu jsou pozorovány již od 70. let 20. století (Linderholm a Linderholm 2004). Waszak et al. (2021) navíc zjistila,

že klimatický signál není v případě stredoevropského regionu stabilní a mění se. Od roku 2015 je navíc u dospělých jedinců zaznamenán zhoršení zdravotního stavu i na našem území (VÚLHM 2022). Vzhledem k rozlehlosti areálu této dřeviny je nutné si uvědomit i značné množství geografických aspektů, které ovlivňují její růst. Ačkoliv mnohé studie se již zaměřili na odhalení nejvýznamnějších faktorů ovlivňujících růst borovice lesní, celkově se jedná o velmi komplexní problematiku, která stále není zcela probádána a nadále existují mezery ve vysvětlení variability růstu na různých úrovních (Semerci et al. 2017).

Jedním z faktorů, který má vliv na mikroklima, půdní a hydrologické poměry stanovišť, jsou geomorfologické poměry (Oberhuber a Kofler 2000). Borovice lesní navíc často obsazuje právě lokality, které jsou z hlediska vlhkostních poměrů značně limitovány, neboť je v porovnání s ostatními dřevinami na tyto podmínky poměrně dobře adaptována (Ellenberg 1988). Otázkou však zůstává, jaké jsou limity borovice lesní s výhledem nastávajících změn klimatu, jak bude tato dřevina schopna prospívat na různých typech stanovišť a jaké jsou rozdíly v individuálních reakcích jedinců v rámci rozdílných stanovišť.

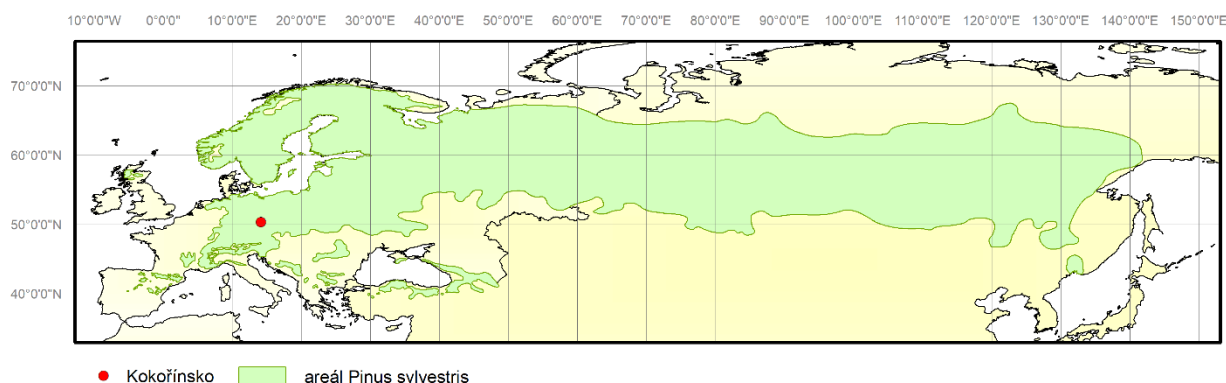
Vzhledem k relativní výškové členitosti lze považovat území Kokořínska za velmi vhodný model krajiny ke studiu vlivu topografie na růst dřevin. Borovice lesní je zde dominantní dřevinou lesních společenstev. Lze předpokládat, že borovice v údolních lokalitách budou vykazovat menší závislost na srážkách, neboť zdejší chladnější a stinné mikroklima bude značně snižovat míru evapotranspirace. Zvýšený stres daný suchem bude pravděpodobně hlavním limitujícím faktorem hřbetních plošin, kde borovice ani zdaleka nedosahují takového vzrůstu jako v případě údolních lokalit. Rovněž by měl být zřetelný rozdíl v porovnání severních a jižních svahů kvůli rozdílům v insolaci, která by měla zvyšovat průměrné teploty jižních svahů, a tedy zvyšovat vodní deficit. Cílem práce je tedy rozpoznat růstové vzorce borovice na základě rozdílných topografických stanovišť a změny v jejich klimatickém signálu, a to na úrovni ploch i chronologií. S předpokladem, že jedinci na totožném stanovišti mohou vykazovat odlišné růstové trendy (Buras et al. 2016), lze očekávat, že větší růstovou variabilitu budou mít borovice na méně klimaticky stresovaných stanovištích.

2. Růst borovice lesní na základě klimatických a topografických podmínek

2.1. Borovice lesní

Jedná se o stálezelený jehličnan z čeledi borovicovitých *Pinaceae*. Běžně dorůstá výšky 30 m, nicméně lze se setkat i s vyššími exempláři (až 40 m). Koruna starších jedinců je obvykle nepravidelně kuželovitá až deštníkovitá, přičemž větvení je přeslenité. Typické je také zakřivení větví, stejně jako samotného kmene. Barva kůry se věkem mění z hnědošedé do růžovošedé a je rozbrázděna hlubokými rýhami, přičemž získává deskovitý charakter. Jehlice vyrůstají typicky po dvojicích z brachyblastu a dosahují délky 3-8 cm (Kremer 1995). Přednostně roste na mírně suchých a slabě zásaditých kyprých půdách, avšak běžně ji lze nalézt i na jílovitých, písčitých a vápnitých půdách. V evropském měřítku se jedná o nejrozšířenějšího zástupce rodu *Pinus* a lze se s ní setkat od Skandinávie až po Španělsko, východním směrem zasahuje až na Dálný východ (Obr. 1) (Kremer 1995). Na své jižní hranici výskytu ve Španělsku vystupují její porosty až do výšky 1 600 m n. m. (Martínez-Vilalta et al. 2008). V případě Bulharska pak jako izolovaná stanoviště až do výšky 2 100 m n. m. (Panayotov, Zafirov a Cherubini 2013).

Obrázek 1: Areál borovice lesní. zdroj: Caudullo, Welk a San-Miguel-Ayanz (2017), ArcGIS Hub (2021)



I díky své široké ekologické nische se i na relativně malém území Česka vyvinulo několik ekotypů borovice lesní. Celkem bylo vymezeno 10 ekotypů, konkrétně jihočeský (třeboňský), šumavský (stožecký), polabský, týništský (východočeský), západočeský, severočeský, svratecký, heraltický, záhorský a karpatský. Přičemž paralelně lze vymezit borovici horskou a borovici pahorkatin. Ty se od sebe liší zejména morfologií kmene a koruny, růstem a adaptací na dané prostředí. Vzhledem k faktu, že lesnické hospodaření bylo ovlivněno dovozem populací cizího původu (například z Alp, horního Porýní nebo Panonské pánve), lze hovořit v mnohých případech spíše o kulturních odrůdách (Šindelář, Frýdl a Novotný 2007). I z tohoto důvodu je problematické v dnešní době naprosto přesně určit rozsah jejího původního areálu (Misi et al. 2019). Z hlediska znečištění ovzduší a kyselých depozic patří k vůbec k nejcitlivějším druhům (Bolay a Bovay 1965).

2.2. Vliv klimatických podmínek na růst borovice lesní

Klimatické proměnné předurčují druhové složení na dané lokalitě a zároveň i celý proces růstu dřeviny a tvorby dřeva (xylogeneze). Dřeviny v oblastech temperátního klimatu reagují tvorbou letokruhů na meziroční oscilace počasí. Významné meziroční změny se do šířky jarního i letního dřeva zapíší zvýšenou či naopak redukovanou činností kambia (Fritts 1976). Pro detailnější poznání je rovněž možná analýza poměru jarního a letního dřeva, která nám umožní zjistit, zda šířku letokruhu limitovaly či podporovaly podmínky během rané fáze vegetačního období nebo se na ní podepsaly podmínky vrcholného a pozdního léta (Kyncl 2017).

Reakce na klima je však mimo jiné ovlivněna i množstvím biotických faktorů. Borovice, podobně jako ostatní dřeviny, reaguje během svého životního cyklu odlišně na klima, přičemž velmi staří jedinci mají nižší citlivost ke klimatu než mladé stromy (Linderholm a Linderholm 2004). Svou roli navíc hraje i morfologie daného exempláře, jako je třeba výška, která klade značně vyšší hydraulické nároky v případě vzrostlých stromů (Trouillier et al. 2018). Navíc, jak zjistil Semerci et al. (2017), existují i významné rozdíly mezi jednotlivými genotypy a například semenáčky borovice z oblastí Turecka se obecně ukázaly jako odolnější vůči suchu než jedinci pocházející z oblastí západní a střední Evropy, přičemž vůbec největší mortalitu v tomto případě prokázali jedinci z relativně humidního prostředí Britských ostrovů. Stromy se navíc dokáží svému měnícímu se prostředí do určité míry přizpůsobovat. Například dokáží v porovnání s minulostí efektivněji využívat dostupné vodní zdroje nebo se stávají odolnější vůči pozdním mrazům (Arneth et al. 2002; Misi et al. 2019). Synergický efekt všech těchto faktorů tak způsobuje, že stromy i v rámci jednoho stanoviště reagují na klima odlišně (Trouillier et al. 2018).

V rámci celkového areálu rozšíření borovice lesní se obecně předpokládá, že hlavním limitujícím faktorem na severní hranici výskytu je teplota v letních měsících, v případě jižní hranice se stává významnějším faktorem růstu celkový úhrn srážek, respektive intenzita sucha (Kirchhefer 1998; Semerci et al. 2017; Metslaid et al. 2018). Nicméně tento hrubě formulovaný fakt lze jen stěží aplikovat ve značně variabilním prostředí, který se navíc v případě střední Evropy nachází na přechodu těchto pomyslných limitů. Evropa má totiž podnebí významně ovlivněné kontinentalitou a reliéfem, což vytváří výrazně složitější trend, který nelze jednoduše popsat lineárním gradientem v poledníkovém směru. Na základě přehledové studie Misiho et al. (2019) lze však tvrdit, že v prostoru střední Evropy jsou pro růst borovice lesní zásadní teploty na konci zimní sezóny a srážky během jarního nebo letního období. Je tedy zřejmé, že přes veškerou variabilitu prostředí má borovice podobné růstové vzorce na relativně velké části přirozeného území výskytu.

Nejvíce se pochopitelně do letokruhových chronologií zapíší roky s mimořádnými meteorologickými či klimatickými událostmi, které se buď negativně či pozitivně projevují v podobě

tzv. letokruhových signatur („pointer years“) (Tab. 1). V případě suchých let může dojít ke snížení růstu až o 39 % (Adams, Holly a Loomis 2014). Ve specifických případech se objevují také mrazové letokruhy (frost rings), a to pokud se vyskytnou mrazy v pozdních fázích jara a jsou poškozeny nelignifikované buňky (Glerum a Farrar 1966). Jiným příkladem jsou tzv. světlé letokruhy (light rings), které naopak indikují sucho nebo nízké teploty v průběhu léta (Panayotov, Zafirov a Cherubini 2013). Všechny tyto anomálie nám tak mohou pomoci nejenom při křížovém datování chronologií, ale i leccos prozradit o hlavním klimatickém faktoru, jež růst limituje.

Tabulka 1: Významné letokruhové signatury u borovice lesní v lokalitě Krauchtal (Švýcarsko) za období 1934-1986 a zaznamenané extrémní výkyvy počasí (počet stromů s identifikovaným letokruhem: X->60 %, X-40-60 %, (X)-20-39 %). zdroj: Schweingruber (1996)

rok	reakce stanoviště	klimatický výkyv
1934	X	velmi suchý a relativně teplý duben a květen
1935	X	pozdní mrazy v polovině května
1944	X	suchý květen, na konci i velmi teplý
1945	X	velmi teplý březen a duben, potom ochlazení (-2 °C)
1949	(X)	velmi teplý duben, suché léto
1962	X	teplý duben, chladný skok v květnu, suché léto
1963	X	velmi studená zima (leden -21,8 °C)
1971	X	velký teplotní skok v březnu, teplé období
1976	X	suché jaro s velkou amplitudou teplot
1977	(X)	teplý březen, chladný duben
1981	(X)	mráz na konci dubna, chladné deštivé jaro

Teplotní poměry, stejně jako ty srážkové, jsou v úzkém vztahu s geografickou polohou, nadmořskou výškou a topografií. Kromě absolutních hodnot teplot, které jsou pro růst dřevin stěžejní, má velký význam i jejich amplituda, a to jednak v průběhu jedné vegetační sezóny, tak i během kratších časových úseků, jako je například den a noc (Schweingruber 1996). Data s denním rozlišením mohou růst reflektovat lépe než ty měsíční (Waszak et al. 2021). Krasowski, Letchford a Herring (1993) zmiňují jako nejvíce destruktivní zejména extrémní změny teplot a dále zimní mrazy a pozdní mrazy během jara. Z pohledu abnormálně vysokých hodnot u jehličnatých stromů platí, že teploty v rozmezí 44-50 °C již mohou způsobit poranění jehlic vlivem horka (Larcher 2003). Teploty tak mají dvojznačný efekt a pro růst dřevin je tak důležité, aby jejich hodnoty nebyly příliš vysoké ani nízké (Trouillier et al. 2018).

Obecně jsou teploty zodpovědné právě za délku vegetačního období, přičemž brzký nástup vyšších teplot po období dormance umožňuje dřívější činnost kambia (Bauwe et al. 2013). Nicméně ani

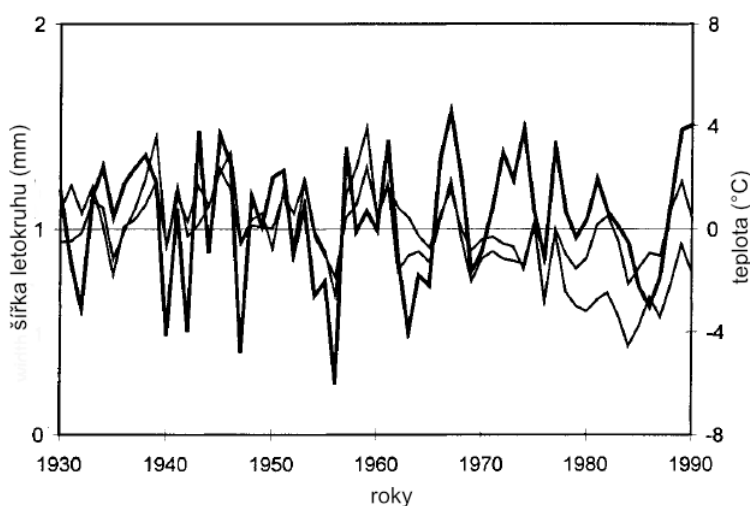
nadprůměrné teploty na konci zimního období nemusí nutně znamenat pozitivní zpětnou vazbu pro růst dřevin, neboť může dojít k vysoušení půdy ještě během zimní sezóny nebo předčasnému ukončení dormance, přičemž může následovat série pozdních mrazů, která v případě již zahájeného růstu může strom značně poškodit (Kirchhefer 1998). Celkově vyšší teploty během samotné zimy nemusí působit pozitivně i z toho důvodu, že může docházet k častějšímu střídání období tání a mrazu (Linderholm a Linderholm 2004). Takové výkyvy mohou negativně ovlivnit i výšku sněhové pokrývky, přičemž se vytrácí výhody její izolační funkce chránící jemný kořenový systém, který v případě poškození snižuje svou schopnost efektivně čerpat živiny během vegetačního období (Linderholm 2001). Jak ve své studii uvádí Weigel et al. (2021), i relativně mírné půdní mrazy významně ovlivňují životaschopnost edafonu, což zpomaluje proces dekompozice a celý koloběh dusíku v půdě. Na druhou stranu vyšší mocnost sněhové pokrývky na konci zimy zpomaluje proces tání, a tedy možné infiltrace vody do půdy, čímž se zahájení růstu posouvá na pozdější dobu (Vaganov et al. 1999). V některých případech celkové zvýšení teplot během raného jara může snížit frekvenci mrazových událostí, a tedy redukovat jejich destruktivní účinky na kořenový systém (Metslaid et al. 2018). Je tedy zřejmé, že výkyvy teplot v zimní, respektive na začátku jarní sezóny, mají velmi komplexní efekt a závisí na dalších specifických aspektech stanoviště, jako je průměrná mocnost či trvání sněhové pokrývky.

V prostoru severního rozšíření borovice lesní je vzhledem k časovému vymezení vegetační sezóny nejdůležitější vyšší teplota během července, přičemž hodnoty závislosti na této proměnné rostou přibližně do 68° s. š. (Linderholm a Linderholm 2004; Hartl et al. 2021). Ačkoliv v oblasti severní Fennoskandinávie nebyl tento vzorec jednotný a zatímco centrální a severozápadní lokality vliv červencových teplot potvrdily, severovýchodně ležící borovice závisely více na srážkách v květnu (Hartl et al. 2021). Navíc již během 20. století bylo pozorováno, že citlivost boreálních lesů na letní teploty je stále méně významná, což indikuje nastávající změny na severní hranici výskytu lesních společenstev (Vaganov et al. 1999).

V jiných částech Evropy mají borovice variabilní klimatický signál. V případě estonské populace borovice lesní jsou nejvýznamnější teploty na konci zimy respektive začátku jara (Metslaid et al. 2018). Nicméně i v tomto případě se hodnota závislosti mezi růstem a vyššími teplotami během zimního a začátkem jarního období vytrácí. Toto zjištění tak indikuje, že limitace nízkými teplotami se obecně stává v případě borovice lesní stále méně důležitá. I v rámci Česka, případně střední Evropy, je celkově velmi důležitá vyšší teplota na konci zimy, respektive na začátku vegetační sezóny. Přičemž statisticky významné jsou zejména měsíce únor a březen, jak je možno vidět na obrázku 2 (Ilczyn, Skrzyszewski 2002; Pérez, Kahle, Spiecker 2005; Lehečková 2013; Mašek 2017). Pozitivní vliv únorových a březnových teplot ve své práci v rámci Čech potvrdila například Mácová (2008) a to i přesto, že pro svůj výzkum použila vzorky borovice ze šesti odlišných stanovišť. Tato reakce byla zřejmá zejména

v lokalitách s teplejšími a suššími klimatickými podmínkami. Nicméně Ilczyn a Skrzyszewski (2002) zaznamenali v jihozápadním Polsku pozitivní vliv teplot i během července a srpna, což je překvapivý jev, vezmeme-li v potaz, že odebrané vzorky pocházely nejvýše z nadmořské výšky 750 m, což ukazuje, že borovice nerostly ve vyloženě horském a chladném prostředí. Na druhou stranu korelace za období 1930-1990 nemusí reflektovat současný výskyt teplotních výkyvů a vln sucha zejména v letním období. I v případě severoněmeckých nížin hrála hlavní význam vyšší teplota v únoru, avšak tentokrát nižší teploty pozitivně ovlivnily růst v červenci (Bauwe et al. 2013). Pozitivní vliv teplot na konci zimy měl význam i na stanovištích borovic v severním Polsku a severozápadním Maďarsku (Misi et al. 2019). Zatímco tedy pozitivní korelace s únorovými a březnovými teplotami je jeden z charakteristických znaků růstu borovic, vliv teplot během letní sezóny je nejednoznačný a je více ovlivněn například nadmořskou výškou.

Obrázek 2: Srovnání průběhu dvou chronologií z údolí Kłodzko (Polsko) a podhůří Krkonoš (tenké linie) s průměrnými teplotami za únor-březen (tučné linie). zdroj: Ilczyn a Skrzyszewski (2002)

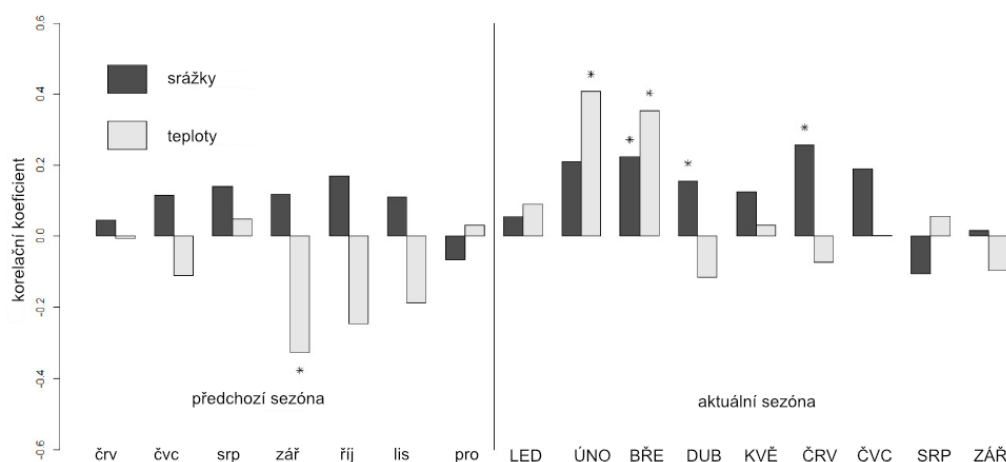


Ovšem teploty jako hlavní limitující faktor v regionu střední Evropy nejsou jednoznačné, což potvrzuje například Bauwe et al. (2013), ten u borovic v nížinách severovýchodního Německa identifikoval vyšší závislost na srážkách, zejména pak v únoru a červenci. Srážky v tomto případě vysvětlovaly 19,4-68,9 % variability růstu, na rozdíl od teplot, u kterých se míra vysvětlené variability pohybovala mezi 11,9-36 %. I v případě studie Misiho et al. (2019) byly na polských a maďarských plochách srážky významnějším řídicím faktorem než teploty. Tento fakt je platný zejména v oblastech nižších nadmořských výšek, což potvrdili svou studií Panayotov, Zafirov a Cherubini (2013), kteří porovnávali klimatický signál borovice lesní na základě gradientu nadmořských výšek v pohoří Vitoša (Bulharsko). Srážky hrají velkou roli v jarní fázi, kdy se vytváří tzv. jarní dřevo, nicméně v létě je zase zvýšený výpar, což nároky na vláhu výrazně zvyšuje (Misi et al. 2019). Zejména je pak důležitý jejich úhrn za delší časové období. Mašek (2017) v oblasti Kokořínska (Česko) našel nejsilnější korelace

s celkovými úhrny za období duben až červenec. K podobným výsledkům v této oblasti došla i Lehečková (2013), která rovněž zjistila vyšší citlivost na srážky v období květen až červenec. V případě severního Polska byla závislost na úhrnech srážek zaznamenána pro data s měsíčním i denním rozlišením, přičemž nejvýznamněji korelovalo období od začátku února do začátku srpna ($r=0,386$) (Waszak et al. 2021). Naproti tomu v případě středního Švédska měly vyšší srážky v létě negativní vliv, což by mohlo souviset s obecně nižšími teplotami, které byly sníženy v důsledku rozsáhlejší oblačnosti (Linderholm a Linderholm 2004). Celkově však srážky hrají významnou roli za delší časové úseky, což naznačuje, že spíše než vysoké úhrny je důležité jejich rovnoměrné rozložení během celé vegetační sezóny.

Není rovněž ojedinělé, že šířka letokruhů koreluje i s podmínkami předchozího roku, kdy se vytvářejí zásobní látky (Kyncl 2017). Příkladem je třeba studie Waszak et al. (2021) v severním Polsku, kdy s růstem korelovaly negativně teploty v předchozí sezóně, konkrétně ty zářijové (Obr. 3). V severním Norsku poté negativně ovlivňovaly růst červencové teploty předchozí sezóny (Kirchhefer 1998). Rovněž Metslaida et al. (2018) zjistila negativní vliv teplot během předchozího srpna a naopak pozitivní vliv srážek během předchozího léta. Pozitivní vliv srážek v předcházejícím roce v Tyrolsku (Rakousko) potvrdili i Oberhuber, Stumböck a Kofler (1998). V některých případech mají podmínky předchozího roku překvapivé výsledky. U nejvýše položených stanovišť borovice v Bulharsku byly zaznamenány negativní korelace se srážkami předchozího léta (Panayotov, Zafirov a Cherubini 2013). Stejně tak pozorovali negativní vliv srážek během předchozího června a července Pichler a Oberhuber (2007) v rakouském Tyrolsku. Tento jev by mohl být vysvětlen zpožděním ve změně růstové a zásobní fáze, jinými slovy, vhodné podmínky v daném roce oddalují začátek ukládání zásobních látek, které pak chybí v nadcházející vegetační sezóně (Pichler a Oberhuber 2007). Naopak Bauwe et al. (2013) v severovýchodním Německu žádný statisticky významný vliv proměnných v předchozí vegetační sezóně nenalezl. Pro správné pochopení variability růstu v aktuální sezóně je tedy nezbytné brát v potaz i podmínky předchozího roku, které jsou zodpovědné za efektivní tvorbu zásobních látek.

Obrazek 3: Korelace chronologie borovice lesní a měsíčních srážek a teplot v regionu Toruń (Polsko) (*statisticky významná korelace). zdroj: Waszak et al. (2021).



Teploty a srážky však často působí v kombinaci, proto je vhodné brát v potaz i samotnou intenzitu sucha. Z práce Tremla et al. (2022) vyplývá, že od 90. let minulého století se snížilo množství růstových redukcí vlivem mrazů a naopak se zvýšil počet redukcí ovlivněných primárně suchem. U nich není důležitá pouze intenzita a trvání, nýbrž i jejich frekvence a výskyt v rámci vegetační sezóny (Bose et al. 2020). Borovice lesní je obecně vůči suchu odolná dřevina, nicméně i pro ni se v důsledku zvyšujícího se stresu kvůli suchu mění růstové podmínky a stoupá tak význam kladné hydrologické bilance na stanovištích. Sucho však ovlivňuje i další faktory růstu. Se zvyšujícím se stresem se totiž zároveň zvyšuje i významnost kompetice mezi jedinci. Naopak pokud nastane chladnější a srážkově vydatnější rok, kompetice ztrácí na svém významu (Marqués et al. 2021). Jak velkým problémem je pro borovici lesní výskyt suchých period zkoumal například Bigler et al. (2006), který studoval velkoplošné odumírání borovic v údolí Rhôny ve Švýcarsku navzdory výraznému zlepšení místního ovzduší v 80. letech. Zejména více let trvající sucho způsobilo změny v tvorbě jehlic, přičemž negativní dopady na růst se projevily i v následujících letech bez ohledu na skončení suché periody (Clements 1970; Bigler et al. 2006). Rovněž významná vlna horka, která zasáhla střední Evropu v roce 2003 a projevila se až o 3 °C vyššími průměrnými teplotami než dlouhodobý průměr, měla nezanedbatelný vliv na produktivitu borovic, přičemž tvorba biomasy poklesla až o 35 % (Pichler a Oberhuber 2007). S předpokladem, že během 21. století dojde ke zvýšení četnosti a intenzity vln veder, vyvstává otázka, jak budou lesy obecně na tyto změny reagovat (IPCC 2014).

Z hlediska sucha je načasování srážek během vegetačního období velmi důležité. Hartl et al. (2021) v případě severní Skandinávie zjistila, že zdejší borovice profitují z vyšších červencových teplot pouze v případě, že jim předcházelo dostatečně vlhké jarní období. Vysoké teploty obecně zvyšují sucho, proto není překvapivé, že Mašek (2017) objevil v západních Čechách významné hodnoty korelace s indexem sucha PDSI právě pro aktuální červenec a září. Vysoké hodnoty korelace, tentokrát

s Palmerovým indexem sucha, zjistila pro červenec na Kokořínsku i Lehečková (2013). Obdobně se dá sledovat účinek suchého období i pomocí VPD (Sytostní doplněk - Vapor Pressure Deficit), vyšší hodnoty kladou zároveň vyšší nároky na čerpání vláhy kořeny, přičemž Xenakis, Ray a Mencuccini (2012) určili letní VPD jako třetí nejdůležitější faktor ovlivňující růst borovic v jinak poměrně humidním klimatu Britských ostrovů. Bose et al. (2020) pak zkoumal vliv indexu SPEI (Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index) za delší časové úseky pro borovici na úseku od Španělska po severní Německo. Populace ve Španělsku, Francii a Švýcarsku vykazovaly pozitivní korelace za různá období, a to od předchozího léta do aktuálního jara, od předchozího podzimu do aktuálního jara a od zimy do aktuálního jara. O něco méně, avšak stále velmi významné byly i hodnoty SPEI od aktuálního jara do léta. Naopak německé populace vykazovaly nejvyšší shody s indexem SPEI za aktuální léto až podzim, což je překvapivé, vezmeme-li v úvahu, že podmínky na podzim již nemohou účinně ovlivnit šířku letokruhu. Nicméně i Mašek et al. (2021) objevil významné korelace borovic v Krkonoších (Česko) se srpnovými hodnotami SPEI, tedy v podstatě v závěrečné fázi vegetační sezóny. Právě déle trvajícím nedostatek vláhy zvyšuje riziko mortality i z důvodu šíření fytopatogenů a sekundárně i hmyzích škůdců jako lýkožrouta borového nebo lýkohuba sosnového (Mattson a Haack 1987). Navíc počáteční rozvoj těchto kalamit byl zaznamenán primárně na stanovištích suchých a živinově chudých (Mattson a Haack 1987). I v oblastech severního rozšíření hraje sucho svoji roli a to zejména v případě stanovišť se mělkými půdami (Linderholm 2001). Lze tak předpokládat, že právě letní období budou pro zdravotní stav borovic z hlediska sucha rozhodující, nicméně nelze opomenout ani vliv sucha za delší časové úseky.

2.3. Variabilita růstu a odezva na klima na základě topografie.

Jak již bylo naznačeno v kapitole 2.2, ačkoliv růst borovice lesní v evropském měřítku vykazuje určité shodné rysy, je zřejmé, že rozdíly v klimatickém signálu jsou ovlivněny i dalšími proměnnými. Růst dřevin je ovlivněn širokou škálou biotických a abiotických faktorů, které se vzájemně ovlivňují (Oberhuber a Kofler 2000). Xenakis, Ray a Mencuccini (2012) pomocí analýzy hlavních komponent určili, že 93,09 % variability růstu borovice lesní bylo vysvětleno 8 různými faktory, přičemž 3 hlavní faktory vysvětlovaly 85,4 % růstu (konkrétně minimální teploty, deficit srážek a letní sytostní doplněk). Rovněž je důležité si uvědomit, že i dva druhy v rámci jednoho rodu, dokonce i genotypy v rámci stejného druhu, mohou být rozdílně limitovány různými klimatickými faktory i v rámci shodného habitatu (Adams, Holly a Loomis 2014; Semerci et al. 2017). Roli hraje rovněž i věk dřevin. Například starší jedinci obvykle disponují hlubším kořenovým systémem, který je schopen efektivněji čerpat vláhu i v případě poklesu hladiny podzemní vody, a mají tak značnou výhodu před juvenilními jedinci (Granda, Gazol a Julio 2018). Růst dřevin je tak velmi komplexní záležitostí a je proto potřeba brát v úvahu množství a vzájemnou interakci všech faktorů.

Vztah mezi topografií a odezvou dřevin na klima byl předmětem mnoha studií, zejména ve smyslu dostupnosti vláhy, která představuje zcela zásadní a nezbytný faktor umožňující růst dřevin (Kirchhefer 1998; Oberhuber, Stumböck a Kofler 1998; Bauwe et al. 2013; Adams, Holly a Loomis 2014; Hartl et al. 2021). Ačkoliv například u mikroreliefu Mašek et al. (2021) zjistil, že z hlediska vysvětlené variability růstu jehličnanů hraje důležitější roli při růstu stromů věk a velikost stromů než samotná tvar reliéfu, je nutné si uvědomit, že existuje mnoho způsobů, jak variabilitu reliéfu zachytit, a tedy i objasnit všechny oblasti, ve kterých dokáže přímo či nepřímo ovlivnit růst. Stejně tak je nezbytné definovat měřítko, v rámci něž se bude heterogenita růstu zkoumat, od již zmíněného mikroreliefu (metry) po úroveň krajiny (stovky metrů).

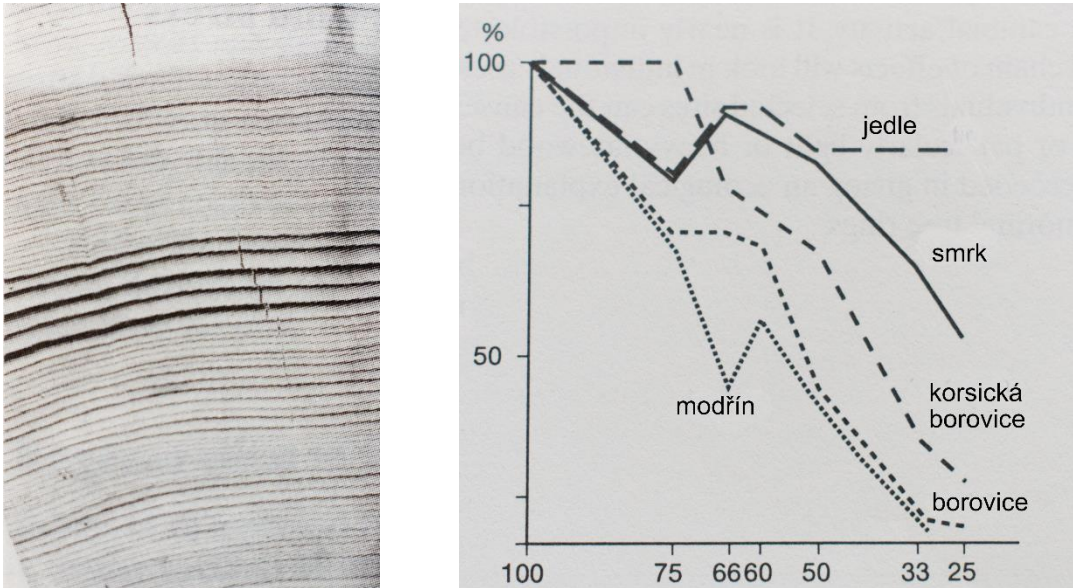
Pro správné pochopení a interpretaci růstu je důležité porovnávat tyto rozdíly v rámci stejného regionálního klimatu, které může být značně ovlivněno i relativní polohou k horským pásmům ve smyslu návětrné a závětrné strany, která rozhoduje o celoročním celkovém úhrnu srážek (Oberhuber, Stumböck a Kofler 1998; Ilczyn a Skrzyszewski 2002). Panayotov, Zafirov a Cherubini (2013) zkoumali vliv sucha na borovice na různých stanovištích na základě tzv. light rings (letokruhy s nelignifikovaným pozdním dřevem) a zjistili, že v nadmořské výšce 750 m mělo tuto charakteristiku až 8 % všech letokruhů, na stanovišti ve výšce 1 750 m n. m. pak tento podíl činil pouze 3 %. Topografie má v některých ohledech podobné rysy jako zeměpisná délka ve smyslu ovlivnění délky vegetační sezóny. V oblastech severní hranice výskytu dřevin se délka vegetační sezóny pohybuje pouze okolo jednoho měsíce (Schweingruber 1996). To platí i v případě nadmořské výšky, kdy například v horském prostředí je při úpatí horského pásma v nadmořské výšce 300 m délka vegetační sezóny 146 dní, ve výšce 1350 m n. m. se již délka této periody zkrátí na pouhých 76 dní (Kern a Moll 1960). Protože poměrně velká část studií se zaměřuje na oblasti s relativně rovinným terénem s pouze mírnými svahy, je vhodné tyto rozdíly zkoumat i v rámci oblastí s členitějším reliéfem, které se vyznačují homogenním regionálním klimatem.

Členitost reliéfu patří bez pochyby k velmi důležitým aspektům abiotického prostředí, které mohou přímo i nepřímo ovlivňovat růst vegetace, neboť má vliv na teplotní poměry, míru dopadajícího slunečního záření, evapotranspiraci, hydrologickou dynamiku v povodí a rozvoj půd daného stanoviště (Oberhuber a Kofler 2000; Adams, Holly a Loomis 2014; Hartl et al. 2021). Topografické podmínky oblasti mají zásadní vliv na podobu mikroklimatu, které se tak v závislosti na členitosti reliéfu může značně měnit i na relativně malém území, přičemž se můžeme setkat i s tzv. klimatickou inverzí. Například relativně uzavřené rokliny udržují celoročně vyrovnanější teplotní a vlhkostní podmínky, přičemž jejich dna jsou značně vlhčí než svahy a skalní hrany (Holec a Wild 2011). Právě tvar reliéfu a druhové složení jsou podle Oberhubera, Stumböcka a Koflera (1998) dva základní aspekty, které

rozhodují o tom, jak bude dané společenstvo reagovat na klima. I Fritts et al. (1965) předpokládá, že právě značně limitující ekologické podmínky nejvíce objasňují citlivost stromů vzhledem ke klimatu.

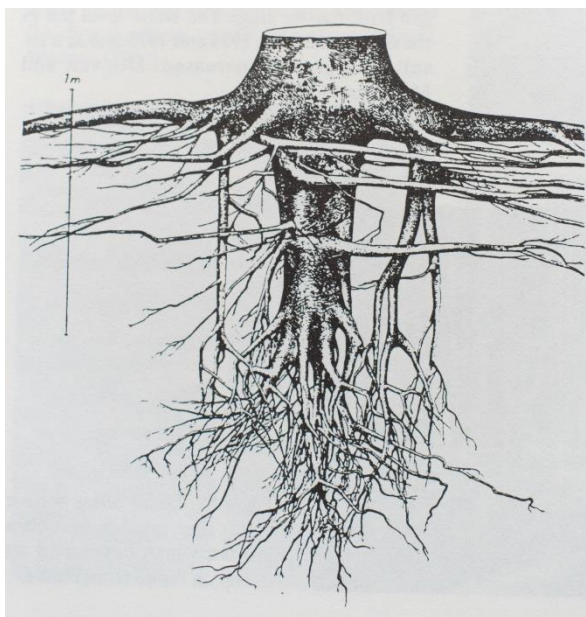
Zvláště náročným podmínkám čelí dřeviny v případě, že rostou na extrémních či jinak exponovaných stanovištích. Dobrým příkladem je růst na skalních habitatech, kdy úzké štěrbiny nebo hrany skalních plošin značně omezují prostor pro efektivní rozvoj kořenového systému. Takový jedinec se musí vypořádat s omezeným přístupem vláhy a živin, což v důsledku znamená celoživotně menší vzrůst nebo v horším případě dokonce úhyn (Schweingruber 1996). Stanoviště vystavená silným větrným poryvům mohou být často postižena disturbancemi v podobě vývrátů, v tom případě se na stanovišti mění situace ohledně kompetice, což umožňuje přeživším jedincům lepší přístup ke světlu, případně větší dostupnost živin, a tedy zvýšený růst (Obr. 4A) (Schweingruber 1996). Což je zejména významné v případě borovice lesní, která obecně reaguje velmi negativně na růst ve stinném prostředí (Obr. 4B) (Mitscherlich 1975). Je zřejmé, že topografie je podmíněna primárně geologickou stavbou oblasti, což logicky ovlivňuje míru infiltrace srážek. Topografické podmínky ovlivňují rovněž evoluci půd. V případě silně svažitých, prostorově omezených nebo značně exponovaných stanovišť se vytvářejí pouze mělké a často hrubozrnné půdy, které nemají dostatečnou kapacitu pro zadržení většího množství vláhy (Schweingruber 1996; Oberhuber a Kofler 2000). Roli hraje samozřejmě také dostupnost živin či pH půdy (Rabbal et al. 2018). Důležitá je i samotná svažitost, která znamená v případě větších sklonů urychlený povrchový odtok a tím opět značně omezuje míru vsakování. V opačném případě, kdy dřevina roste na dlouhodobě zamokřeném stanovišti v depresích reliéfu, což může být příklad rašelinišť, je naopak limitující vysoká hladina podzemní vody (Schweingruber 1996). Mělký kořenový systém tedy během poklesu hladiny podpovrchové vody nemusí být schopen čerpat vodu a paradoxně i na tomto, jinak vlhkém stanovišti, mohou stromy trpět suchem (Kirchhefer 1998). Přirozeně má tedy reliéf vliv na rozložení a množství dostupné vláhy (Oberhuber a Kofler 2000; Zianis a Mencuccini 2005). V případech velmi suchých či naopak trvale zamořených stanovištích je růst dřevin značně limitován.

Obrázek 4: A) 5leté zvýšení přírůstků způsobené vývratem okolních jedinců. zdroj: Schweingruber (1996), B) Závislost množství biomasy (svislá osa) na přístupu slunečního záření (vodorovná osa) v %. zdroj: (Mitscherlich 1975)



Díky specifickým podmínkám stanovišť jsou dřeviny nuceny svou energií investovat právě na vyrovnání se s disturbancemi a na adaptaci na specifické podmínky stanoviště, kupříkladu zpevnování kmene nebo kořenového systému (Schweingruber 1996). Konkrétně borovice lesní má kořenový systém rozdělen na dva typy, vodorovně rostoucí kořeny těsně pod povrchem využívají vodu vsakující se při srážkách, naopak svisle rostoucí kořeny udržují kontakt s hladinou podzemní vody (Obr. 5), které jí pomáhají při efektivnějším využívání vláhy (Koestler, Brückner a Bibelreiter 1968). I čistě díky sklonu svahů jsou konkrétně jehličnany z důvodu udržení rovnováhy nuceny tvořit tzv. tlakové dřevo, to se vytváří na straně ve směru svahu a díky vyšší hustotě dřeva zvyšuje pevnost kmene nebo větví (Low 1964). Dřeviny tak disponují množstvím mechanismů, které jim umožňují se snáze vyrovnat s nepříznivými podmínkami stanoviště.

Obrázek 5: Schéma kořenového systému borovice lesní. zdroj: Koestler, Brückner a Bibelreiter (1968)



Co se týče svahů, ty jsou z velké části ovlivněny zejména množstvím dopadajícího slunečního záření v průběhu dne. Teplotní rozdíly mohou být díky tomu i 7 °C (Suggitt et al. 2011). V případě vlny horka v roce 2003 v Tyrolsku pak rozdíl maximálních teplot mezi jižními a severními svahy činil dokonce 10 °C (Pichler a Oberhuber 2007). To znamená, že jižní svahy mají ve srovnání se severními delší vegetační sezónu (Kirchhefer 1998). Množství insolace značně ovlivňuje míru evapotranspirace na jižních svazích v případě severní polokoule, což může zvyšovat nedostatek půdní vláhly zejména během letních měsíců. Naproti tomu zvýšená evapotranspirace není tak významným omezením v případě severních svahů či depresí reliéfu (Kirchhefer 1998; Oberhuber a Kofler 2000). Oberhuber, Stumböck a Kofler (1998) ve značně členitějším prostředí rakouského Tyrolska určili strmé svahy (50°) s jihozápadní orientací jako vůbec nejstresovější stanoviště, zatímco deprese reliéfu s mírnějším sklonem (<20°) vykazovaly pro růst nejlepší podmínky. Značně rozdílné znaky mezi růstem na severních a jižních svazích v severním Norsku pozoroval Kirchhefer (1998), zatímco oba typy svahů reagovaly pozitivně na vyšší teploty během letního období, z hlediska srážek jižní svahy indikovaly pozitivní zpětnou vazbu během přelomu jara a léta, zatímco severní svahy korelovaly se srážkami za měsíc červen a červenec negativně. Orientace svahů tak hraje důležitou roli zejména z hlediska dopadajícího slunečního záření, které významně ovlivňuje teploty a evapotranspiraci stanovišť.

Evoluci svahů modelují zejména mnohé typy svahových pohybů, které mohou negativně ovlivňovat růst stromů. Akumulace sesuvů mohou částečně pohřbit kmen, což vede k útlumu růstu, stejně tak jako vyšší míra eroze, která může obnažit kořenový systém, čímž se omezí čerpání vláhly a živin (Schweingruber 1996). Z tohoto pohledu patří mezi vůbec nejrizikovější polohy ústí roklí, kde se ukládá velké množství materiálu rychlých svahových pohybů (blokovobahenní proudy apod.)

(Schweingruber 1996). Stromy na svazích jsou rovněž ohroženy padající sutí způsobující četná poranění kmene, což může vést i k rozvoji hniloby (Schweingruber 1996). Z tohoto hlediska jsou tak dřeviny rostoucí na svazích velmi zranitelné.

Vzhledem k současným klimatickým změnám mohou mnohé, vláhou dostatečně zásobené lokality, představovat jakousi nárazníkovou zónu, případně sloužit jako refugium pro druhy, jež nebudou schopny na vyprahlých stanovištích nadále prosperovat (Dobrowski 2011). Rozdíl v klimatickém signálu na základě jednoduchého rozdělení suchá/vlhká stanoviště zkoumal v centrálním Švédsku Linderholm (2001). Výsledky ukázaly, že srážky byly významné pouze u suchých stanovišť, a to na přelomu zimy a jara. Při ověřování klimatického signálu borovice rostoucí na rašeliništích však žádná proměnná významná nebyla, což naznačuje, že reakci na klima na permanentně zamokřených stanovištích není vhodné určovat. Stejně výsledky zmiňuje rovněž Rabbet et al. (2018) u smrku ztepilého, kdy vlhká stanoviště ukazovala obecně nízké či dokonce nevýznamné korelace ke klimatickým proměnným. To se potvrzuje i ve studii Mácové (2008), která objevila pozitivní korelace se srážkami v červnu a červenci zejména u stanovišť s výrazně suchými podmínkami. Martínez-Vilalta et al. (2008) v případě sušších stanovišť v Katalánsku zase zaznamenal negativní korelace s letními teplotami, v případě vlhkých stanovišť však teploty měly pozitivní vliv, pokud byl rok zároveň vlhký. Adams, Holly a Loomis (2014), kteří zkoumali reakci dvou druhů rodu *Pinus* ve státě Colorado (USA), zaznamenaly výrazně méně negativních korelací s teplotami v případě, že stanoviště byla dobře zásobena vodou. Tyto výsledky jistě nejsou nijak překvapivé, neboť je zřejmé, že vyšší teploty a nižší srážky na vláhou limitovaných stanovištích stres stupňují.

Vyšší vlhkost však nemusí znamenat nutně přínos pro růst. Hartl et al. (2021) v rámci Fennoskandinávie a poměrně rozsáhlé sítě lokalit zjistila následující vzorce růstu. Vlhčí lokality byly obecně významněji korelovány s červencovými teplotami. Navíc byly zkoumány i korelace mezi vlhkými a suchými stanovišti v rámci regionu. Severovýchodní lokality ukazovaly nejvyšší korelace mezi těmito dvěma kategoriemi, zatímco ty v centrální oblasti byly nejvíce odlišné. Navíc na suchých stanovištích na severovýchodě a v centrální části byla naměřena vyšší produktivita, u lokalit na severozápadě pak u vlhkých. Ostatně i Lange et al. (2018) zmiňuje, že vliv stanovišť je při magnitudě klimatických změn výrazně potlačen. To poukazuje na fakt, že i vliv dostupnosti vláhy je do značné míry ovlivněn místním klimatem, který může rozdíly v rámci regionu smazávat a celkový klimatický signál měnit.

Některé ze studií se zaměřily na rozdělení lokalit dle typu reliéfu. Změny klimatického signálu na základě topograficky odlišných stanovišť zkoumali Oberhuber a Kofler (2000). Ti pozorovali odlišnosti na základě několika topografických kategorií, konkrétně na jižních svazích, plošinách, úpatích svahů, vrcholů hřebenů a sníženin reliéfu v povodí řeky Inn (Rakousko). Na typologicky shodných

stanovištích vykazovaly borovice shodný růstový trend, což je doloženo PCA analýzou, která chronologie rozdělila do tří pomyslných shluků: jižní svahy, plošiny a úpatí, sníženiny a vrcholy hřebenů. Téměř všechny lokality se ukázaly být náchylné na sucho, což pravděpodobně souvisí s výskytem hrubozrnných a půd, které nejsou schopny efektivně zadržet vláhu. Proto s růstem borovic negativně korelovaly nízké úhrny srážek za duben až červen a zároveň vyšší teploty během května, které umocňují evapotranspiraci (Oberhuber a Kofler 2000). Naopak v případě sníženin byla závislost na teplotách nižší, což indikuje menší stres způsobený evapotranspirací (Oberhuber a Kofler 2000). Celkově pak vykazovala borovice homogennější růst na rovinatých a mírně ukloněných plochách (Oberhuber a Kofler 2000). V případě topograficky členitého Kokořínska (Česko) byly výsledky Lehečkové (2013) jednoznačnější. Stanoviště na extrémních skalních plošinách vykazovaly výrazně větší pozitivní korelaci se srážkami v červnu a červenci, případně za delší časové období od února do srpna/července. Naopak lokality s mesickými podmínkami a hlubšími půdami byly primárně ovlivněny vyššími teplotami, přičemž prakticky všechny lokality vykazovaly pozitivní a významnou korelaci s únorovými teplotami. Ze srovnání těchto studií tak vyplývá, že umístění stanoviště v rámci reliéfu významně ovlivňuje trendy růstu i reakci na klima.

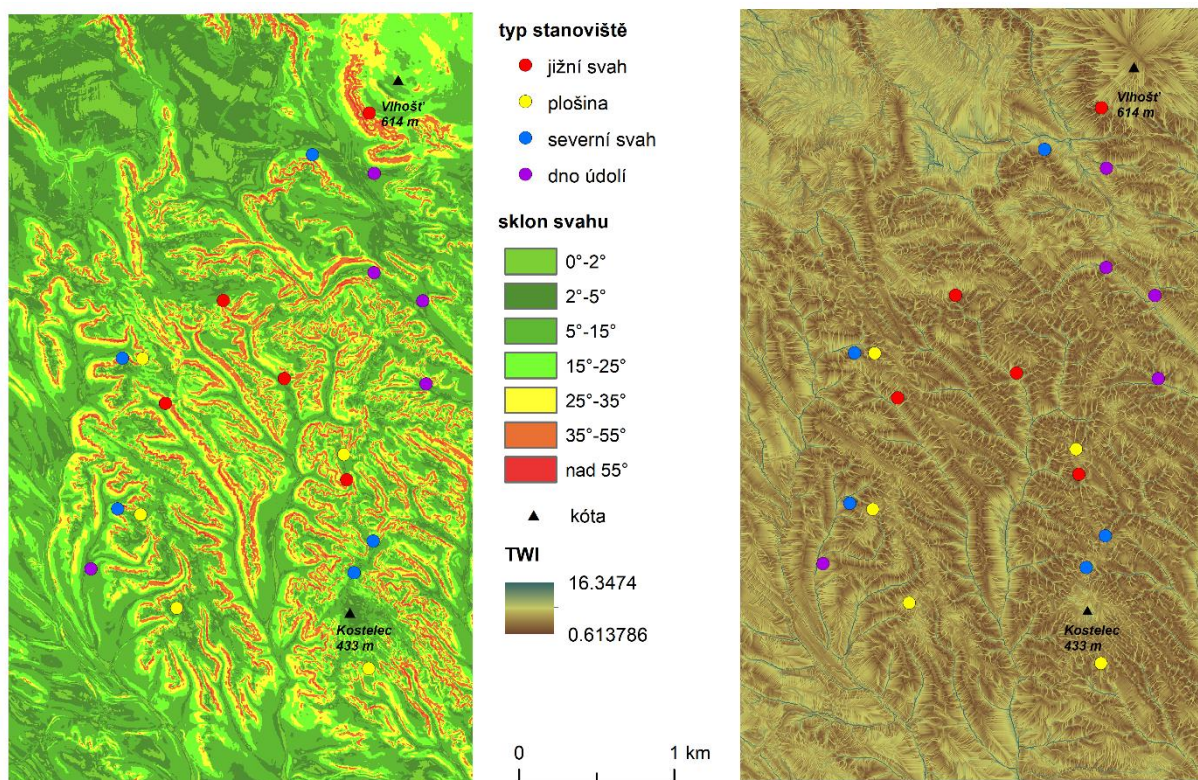
Interakce regionálního klimatu, topografických podmínek spolu s množstvím dalších vnějších a vnitřních faktorů vytváří značnou variabilitu v růstových tendencích borovice lesní, přičemž se však dostupnost vláhy jeví v rozdílech klimatického signálu jako nejvýznamnější.

3. Fyzickogeografická charakteristika

3.1. Geologické a geomorfologické poměry

Oblast Kokořínska patří k nejvýznamnějším územím Česka s rozvinutým pískovcovým fenoménem, s pestrým erozně denudačním reliéfem (Obr. 6) (Ložek, Kubíková a Špryňar 2005). Hlavní část včetně oblasti se studovanými plochami patří pod geomorfologický celek Ralská pahorkatina, okrsek Polomené hory, který svým charakterem spadá mezi větší pahorkatiny až vrchoviny (Ložek, Kubíková a Špryňar 2005). Zcela převažujícím horninovým podkladem jsou křídové pískovce (Obr. 7), které se ve zdejší oblasti ukládaly během transgrese moře před 80–90 miliony let (Nováková 2010). Po ústupu moře se za sebou sedimentační procesy zanechaly rovnou tabuli, dnes ve výšce kolem 400 m n. m. (Nováková 2010).

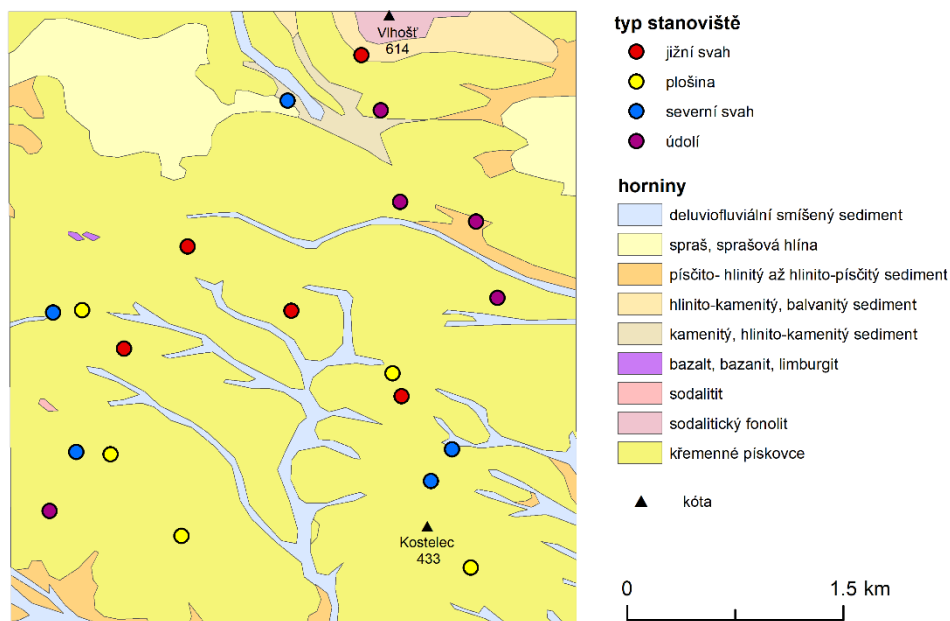
Obrázek 6: Sklonitostní poměry (A) a topographic wetness index (TWI) (B) v severní části Kokořínska. zdroj: ČÚZK (2020)



Tato plošina byla dále díky tektonickým procesům rozlámána, což umožnilo zejména vodnímu elementu nadále rozrušovat zarovnaný povrch plošiny. V pískovcích jizerského souvrství se tak během dlouhého období eroze vymodelovaly typické tvary zvětrávání jako jsou malá skalní města, skalní věže a převisy (Sedláček a Mackovčín 2002). Celkově se v oblasti střídají zaříznuté rokly s příkrými skalními svahy a vyvýšené skalní plošiny. Mimoto se na pískovcových skalách rozvinuly i drobnější tvary, jako je široké spektrum voštin nebo pseudoškrapy (PP Husa) (Ložek, Kubíková a Špryňar 2005; Nováková

2010). Na některých místech se lze setkat i se železitými inkrustacemi vytvářející odolnější vrstvy, které podléhají erozi méně a tvoří typické formy reliéfu (Pokličky) (Nováková 2010). Během terciéru pronikly sedimentárními horninami vyvěřelé horniny, které díky své vyšší odolnosti tvoří výrazné elevace reliéfu. Nejvýznamnějším a zároveň nejvyšším bodem celého Kokořínska je vrch Vlhošť (613,5 m n. m.), jehož vrcholová část je tvořena sodalitickým fonolitem (Ložek, Kubíková a Špryňar 2005). Z kvartérních sedimentů jsou v oblasti zastoupeny svrchnopleistocenní spraše a sprašové hlíny. V případě svažitých lokalit jsou běžné deluviální nebo deluvioeolické sedimenty (Ložek, Kubíková a Špryňar 2005).

Obrázek 7: Geologické poměry severní části Kokořínska. zdroj: ČGS (2012)



3.2. Půdy

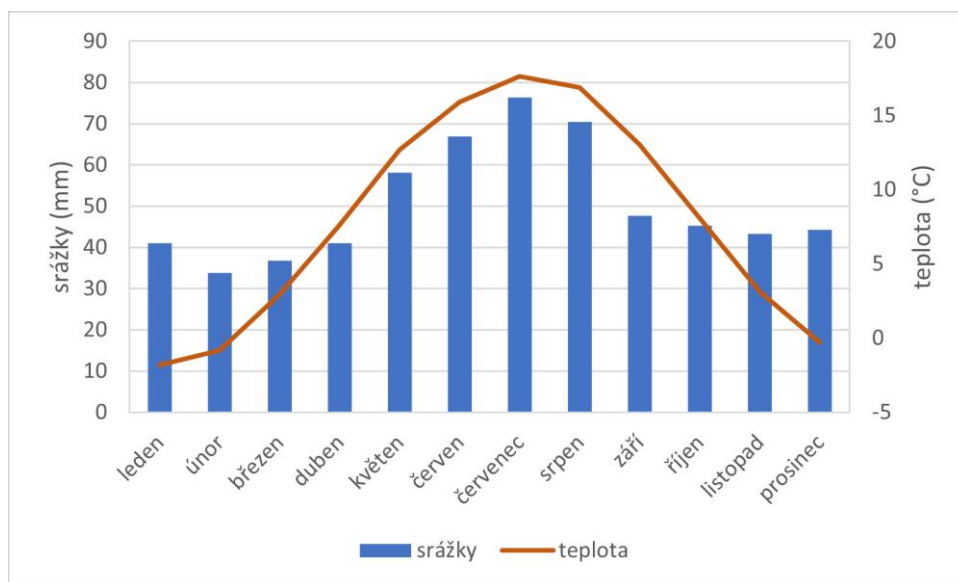
Rozvoj půd na Kokořínsku je podmíněn zejména charakterem matečných hornin, což vedlo v této oblasti k rozvoji kyselých rankerů vzniklých díky fyzikálnímu rozpadu křemenného pískovce. Na tomto podloží se dále rozvinuly i podzolové kambizemě a podzoly. Ilimerizované půdy, hnědozemě, parahnědozemě, vzácněji černozemě jsou k nalezení na spraších a polygenetických hlínách. V případě, že pískovce mají vápnný nebo jílovovápnný charakter, jsou na ně vázané i pararendziny, kyselé kambizemě nebo arenické podzoly. Zejména na skalních hranách jsou zdejší půdy velmi mělké a hluboce odvápněné a díky své kyselosti neposkytují příliš živin pro potenciální vegetaci (Ložek, Kubíková, Špryňar 2005; Culek et al. 2013).

3.3. Podnebí

Dle klimatické charakteristiky Quitt (1971) se oblast nachází v klimatické zóně MT7. Jedná se o mírně teplou klimatickou oblast, která na území Česka převažuje a plošně souhlasí se středními polohami. Tento typ klimatu se vyznačuje krátkým a mírným jarem, normálně dlouhým, mírným a mírně suchým

létem, krátkým a mírně teplým podzimem a normálně dlouhou, mírně chladnou a suchou zimou. Roční úhrn srážek se pohybuje v rozmezí 650-750 mm, z toho ve vegetačním období spadne mezi 400-450 mm. Průměrné lednové teploty se pohybují okolo -2 až -3 °C, průměrná červencová teplota pak 16 až 17 °C, v dubnu se teploty pohybují mezi 6-7 °C a v říjnu je pak obecně mírně tepleji, konkrétně 7-8 °C (Obr. 8). Počet dnů s mrazem je 110-130 a sněhová pokrývka zůstává po 60-80 dní v roce, což je oproti maximu v rámci Česka zhruba dvakrát méně. Počet jasných dní za rok se pohybuje okolo 40-50, naproti tomu zataženo je výrazně častěji, a to 120-150 dní (Quitt 1971). Kaňonovitý typ reliéfu podmiňuje existenci výrazné údolní inverze, naopak zejména jihozápadní svahy neovulkanických vrcholů podmiňují výskyt teplého topoklimatu (Culek et al. 2013). Skalní hrany jsou vystaveny většímu vlivu proudění vzduchu, což podporuje vznik výrazně suššího mikroklimatu (Culek et al. 2013).

Obrázek 8: Průběh průměrných teplot a srážek za období 1901-2019 dle dat Treml et al. 2022 na základě staniční sítě ČHMÚ.



3.4. Hydrologické poměry

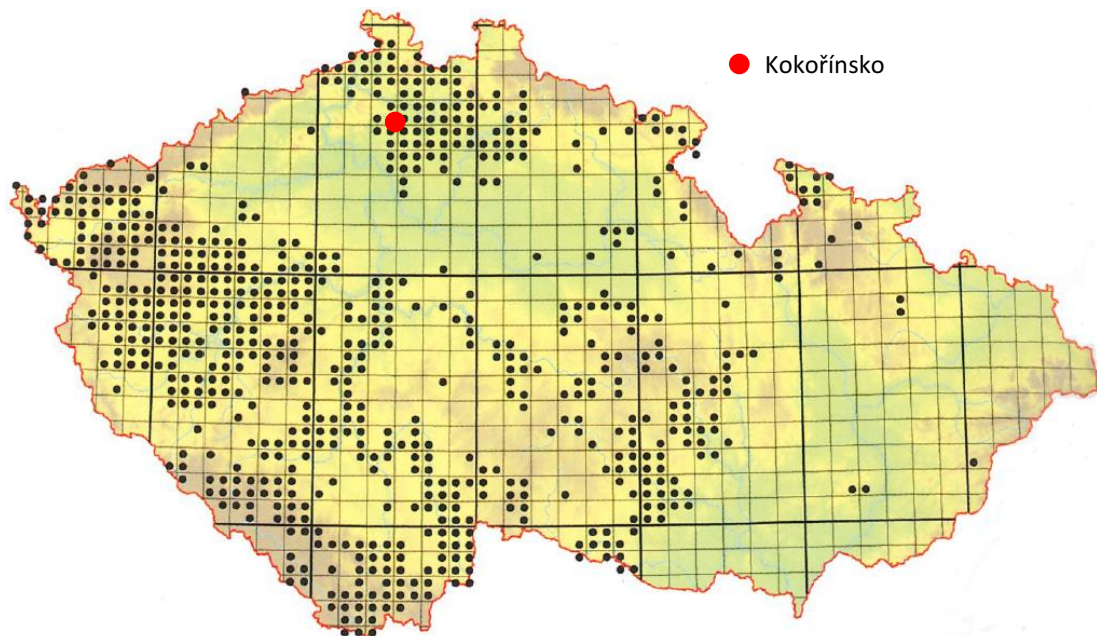
Oblast patří do úmoří Severního moře, nicméně do Labe je odvodňována třemi různými toky. Severní a severovýchodní část skrze Heřmánecký a Litický potok odváděna do Robečského potoka a dále do řeky Ploučnice. Jihozápadní část studovaného území je odvodňována Obrtkou a následně Úštěckým potokem. Jihovýchodní část je pak odváděna Zakšínským potokem do Liběchovky. Velká část údolí je většinou bez stálých vodních toků, případně nedotečou do toků vyššího řádu (AOPK ČR 2022). Obecně se však zdejší puklinové a průlinové křídové pískovce náležející do České křídové tabule vyznačují značnými zásobami podzemních vod (Sedláček a Mackovčín 2002).

3.5. Biogeografické poměry

Z hlediska biogeografického členění spadá oblast odběru vzorků do Hercynské subprovincie a částečně pod Ralský bioregion, který je typický právě četným výskytem neovulkanitů, a z větší části poté pod Kokořínský bioregion, což se týká všech stanovišť vyjma těch v severní části v okolí vrchu Vlhošť (Culek et al. 2013). Hranice mezi těmito dvěma bioregiony je značně nevýrazná, avšak obecně je Ralský bioregion druhově pestřejší. Kromě teplomilných doubrav jsou pro oblast typické právě bory na vápnitých pískovcích, které navíc doplňují i postglaciální relikty (Culek et al. 2013). Z hlediska druhového složení lesních porostů v Kokořínském bioregionu má borovice lesní zcela dominantní zastoupení s podílem 57,7 %, následovaná smrkem ztepilým *Picea abies* (19,2 %), dubem *Quercus* (5,6 %) a bukem lesním *Fagus sylvatica* (4,8 %) (Culek a kol. 2013). Dnešní podoba lesních společenstev na Kokořínsku je značně ovlivněna lesním hospodařením. To se projevilo zejména výsadbou stejnověkých monokultur smrku a borovice, a to zejména na úkor dubu, který by měl v případě přirozeného vývoje značně vyšší zastoupení (Nováková 2010). Místně se vyskytuje i Douglaska *Pseudotsuga*. Díky síti hluboce zaříznutých údolí se běžně objevuje tzv. vegetační inverze, kdy ve vlhkých a stinných roklích rostou chladnomilné rostliny, a naopak výše položené, slunné a výrazně sušší stanoviště vyhovují teplomilnější vegetaci (Ložek, Kubíková a Špryňar 2005). Zdejší bory, případně smíšené porosty, jsou díky kyselým substrátům druhově chudé. Pouze místně se díky živinově bohatším půdám setkáme s květnatými bučinami, jako v případě vrcholové části Vlhoště. I v případě vhodnějších růstových podmínek se však na místě ne vždy vyskytuje odpovídající vegetace, dochází k tzv. hájovému hiátu (Ložek, Kubíková a Špryňar 2005). Botanicky významný je výskyt reliktních borů, jež mají acidofilní charakter a jsou vázány na skalní hrany s mělkými půdami (PP Stříbrný vrch, PP Martinské stěny) (Ložek, Kubíková a Špryňar 2005). Z hlediska potenciální přirozené vegetace by měla oblast spadat do kategorie brusinková borová doubrava, případně černýšová dubohabřina (Ložek, Kubíková a Špryňar 2005). Celkově se lze na území Kokořínska setkat se třemi typy borových lesů. Nejhojnější jsou subkontinentální borové doubravy (Obr. 9), které jsou druhově chudé. Kromě borovice lesní, která často převažuje z důvodu lesnických zásahů, je pro tyto lesy typický vysoký podíl dubu zimního *Quercus petraea*, vzácněji i dubu letního *Quercus robur*, a příměs břízy bělokoré *Betula pendula* a jeřábu ptačího *Sorbus aucuparia*. Místně se může vyskytovat rovněž smrk ztepilý a buk lesní. V bylinném patře dominují keříčky zastoupené zejména vřesem obecným *Calluna vulgaris*, brusnicí borůvkou *Vaccinium myrtillis* a brusinkou *Vaccinium vitis-idaea*. Doplnují je i kapradiny, jako je hasivka orličí *Pteridium aquilinum*, a traviny, často zastoupené metličkou křivolakou *Avenella flexuosa*. Právě bohatost bylinného patra je velmi často potlačena lesnickým hospodařením, které přistupuje k celoplošné mechanické přípravě půdy (Chytrý et al. 2010). Dalším typem jsou suché bory, kde je borovice zcela jasně dominantním druhem, které mají sice většinou maloplošný výskyt, nicméně v oblasti Kokořínska jsou rovněž zastoupeny. Bylinné patro v tomto případě často zcela chybí či je tvořeno juvenilními

jedinci přítomných dospělých dřevin, což dává prostor k rozvoji mechů a lišejníků. Rozvoj suchých borů je přirozený zejména na strmých svazích a skalních ostrožnách, kde je během vegetačního období častý nedostatek vláhy (Chytrý et al. 2010). Třetím typem jsou lesostepní bory, které stejně jako v předchozích typech doplňuje dub zimní a bříza bělokorá. Keřové patro má zpravidla pokryvnost do 50 % a tvoří ho druhy jako svída krvavá *Cornus sanguinea*, líska obecná *Corilus avellana*, skalník celokrajný *Cotoneaster integerrimus* nebo krušina olšová *Frangula alnus*. Druhově pestré a hustě zapojené bylinné patro pak tvoří válečka prapořitá *Brachypodium pinnatum*, ostřice chabá *Carex flacca* nebo černohlávek velkokvětý *Prunella grandiflora*. V převážné většině se jedná o sekundární biotopy, které vznikly buď zarůstáním širokolistých trávníků či přeměnou původních teplomilných doubrav (Chytrý et al. 2010).

Obrázek 9: Rozšíření subkontinentálních borových doubrav na území Česka. zdroj: Chytrý et al. (2010)



4. Metodika a data

4.1. Základní popis jednotlivých lokalit, popis sběru dat

Všechny lokality, na kterých byly odebírány vzorky letokruhů, a z nich vytvořené chronologie byly rovněž základně popsány (Tab. 2). U lokalit se vždy zaznamenaly zeměpisné souřadnice a z pomoci základní topografické mapy odečtena střední nadmořská výška plochy. Rovněž je zaznamenán i počet stromů, které se podílejí na samotné chronologii. Hodnota EPS (Expressed population signal) udává jaká je v případě chronologie velikost společného řídicího signálu (r -průměrná korelace mezi sériemi, N -celková velikost vzorku).

$$EPS = (R_N)^2 \approx \frac{N_r}{1 + (N - 1)r}$$

Dále byly stručně popsány topografické podmínky lokality, určeny další dřeviny tvořící stromové patro a stručně popsáno keřové a bylinné patro. Další poznámky poté obsahují zvláštnosti dané lokality, které se váží zejména k populaci borovice lesní, tedy například vyšší počet polomů, známky požáru na kmenech či hustota porostu.

Obecně mají plošiny v oblasti Kokořínska malý plošný rozsah, což je dáno relativně úzkými skalními hřbety v oblasti. Borovice zde dosahují obecně menšího vzrůstu. Svahy jsou zde krátké, často však velmi strmé, v horní části nezřídka ohraničené skalními výchozy. Údolí mají velmi úzký a relativně hluboký profil, přičemž v žádné z lokalit se nenachází permanentní vodní tok.

Tabulka 2: Specifické charakteristiky chronologií.

Plocha	Kategorie	Souřadnice	Nadmořská výška (m n.m.)	Počet stromů	EPS	Topografické podmínky	Další dřeviny	Bylinná vegetace	Další poznámky
1 SS	severní svah	50.583154, 14.432447	380	26	0,78	strmý svah v bočním údolí Hlubokého dolu se skalními výchozy	bříza bělokorá, dub letní, smrk ztepilý	brusnice borůvka, příp. chybí	-
2 PL	plošina	50.583294, 14.43426	413	27	0,9	plošina malé rozlohy nad závěrovou částí dolu	bříza bělokorá, dub letní	brusnice borůvka a brusnice brusinka	několik souší borovice lesní
3 JS	jižní svah	50.580903, 14.436868	375	25	0,824	strmý svah pod výchozem pískovcových skal Kravího dolu	-	brusnice borůvka, příp. chybí	rozvolněný porost
4 PL	plošina	50.569243, 14.440444	384	26	0,902	součást rozsáhlejší plošiny s drobnou elevací ve střední části	bříza bělokorá	brusnice borůvka a brusnice brusinka	-
5 PL	plošina	50.574326, 14.436028	395	26	0,929	součást rozsáhlejší plošiny západně od Kounického vrchu s mírným úklonem k jihozápadu	bříza bělokorá	brusnice borůvka a brusnice brusinka	-
6 UD	údolí	50.570809, 14.432219	338	26	0,847	dno bezejmenného dolu	bříza bělokorá, smrk ztepilý, borovice vejmutovka	brusnice borůvka, papratka samičí, traviny	obecně vysoký vzrůst borovic lesních
7 SS	severní svah	50.574482, 14.433891	381	26	0,938	strmý svah bezejmenného dolu	bříza bělokorá	brusnice borůvka, příp. chybí	-
8 JS	jižní svah	50.599173, 14.451654	499	64	0,961	mírný svah nad skalním lemlem na úbočí vrchu Vlhošť	bříza bělokorá, dub letní, buk lesní	brusnice borůvka	známky požáru u paty kmene borovic lesních
9 SS	severní svah	50.596338, 14.447048	385	26	0,78	severní svah pod výchozem pískovcových skal, PP Stříbrný vrch	bříza bělokorá, dub letní, buk lesní	brusnice borůvka	-
10 SS	severní svah	50.572665, 14.455987	421	65	0,944	svah s četnými skalními výchozy plynule navazující na vrcholovou plošinu	bříza bělokorá, smrk ztepilý	brusnice borůvka a brusnice brusinka	polomy i souše borovice lesní

11 PL	plošina	50.567282, 14.458482	400	59	0,946	plošina jižně od kóty Kostelec s četnými skalními výchozy	bříza bělokorá	brusnice borůvka, brusnice brusinka, vřes obecný	polom borovice lesní
12 SS	severní svah	50.57463, 14.457303	413	26	0,874	svah se severovýchodní orientací severně od kóty Kostelec v závěru bezejmenného dolu	buk lesní, smrk ztepilý	zcela chybí	několik souší a polomů borovice lesní
13 PL	plošina	50.579373, 14.453595	423	25	0,937	protáhlá a úzká plošina nad převisem Tisícový kámen	bříza bělokorá, dub letní, buk lesní, smrk ztepilý	brusnice borůvka a brusnice brusinka	
14 UD	údolí	50.58407, 14.460131	361	35	0,9	plocha v závěrové části bezejmenného dolu s mírným úklonem k východu	bříza bělokorá, dub letní, buk lesní,	brusnice borůvka, mechorosty, příp. chybí	velmi hustý zápoj s vysokým podílem polomů borovice lesní
15 JS	jižní svah	50.583267, 14.447297	365	26	0,853	krátký jižní svah Kravího dolu ohraničený skalními výchozy	dub letní, smrk ztepilý	brusnice borůvka	několik polomů a souší borovice lesní
16 JS	jižní svah	50.587257, 14.440833	443	26	0,927	jižní svah s mírným úklonem mezi dvěma skalními stupni v závěru Kravího dolu	dub letní	brusnice borůvka	-
17 UD	údolí	50.590041, 14.454068	365	26	0,897	údolní plocha v polovině Heřmáneckém dolu	buk lesní, modřín opadavý	brusnice borůvka	-
18 UD	údolí	50.588811, 14.45881	362	26	0,926	údolní plocha v Heřmáneckém dolu s poměrně otevřeným charakterem	buk lesní, topol osika, smrk ztepilý	brusnice borůvka, papratka samičí, maliník ostružiník	-
19 JS	jižní svah	50.577946, 14.454158	401	26	0,946	strmý jižní svah bezprostředně pod vrcholovou plošinou	bříza bělokorá, dub letní, buk lesní	brusnice borůvka	rozvolněný porost
20 UD	údolí	50.595737, 14.452868	383	26	0,894	údolní plocha s otevřeným charakterem v sedle jižně od Vlhoště, mírný úklon k západu	dub letní, smrk ztepilý	brusnice borůvka	-

4.2. Odběr vzorků a vytvoření letokruhových chronologií

Pro potřeby práce byly odebrány vzorky z celkem 20 různých lokalit. Bylo zvoleno 4 různé typy stanovišť. Konkrétně jižní svahy (JS), severní svahy (SS), plošiny (PL) a údolní dna (UD). Každý typ je zastoupen celkem 5 různými lokalitami. V terénu byla na každém stanovišti nejprve vyměřena čtvercová plocha o rozměrech 30 x 30 m. V každé ploše bylo následně odebráno celkem 26 vzorků z 26 nejstarších jedinců borovice lesní, nicméně každá kategorie má i tzv. strukturní plochu, ve které byly odebrány všichni jedinci borovice lesní rostoucí na dané ploše. Odběr vzorků byl prováděn Presslerovým přírůstovým nebozezem, a to přibližně ve výšce 130 cm nad bází kmene (Obr. 10). V případě svahových lokalit byl odběr vzorku prováděn po vrstevnici, aby se předešlo odběru reaktivního dřeva (v případě jehličnaté dřeviny tzv. tlakového dřeva). V dalším kroku byly vývrty nalepeny na dřevěné lišty a důkladně zbrúšeny pro potřeby měření. Vzorky byly naskenovány a následně díky softwaru WinDENDRO naměřeny šířky letokruhů. Následně se veškeré vzorky křížově datovaly pomocí softwaru PAST5.

Obrázek 10: A) Odběr Presslerovým nebozezem, B) Ukázka extrahovaného vývrty.



Samotné chronologie byly vytvořeny v balíku dplR (Bunn 2008) a softwaru RStudio. Jednotlivé série byly nejdříve standardizovány pomocí funkce spline s délkou okna 50 let. Toto okno zhruba pokrývá i věk nejmladších stromů. Chronologie pak byly vytvořeny pomocí robustního průměru (po odstranění extrémů) všech sérií na stanovišti. Zároveň byly pro potřeby dendroklimatické analýzy všechny chronologie oříznuty, aby jejich replikace byla minimálně 4 vzorky a chronologie tak byla reprezentativní pro danou lokalitu a zároveň ztratila co nejméně ze svojí časové délky. Co se týče popisných dat jednotlivých lokalit, byl vypočten index produktivity stanoviště (PI) podle následující vzorce:

$$PI = \text{průměrná šířka letokruhu} / (1 / \ln (\text{průměrný věk} + 1))$$

Tento index zatím nebyl v praxi příliš otestován a byl vypočítán na základě diskuse se školitelem této práce.

4.3. Dendroklimatická analýza

Pro dendroklimatickou analýzu byla využita klimatická data měsíčních srážek, teplot, indexu sucha SPEI (Standardised Precipitation-Evapotranspiration Index) a sytostního doplnku (Vapor Pressure Deficit - VPD). Data srážek, teplot a SPEI byla převzata ze studie Tremla et al. (2022) a byla vytvořena interpolační metodou z dat z okolních stanic přímo pro lokalitu Tisícový kámen. V případě teplot byla použita orografická regrese (minimálně 3 stanice), v případě srážek metoda vážené inverzní vzdálenosti (Inverse distance weighting) (minimálně 7 stanic). Index SPEI byl následně z těchto dat dopočítán. Tyto tři klimatické série mají délku od roku 1901 do roku 2019. V případě VPD byly využity data relativní vlhkosti vzduchu z klimatické stanice ČHMÚ Doksy, vzhledem k dostupnosti vstupních dat délka série VPD začíná rokem 1961 a končí rokem 2019. Pro výpočet hodnot VPD byl užit vzorec: $VPD = VP_{sat} - VP_{pair}$, přičemž obě veličiny se vypočítají následovně (T-teplota, RH-vlhkost) (Metsaots 2018):

$$VP_{sat} = \frac{610,7 * 10^{(7,5*T)/(237,3*T)}}{1000}$$

$$VP_{pair} = \frac{610,7 * 10^{(7,5*T)/(237,3*T)}}{1000} * \frac{RH}{100}$$

4.4. Statistická analýza dat

Statistická analýza dat proběhla celkem na dvou úrovních, a to na úrovni stromů v rámci jednotlivých ploch a následně na úrovni chronologií v rámci studovaného území. V prvním případě byl cílem zaznamenat pomocí PCA analýzy variabilitu růstu v rámci jednotlivých ploch pomocí variability zachycené na první komponentě a hodnoty mezi plochami porovnat. Ve snaze co nejvíce sjednotit všechny plochy, bylo v případě strukturních ploch vybráno 26 nejstarších jedinců. Dále byla snaha vytvořit dostatečně dlouhé časové okno při zachování co nejvyššího počtu jedinců. V tomto případě bylo jako nejvhodnější řešení vybráno 35 let dlouhé okno v období 1980-2015. Za účelem zjistit statisticky významné rozdíly mezi kategoriemi ploch, byl vypočítán i ANOVA test s následnými post hoc testy, ke zjištění rozdílů mezi jednotlivými kategoriemi. Pro doplnění pozorování byla data znázorněna pomocí boxplotu. PCA analýza byla také provedena na úrovni všech 20 chronologií. V tomto případě byl následně testován rozdíl ve skórech jednotlivých chronologií na PC2, a to opět pomocí ANOVy a post hoc testů, zároveň se opět využil k vizualizaci dat boxplot. Nakonec byly výsledky statistické a dendroklimatické analýzy porovnány s cílem najít souvislost mezi odezvou na klimatické proměnné a variabilitou růstu na jednotlivých typech stanovišť.

5. Výsledky

5.1. Popis letokruhových chronologií

5.1.1. Severní svahy

1SS

U plochy 1 SS je nejstarší exemplář z roku 1862, přičemž je na ploše několik dalších jedinců z 19. století. Značný podíl borovic je však výrazně mladší a pocházejí ze 60. a 70. let 20. století a jedná se tak ve srovnání s ostatními plochami o relativně mladou věkovou strukturu. Z pohledu výrazných růstových odchylek je nápadný vrchol v roce 1928 a zejména tříleté zvýšení růstu v letech 1959-1961. Vrchol v roce 1862 nelze vzhledem k robustnosti chronologie považovat za relevantní. Naopak nejvýznamnější útlum růstu byl v letech 1923, 1937, 1940 a 1956 (Obr. 11). Hodnota rbar u chronologie činí 0,244, průměrná šířka letokruhu je 2,287 mm a průměrné stáří stromu 66,8 roku. Index produktivity stanoviště je 9,64.

7 SS

Plocha 7 SS má celkově vysoký podíl starších jedinců z 80. a 90. let 19. století. Nejstarší jedinci pochází z roku 1883, naopak nejmladší je z roku 1935. Je však nutné podotknout, že v ploše se nachází i značné množství mladších exemplářů, které však pro potřeby studie nebyly využity. Mezi nejvýraznější pozitivní změny růstu patří roky 1909 a 1928. Hodnota v roce 1884 opět není podložena dostatečně robustní chronologií. Naopak propad v produktivitě dřevní hmoty nastal zejména v letech 1923, 1976 a 2006 (Obr. 11). Rbar hodnota je u chronologie 0,402, průměrná šířka letokruhu 1,022 mm a průměrné stáří stromu 119,1 roku. 4,9 je hodnota indexu produktivity.

9 SS

Severní svah 9 SS je zejména v dolní části zastoupen mladšími jedinci, z velké části z 50. let 20. století. V horní části plochy se poté nacházejí starší exempláře z poloviny 19. století. Nejstarší borovice pochází z roku 1834. Z hlediska zvýšení růstu patří mezi nejvýraznější roky dva, a to rok 1887 a 1950. Pokles růstu se do letokruhové chronologie promítl v letech 1868, 1937 a 2006 (Obr. 11). Hodnota rbar je v tomto případě 0,241, průměrná šířka letokruhu 1,715 mm, průměrné stáří jedince je 79,7 let a index produktivity stanoviště je 7,53.

10 SS

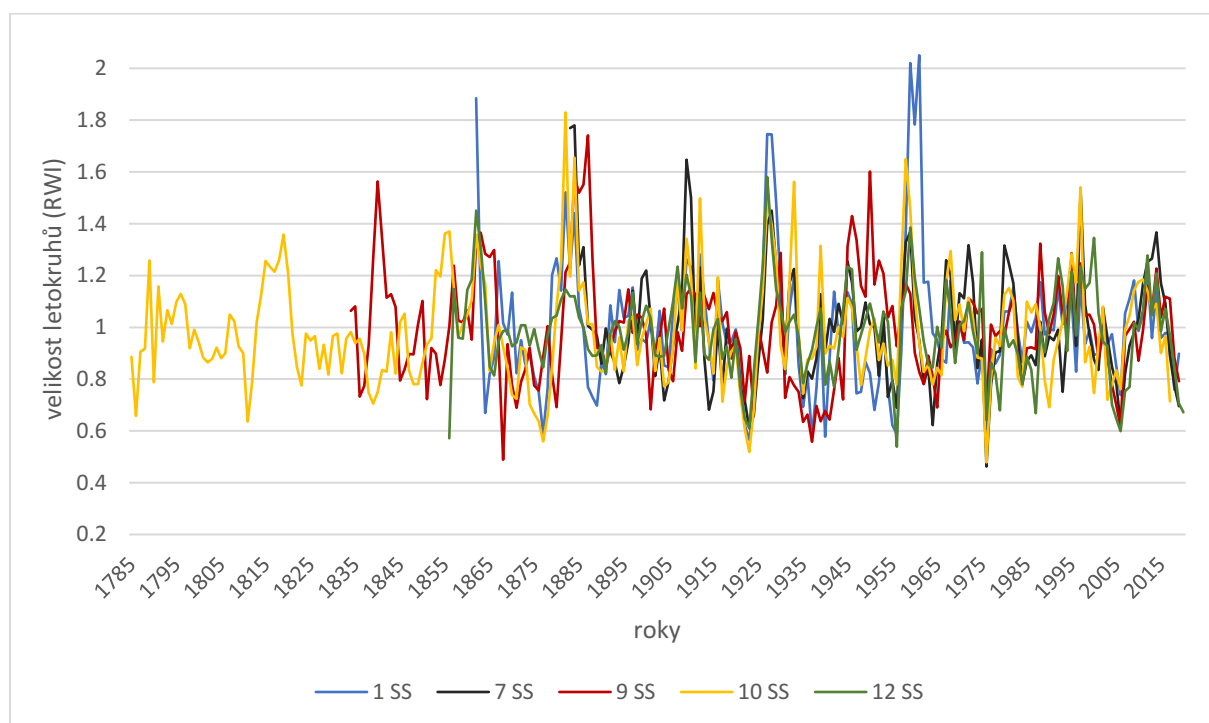
Na ploše 10 SS se vzhledem k její věkové struktuře nachází druhé nejstarší borovice vůbec. Nejstarší jedinec je z roku 1785 a ze stejného století je hned 18 dalších stromů. Naproti tomu je zde hojně zastoupen i porost ze 70. let 20. století. Z hlediska pozitivních anomálií jsou nejvýraznější roky 1882, 1933, 1958 a 1997. Negativně se na růstu borovic promítl roky 1877, 1923 a 1976 (Obr. 11).

Chronologie má velikost rbar 0,333, průměrnou šířku letokruhu 1,089 mm, stáří jedince 122,2 roku a indexu produktivity je 5,24.

12 SS

Z pohledu věkového zastoupení se plocha 12 SS řadí k velmi homogenním lokalitám. S výjimkou jednoho stromu totiž veškeré vzorkované borovice pocházejí z 2. poloviny 19. století, přičemž nejstarší je z roku 1856. Zvýšený růst je u chronologie zaznamenán především v letech 1862 a 1927. Oproti tomu snížená produktivita je zřetelná během let 1922, 1923, 1956 a 2006 (Obr. 11). Hodnota rbar má hodnotu 0,226, průměrná šířka letokruhu činí 0,927 mm, průměrné stáří stromu je 150,5 roku a index produktivity stanoviště pro chronologii je 4,66.

Obrázek 11: Letokruhové chronologie severních svahů.



5.1.2. Plošiny

2 PL

Na plošině 2 PL se vyskytuje velký podíl jedinců z 2. poloviny 19. století, přičemž vůbec nejstarší exemplář pochází z roku 1852. Z 20. století je pak 6 vzorkovaných borovic. Z hlediska vyšších přírůstků vynikají zejména roky 1927, 1928, 1958 a 1959. Oproti tomu roky 1871, 1922 a 1976 nepřinesly pro růst ideální podmínky (Obr. 12). Rbar chronologie činí 0,302, průměrná šířka letokruhu je 1,125 mm, průměrné stáří stromu je 129,2 roku. Index produktivity má hodnotu 5,48.

4 PL

Z hlediska věkového složení se jedná o plochu s velkým zastoupením borovic z 2. poloviny 19. století. Hned dva nejstarší jedinci jsou z roku 1856. Mezi odebranými vzorky jsou i dva výrazně mladší, konkrétně mladší než 40 let. Mezi nejvýraznější roky chronologie patří 1861, 1958, 1981 a 1997 s vyššími přírůstky a naopak 1871 a 1976 se značným poklesem růstu (Obr. 12). Vysoká hodnota přírůstku v roce 1852 není podložena dostatečným počtem vzorků. Chronologie má velikost rbar 0,317, průměrnou šířku letokruhu 1,094 mm, průměrné stáří jedince 129,3 roku a index produktivity stanoviště 5,33.

5 PL

V případě plošiny 5 PL jsou zastoupeny pouze starší jedinci borovice lesní. Kromě dvou z roku 1901 a 1906 jsou všechny z 19. století. Nejstarší exemplář započal svůj růst roku 1843. Zvýšený růst je u chronologie zaznamenán v letech 1882, 1927 a 1939. Redukce růstu pak nastala nejvýrazněji během let 1870, 1922, 1976 a 2018 (Obr. 12). Rbar činí 0,373, průměrný věk stromu je 149,3 roku, průměrná velikost letokruhu 0,869 mm. Index produktivity má hodnotu 4,35.

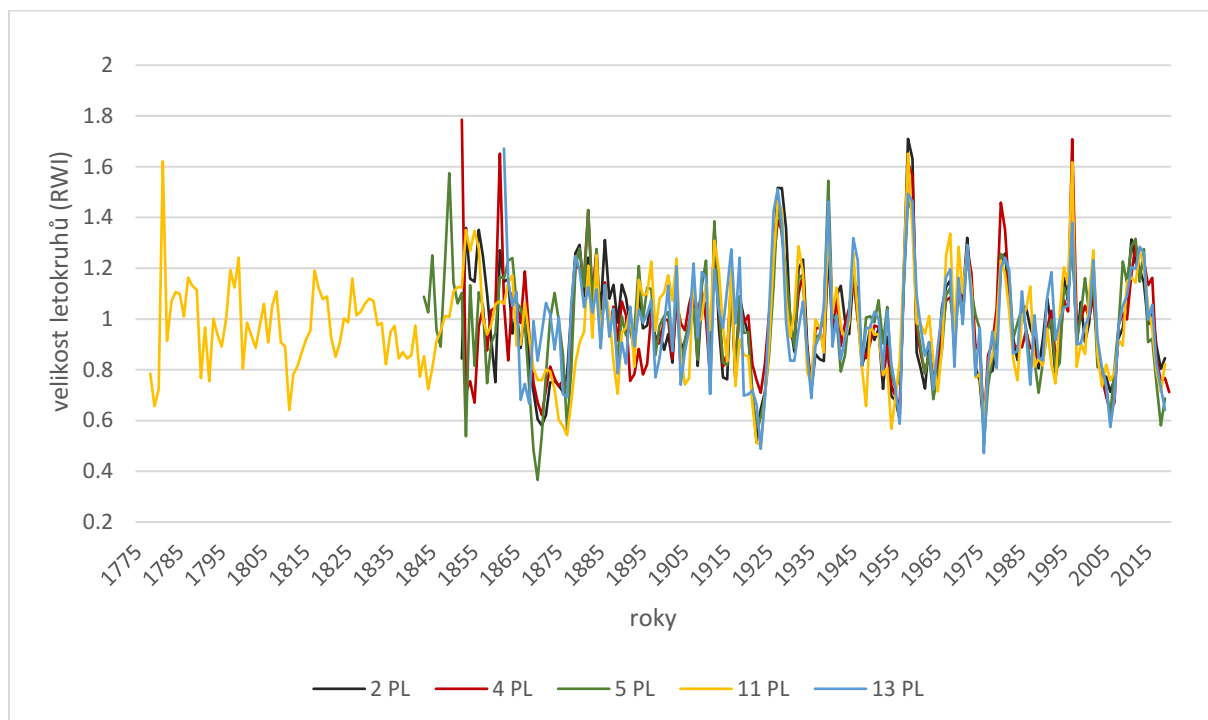
11 PL

Plocha 11 PL je ojedinělá v počtu velmi starých jedinců. Nejstarší pochází z roku 1778, přičemž ze 17. století je dalších 17 exemplářů. Obecně má ovšem chronologie velmi variabilní věkovou strukturu a nechybí ani několik výrazně mladších jedinců z 2. poloviny 20. století. Nejvyšší přírůstky byly na ploše zaznamenány v letech 1958 a 1997. Rok 1781 sice vykazuje rovněž zvýšený růst, nicméně v tomto případě je chronologie podložena pouze dvěma vzorky stromů. Nejnížší přírůstky pak byly v letech 1877, 1923, 1954 a 1976 (Obr. 12). Rbar chronologie má velikost 0,312, průměrnou velikost letokruhu 0,76 mm, průměrný věk jedince 158,6 roku, index produktivity stanoviště je 3,86.

13 PL

Plošina 13 PL má velmi homogenní věkové složení a všechny stromy pocházejí z 2. poloviny 19. století. Nejstarší jedinec je z roku 1862. Nejvýraznější přírůstky dřevní hmoty nastaly během let 1927, 1939 a 1958. Naopak pokles růstu nastal v letech 1923, 1956, 1976 a 2006 (Obr. 12). Velikost rbar je u chronologie 0,403, průměrná šířka letokruhu je 0,912 mm, 139,6 je průměrný věk borovic a index produktivity má hodnotu 4,51.

Obrázek 12: Letokruhové chronologie plošin.



5.1.3. Jižní svahy

3 JS

Plocha 3 JS obsahuje z velké části mladší stromy ze 40. a 50. let 20. století. Pouhé dvě borovice jsou z 19. století, přičemž však nejstarší jedinec patří k velmi starým stromům a je konkrétně z roku 1836. Mezi nejvýraznější roky z hlediska pozitivního růstu patří 1928 a 1939. Naopak roky 1922 a 1976 byly specifické poklesem produktivity (Obr. 13). Vrchol a pokles v roce 1851 a 1857 nelze z důvodu absence dostatečného množství vzorků považovat za relevantní. Rbar chronologie má hodnotu 0,307, průměrná velikost letokruhu činí 1,747 mm a průměrný věk jedince je 77,4 roku. Index produktivity je 7,62.

8 JS

Chronologie jižního svahu 8 JS má poměrně homogenní věkovou skladbu. Nejstarší vzorkovaný exemplář borovice je z roku 1877, zatímco nejmladší strom je z roku 1920. Nicméně z 19. století pochází hned 49 jedinců. Nejvyšší hodnoty přírůstku zaznamenalo stanoviště zejména během let 1926, 1939 a 1959. Nevhodné podmínky pro růst naopak panovaly v letech 1902, 1935, 1976 a 2018 (Obr. 13). Rbar chronologie je 0,307, průměrná šířka letokruhu je 0,705 mm a průměrné stáří jedince je 126,3 roku. Index produktivity stanoviště má hodnotu 3,42.

15 JS

Na svahu 15 JS je vůbec nejstarším jedincem borovice z roku 1856. Většina zbylých stromů je pak z období 2. poloviny 19. století, a to zejména z 50. let. Chronologie se nevyznačuje výraznými výkyvy

růstu, přesto například rok 1926 je signifikantní a hodnoty vykazují vyšší přírůstky, naproti tomu mezi málo produktivní léta patří roky 1923 a 1976 (Obr. 13). Rbar hodnota chronologie činí 0,277, průměrná šířka letokruhu je 1,922 mm, průměrný věk je 95,6 roku a index produktivity je 8,79.

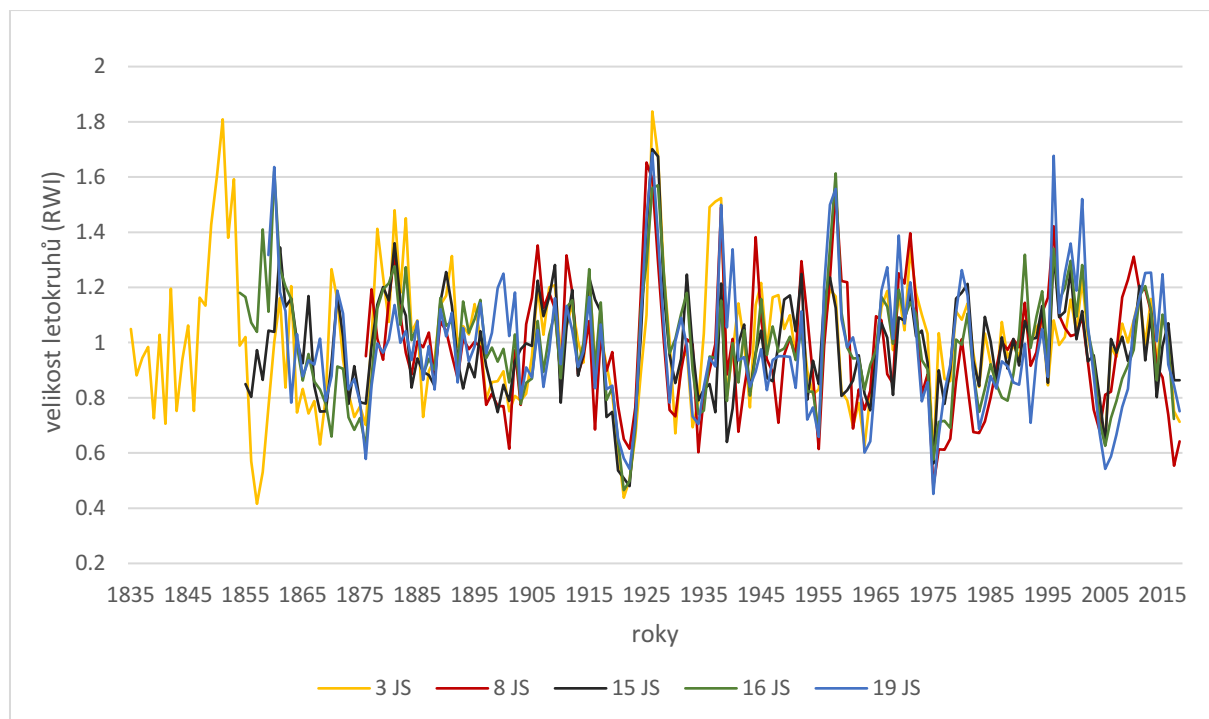
16 JS

U plochy 16 JS jsou s výjimkou jednoho exempláře všichni jedinci z 2. poloviny 19. století, velká část potom konkrétně ze 60. let. Nejstarší strom poté pochází z roku 1859. Roky 1928 a 1958 jsou u plochy specifické zvýšenou produkcí dřevní hmoty, zatímco během let 1922, 1923 a 1956 byla produkce značně utlumena (Obr. 13). Hodnota rbar chronologie je 0,355, průměrná velikost letokruhu je 1,025 mm, průměrné stáří jedince je 144,6 roku, index produktivity stanoviště má hodnotu 5,11.

19 JS

Velmi homogenní věkovou strukturou disponuje plocha 19 JS, kdy veškeré borovice pocházejí z 2. poloviny 19. století, konkrétně nejstarší jedinec pochází z roku 1864. Nejvyšší přírůstky byly na lokalitě v letech 1927, 1959 a 1997. Pro změnu nejnižší přírůstky se objevily během let 1877, 1923, 1976 a 2005 (Obr. 13). Rbar hodnota v tomto případě činí 0,427, průměrná šířka letokruhu je 0,956 mm, průměrný věk jedince 145,2 roku. Index produktivity má velikost 4,76 roku.

Obrázek 13: Letokruhové chronologie jižních svahů.



5.1.4. Údolí

6 UD

Plocha 6 UD má velmi homogenní věkovou strukturu a s výjimkou nejstaršího stromu z roku 1858 se chronologie skládá pouze z jedinců ze 40. a 50. let 20. století. Z tohoto důvodu nelze považovat výkyvy během 19. století za dostatečně relevantní. Nejvýznamnějšími pozitivními růstovými odchylkami jsou roky 1943, 1972 a 2000. Naopak propad je u chronologie viditelný během let 1923, 1930, 1936 a 2006 (Obr. 14). Rbar hodnota chronologie je 0,317, průměrná šířka letokruhu je 1,941 mm, průměrné stáří jedince je 74,2 roku a index produktivity stanoviště je 8,39.

14 UD

Nejstarší jedinec borovice lesní v údolí 14 UD je z roku 1892, nicméně i hlavní podíl na ploše mají podobně staré stromy z přelomu 19. a 20. století. Zvýšená produkce dřevní hmoty byla zaznamenána během let 1903, 1926, 1927 a 2000, naopak úbytek tvorby je patrný během roků 1923, 1976 a 2006 (Obr. 14). Velikost rbar je 0,219, průměrná šířka letokruhu činí 1,456 mm a průměrné stáří jedince je 120 let. Index produktivity má hodnotu 6,98.

17 UD

Nejstarší jedinec je z roku 1893, přičemž ostatní stromy mají poměrně variabilní staří od 90. let 19. století do poloviny 20. století. Chronologie vykazuje zvýšené hodnoty růstu zejména během let 1895, 1926 a 2000. Poklesy růstu jsou pak viditelné v případě roků 1914, 1917, 1976 a 2003 (Obr. 14). Rbar hodnota chronologie činí 0,284, průměrná velikost letokruhu je 1,439 mm, průměrný věk stromu je 111 let. Index produktivity je 6,79.

18 UD

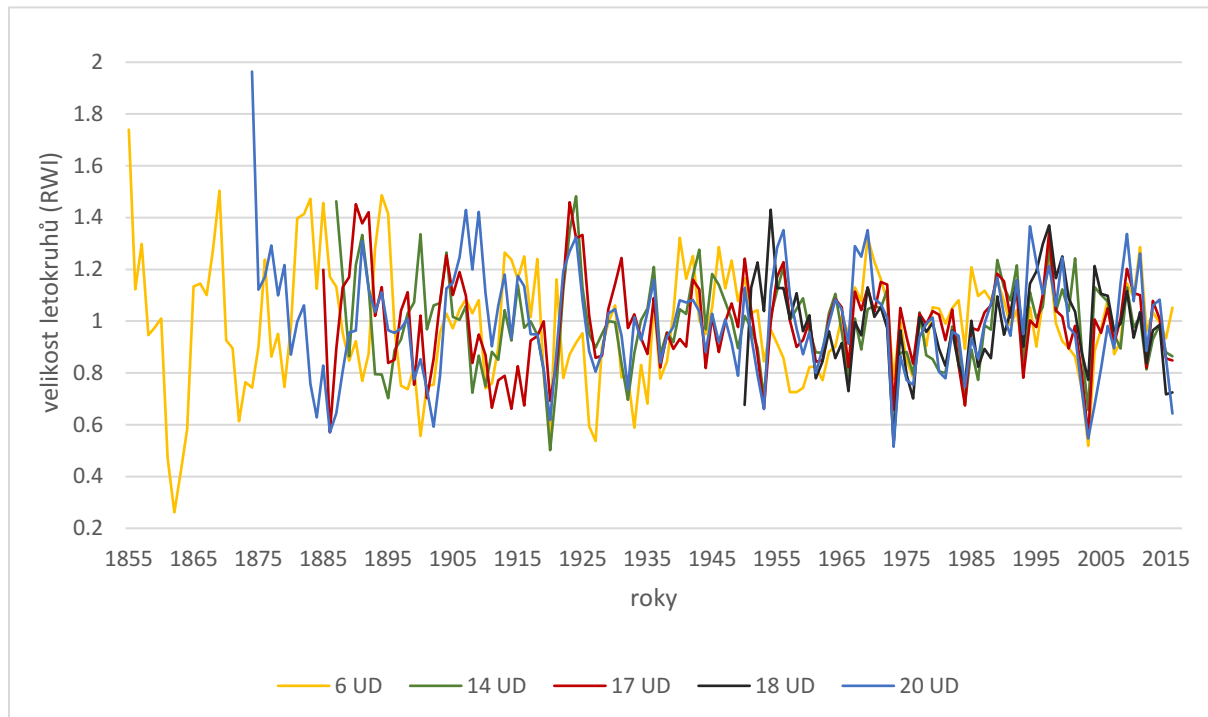
Plocha má z hlediska věkové struktury velmi mladé jedince, kteří bez výjimky pochází z 50. a 60. let 20. století. Nejstarší z jedinců pochází z roku 1953, což znamená, že se jedná o vůbec nejkratší chronologii ze všech lokalit. Významnými roky z hlediska vyšší růstové aktivity jsou 1957 a 2000. Naopak k poklesu růstu na lokalitě došlo v letech 1969, 1976 a 2018 (Obr. 14). Rbar hodnota činí 0,344, průměrná velikost letokruhu je 2,617. Průměrný věk jedince je pouze 62 let a index produktivity 10,84 je vůbec nejvyšší ze všech lokalit.

20 UD

V případě údolí 20 UD pochází nejstarší borovice z roku 1877 a kromě několika dalších jedinců z 19. století tvoří většinu vzorků stromy z 20. a 30. let 20. století. Chronologie se celkově vyznačuje vysokým množstvím výkyvů. Mezi roky s vyššími hodnotami růstu patří 1910, 1912, 1927, 1959, 1997 a 2012. Rok 1877 nelze považovat za relevantní, neboť se jedná o část chronologie s nízkou robustností. Mezi

roky s nízkými přírůstky patří pro změnu roky 1889, 1905, 1923, 1976 a 2006 (Obr. 14). Hodnota rbar je v případě chronologie 0,326, průměrná šířka letokruhu činí 1,529 mm a průměrný věk jedince je 95,6 roku. Index produktivity stanoviště má hodnotu 6,99.

Obrázek 14: Letokruhové chronologie údolí.



5.1.5. Celkové zhodnocení chronologií

Pokud srovnáme průběhy chronologií severních svahů na obrázku 11, lze vidět, že během let s výraznými růstovými výkyvy se všechny chronologie shodují, nicméně celkově je průběh velmi variabilní a některé z výkyvů jsou viditelné pouze u jedné z chronologií. Toto tvrzení platí například pro svah 9 SS a vysoké přírůstky během roku 1887, které nebyly reflektovány v případě svahu 1 SS, který naopak zaznamenal poměrně slabé přírůstky. Rovněž během roku 1950 vykazuje plocha 9 SS vyšší produktivitu, což je v rozporu s trendem zbylých chronologií, stejně jako v případě poklesu růstu během roku 1868. Dalším z výrazných znaků při porovnání severních svahů jsou výrazně vyšší vrcholy v případě svahu 1 SS v roce 1928 a během tříletého maxima v letech 1959-1961. Ačkoliv i ostatní chronologie vykazují nadprůměrné přírůstky, nejedná se o takto vysoké hodnoty. Podobný jev lze sledovat i v případě chronologie 10 SS a jejích lokálních maxim i minim. Nutno podotknout, že v obou případech (1 SS a 10 SS) se jedná o chronologie, kde jsou hojně zastoupeny mladší stromy.

U plošin je zcela zřetelné, že přibližně od 20. let 20. století všech 5 chronologií vykazuje velmi podobný průběh (Obr. 12). Všechny plošiny reflektují velmi podobně všechna maxima i minima. Mezi roky s přívětivými podmínkami pro růst borovic na všech lokalitách patří zejména rok 1958. Naopak roky 1923, respektive 1922, a 1976 se objevují u všech chronologií v souvislosti s poklesem produktivity

dřevní hmoty. Nejvýraznější rozdíly v průběžích chronologiích jsou v 70. letech 19. století, kdy plochy 5 PL a 13 PL vykazují průměrné přírůstky, ačkoliv v případě ostatních ploch je zřetelný pokles.

U jižních svahů lze konstatovat, že v hrubých obrysech chronologie s několika výjimkami korelují a nejvýznamnější minima a maxima shodně reflektují (Obr. 13). Velmi výrazný zlom chronologií nastává rokem 1921, kdy je výrazný útlum růstu následován vzestupným trendem s vrcholem v roce 1926. Patrně nejviditelnějším rozdílem mezi chronologiemi jižních svahů je přelom 19. a 20. století, kdy například v roce 1900 plocha 19 JS byla poměrně produktivní, nicméně ostatní plochy, a to zejména svahy 8 JS a 15 JS, zaznamenaly spíše negativní bilanci. Podobný jev je vidět i v případě roku 1941. Přestože svah 19 JS ukazuje vyšší přírůstky, svah 15 JS má zcela opačnou reakci. Přibližně od 70. let 20. století lze u plochy 19 JS pozorovat značnou rozkolísanost ve srovnání s ostatními chronologiemi, kdy jsou maxima i minima u této chronologie výraznější.

Údolní lokality mají ve vzájemném srovnání poměrně často zřetelné rozdíly. Povšimnutíhodná je zcela jistě absence výrazných lokálních maxim, kdy chronologie působí celkově dlouhodobě vyrovnanějším průběhem (Obr. 14). Nejvýraznější odchylky od zbylých chronologií vykazuje plocha 6 UD, v případě let 1898, 1943 a 1988 je zřejmá vzestupná tendence, což je v rozporu s trendem zbylých chronologií. V případě let 1930, 1936 nebo 1960 je sice trend plochy shodný s ostatními, nicméně pokles růstu je mnohem výraznější. Rovněž údolí 20 UD je v mnohých letech více rozkolísané a v případě maxim nebo minim reaguje významněji. Přes některé neshody je u všech chronologií patrný pokles růstu zejména během let 1923, 1976 a 2006.

Co se týče celkového porovnání všech chronologií, je zřejmé, že některé roky byly pro růst borovic vhodné, případně omezující, bez ohledu na typ kategorie, ke které patří. To se týká zejména roků 1923, 1926-1928, 1976, 2. polovina 90. let 20. století a roku 2006. To samé platí i pro rok 1882, nicméně vzhledem k délce údolních chronologií nelze tento fakt u této kategorie ověřit. U dalších období se dále setkáváme s jevem, že u některé z chronologií je zvýšení či snížení růstu mnohem méně výrazné. Konkrétně rok 1958 je v případě údolí nevýrazný. Podobná je situace i u roků 1955 a 1956, které se u údolních lokalit tolik neprojeví. Naproti tomu rok 1939 je výrazný pouze u plošin a u dalších kategorií se nejedná o nijak výraznou odchylku růstu. Stejně tak zvýšení růstu v roce 1909 je výrazné pouze v případě severních svahů.

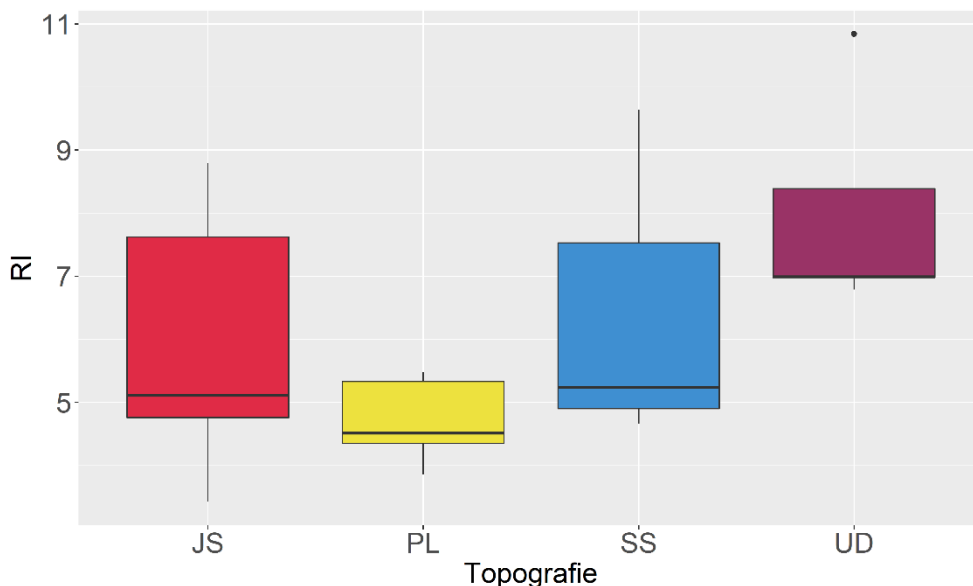
Tabulka 3: Post hoc testy významnosti rozdílů indexu produktivity stanoviště (PI) mezi jednotlivými kategoriemi ploch.

P-hodnota Anova t-testu: 0,0682

Lokality	p-hodnota
PL-JS	0,7011427
SS-JS	0,9774995
UD-JS	0,3021930
SS-PL	0,4662477
UD-PL	0,0459923
UD-SS	0,5083919

Co se týče hodnot indexu produktivity stanoviště (Tab. 3), významný statistický rozdíl byl zaznamenán u dvojice údolí-plošiny. Hodnota 0,0459923 je dalším důkazem, že právě rozdíl mezi těmito dvěma kategoriemi je z hlediska růstu největší. Výsledek je potvrzen i na boxplotu (Obr. 15). I kdybychom nebrali v potaz odlehlou hodnotu plochy 18 UD (10,84), mají údolí obecně největší hodnotu indexu produktivity, naopak plošiny mají v průměru nejnižší hodnotu a rovněž rozsah hodnot je ze všech kategorií nejmenší. Pro severní a jižní svahy platí, že obě kategorie mají velmi podobné rozdělení a významný rozdíl v hodnotách růstového indexu není možné určit.

Obrázek 15: Hodnoty indexu produktivity stanoviště PI dle jednotlivých kategorií ploch.



5.2. Odezva chronologií na klimatické podmínky

5.2.1. Severní svahy

Severní svahy (Příloha A) vykazují poměrně velkou variabilitu, co se korelace s klimatickými faktory týče. Tři z výzkumných ploch (7 SS, 9 SS, 10 SS) vykazují vyšší hodnoty pozitivní korelace s indexem SPEI a to zejména v sezóně předcházející vytvoření letokruhu. U 7 SS nabývá korelace hodnot maximálně

0,439 u října předchozího vegetačního období, nicméně statisticky významnou hladinu překračuje ve všech měsících předchozího vegetačního období od června do ledna aktuálního vegetačního roku. Podobný trend vykazuje i plocha 10 SS, kde je ovšem nejvyšší hodnota korelace u SPEI 0,483 v případě srpna aktuálního vegetačního roku. Obě tyto plochy navíc vykazují významnou korelaci se SPEI během předchozí i aktuální vegetační sezóny. Korelace se SPEI mají nejvyšší hodnoty během pozdního léta nebo začátku podzimu. I lokalita 9 SS vykazuje významnou korelaci s indexem SPEI, ovšem pouze v předchozím vegetačním období, nejvyšší hodnoty korelace dosahuje v případě října (0,34). Na rozdíl od těchto tří ploch nevykazují plochy 1 SS a 12 SS výraznou korelaci s některým klimatickým faktorem. V případě 1 SS je nejvyšší hodnota negativní korelace -0,271 u VPD. U plochy 12 SS koreluje chronologie nejvíce se srážkami během června předchozího roku hodnotou 0,285. Co se týče teplot, pouze plochy 7 SS, 9 SS a 12 SS vykazují vyšší pozitivní a statisticky významnou korelaci s únorem nebo březnem. Dále stojí za zmínku, že plochy 7 SS a 10 SS korelují negativně s teplotami v předchozím září. U plochy 10 SS je hodnota korelace -0,467. U srážek pak také plochy 7 SS a 10 SS vykazují vyšší hodnoty korelace se srážkovými úhrny během aktuální vegetační sezóny. U ploch 9 SS a 12 SS je tento trend rovněž viditelný, nicméně výrazně slabší.

5.2.2. Plošiny

Plošiny (Příloha B) vykazují ve všech případech velmi podobné základní rysy korelací s klimatickými proměnnými. Ve všech případech je velmi dobře viditelná korelace s indexem SPEI jak v předcházející, tak i v aktuální vegetační sezóně. U 4 PL je hodnota korelace u červencové teploty 0,484, u 5 PL dokonce 0,492. U ploch 2 PL, 11 PL a 13 PL pak vykazují vyšší míru pozitivní korelace hodnoty SPEI v předcházejícím vegetačním období. U 11 PL pak korelace se SPEI u září předchozího roku vykazuje hodnoty korelace 0,506. Korelace s indexem SPEI je u všech chronologií následováno menší, ale statisticky stále významnou korelací se srážkovými úhrny. I hodnoty VPD vykazují značnou negativní korelaci s chronologiemi, a to zejména během června a července aktuální vegetační sezóny. Nicméně nelze opomenout ani korelaci s VPD v předchozím roce. U 2 PL výrazněji koreluje hodnota VPD s předchozím zářím (-0,343). Korelace s teplotami ukazuje, že pro všechny plochy má statistickou významnost zejména pozitivní korelace s březnovými teplotami, kromě plochy 11 PL. U všech ploch je dále zřejmá negativní korelace se zářijovými teplotami předcházejícího roku, přičemž všude překračuje hodnotu -0,3. Z hlediska srážek se dá konstatovat, že do značné míry kopírují průběh indexu SPEI, obecně mají největší význam srážky během aktuálního července.

5.2.3. Jižní svahy

U jižních svahů (Příloha A) se rovněž ukazuje poměrně vysoká korelace s hodnotami indexu SPEI. Zejména u ploch 3 JS, 8 JS, 19 JS se ukazuje závislost růstu na hodnotách SPEI v předchozím vegetačním období. Nejvyšší hodnoty vykazuje korelace SPEI u plochy 19 JS a to konkrétně 0,434 u října

předchozího roku. Pozitivní korelace se SPEI je u jižních svahů velmi často spojena i s negativní korelací VPD, která představuje jakýsi reverzní odraz korelace chronologií se SPEI. U všech ploch jižních svahů se setkáváme s negativní významnou korelací u červnové hodnoty VPD předcházejícího vegetačního roku. Signifikantní korelace s VDP předchozího roku je v případě jižních svahů typická na rozdíl od severních svahů, kde byl tento jev zaznamenán jen u jedné z ploch. V případě teplot vykazují rovněž všechny plochy vyšší hodnoty korelace s únorovými nebo březnovými teplotami, ovšem pozitivní. U plochy 3 JS vykazuje ještě vyšší korelaci než únorová teplota (0,354), teplota březnová (0,496). Stejná reakce je pak k vidění i plochy 15 JS. Všechny jižní svahy rovněž pozitivně korelují s úhrny srážek v aktuálním červnu nebo červenci, ačkoliv hodnoty jsou obecně nižší než u teplot na začátku vegetační sezóny. U plochy 8 JS korelují významně a negativně srážky v průběhu ledna (-0,396).

5.2.4. Údolí

Zcela specifické výsledky vykazují plochy lokalizované na údolních dnech (Příloha B). Pouze u plochy 20 UD, která vykazuje výraznější pozitivní korelaci se SPEI v předcházející vegetační sezóně (červen-říjen), lze vidět odlišnou závislost na klimatických faktorech. Obdobně to platí pro VPD, který opět koreluje významněji pouze u plochy 20 UD a v případě červnových hodnot předchozího roku i u plochy 6 UD. Ostatní plochy vzhledem k indexu SPEI vykazují minimální korelaci a nikdy hodnoty korelace nepřekračují statisticky významnou hladinu (0,05). Ani u srážek není patrný žádný významný trend korelací. Pouze u ploch 17 UD, 18 UD a 20 UD korelují chronologie pozitivně s červencovými nebo červnovými srážkami aktuální vegetační sezóny. U 20 UD, je to dokonce nejvýznamnější klimatická proměnná (0,345). Pro údolní chronologie je pak charakteristická pozitivní korelace s únorovými a březnovými teplotami. Přičemž v případě 6 UD jsou pozitivní i teploty v prosinci a lednu. Plochy 6 UD a 14 UD pak pozitivně korelují i s teplotami v aktuálním srpnu. Nejvyšší hodnoty korelací s únorovými teplotami dosahuje plocha 18 UD, a to 0,396, v případě březnových teplot je pak nejvyšší hodnota 0,464 u 17 UD.

5.3. Růstová variabilita v rámci ploch a mezi plochami

5.3.1. PCA analýza na úrovni stromů v rámci ploch

PCA analýza u jednotlivých ploch (Tab. 4) vykazuje poměrně variabilní výsledky a téměř každý typ lokality vykazuje u konkrétních ploch vyšší i nižší hodnoty vysvětlené variability. Nejvyšší hodnota první komponenty 0,49 byla nalezena u lokality 19 JS. Ostatní jižní svahy vykazují značně nižší hodnoty s tím, že první komponenta u lokality 3 JS vysvětluje jen 0,28 variability, což je pro změnu nejnižší zjištěná hodnota 1. komponenty. To by znamenalo, že jižní svahy jsou velmi variabilní, co se týče růstu na úrovni jednotlivých stromů. U severních svahů je variabilita také značná, ačkoliv první komponenta vysvětluje obvykle více růstové variability a nejnižší hodnota neklesá pod 0,34, naopak nejvyšší hodnota 0,44 u 7 SS je druhou nejvyšší zaznamenanou. Obdobná situace platí i u plošin, kdy nejnižší hodnota první komponenty je 0,32. Nejvyšší naopak 0,41 u plochy 4 PL. Rozptyl hodnot u plošin je tedy velmi podobný jako v případě severních svahů. Údolní plochy obecně vykazují nejnižší hodnoty první komponenty, kromě plochy 20 UD, kde jsou hodnoty 0,4, jinak jsou maximem hodnoty 0,33 u ploch 17 UD a 18 UD.

Tabulka 4: Vysvětlená variabilita na první hlavní komponentě (PC1).

Plocha	PC1	Počet vzorků v PCA analýze
1SS	0,35	22
2PL	0,32	26
3JS	0,28	25
4PL	0,41	25
5PL	0,34	25
6UD	0,33	26
7SS	0,44	26
8JS	0,35	26
9SS	0,37	26
10SS	0,38	26
11PL	0,38	26
12SS	0,34	24
13PL	0,35	25
14UD	0,32	26
15JS	0,32	26
16JS	0,36	26
17UD	0,33	26
18UD	0,33	26
19JS	0,49	26
20UD	0,4	26

5.3.2. Anova a post hoc test na úrovni ploch

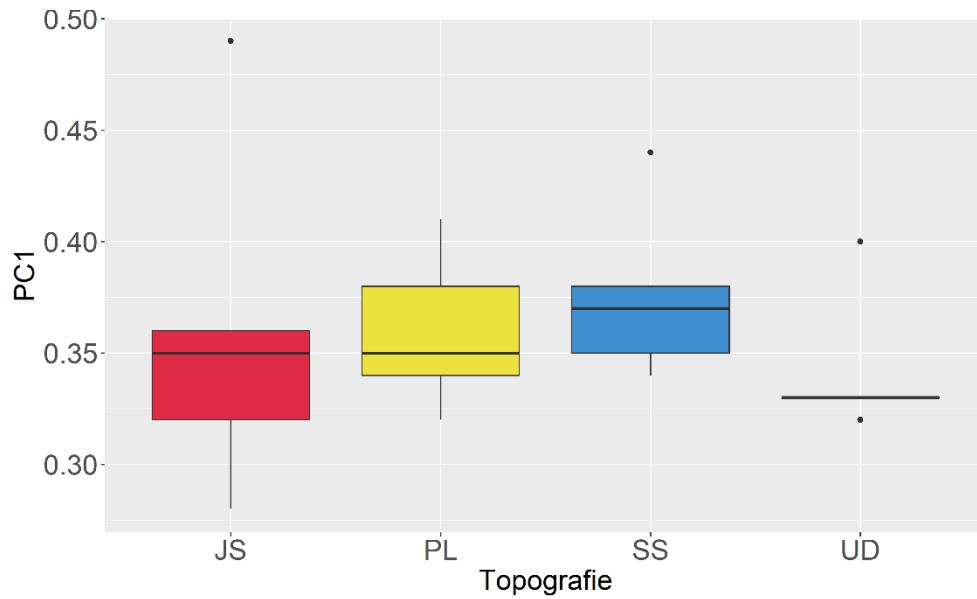
Anova t-test vysvětlené variability PC1 na úrovni ploch ani následný post hoc test u žádné z dvojice porovnávaných lokalit nepotvrdily statisticky významný rozdíl, neboť u žádné z dvojic se p-hodnota neblíží hodnotě 0,05 (Tab. 5). Znázorněný boxplot (Obr. 16) dat však určité rozdíly mezi jednotlivými typy lokalit vykazuje. Nejvyšší rozptyl hodnot je patrný u jižních svahů, a to především díky velkému rozdílu mezi odlehlými pozorováními. Nejvyšší hodnotou je 0,49 v případě 19 JS, naopak nejnižší 0,28 u 3 JS. Naproti tomu lokality plošin a severních svahů mají při vzájemném srovnání velmi podobné rozložení hodnot. V případě hodnot kvartilového rozpětí se hodnoty 1. komponenty vyskytují v rozmezí 0,34 až 0,38. Největším rozdílem je pro tyto dva typy ploch zejména pozice mediánu, kdy u plošin je blíže kvartilu X_{25} a v případě severních svahů kvartilu X_{75} , každopádně hodnota mediánu 0,37 severních svahů je ze všech kategorií ploch nejvyšší. Údolní svahy kromě nejmenšího rozptylu odlehlých hodnot vykazují i nejnižší hodnotu mediánu (0,33). Vzhledem k tomu, že hned u tří lokalit byla zjištěna hodnota 1. komponenty 0,33, odpovídá tomu i podoba boxplotu ve smyslu kvartilového rozpětí.

Tabulka 5: Post hoc testy významnosti rozdílů vysvětlené variability na PC1 mezi jednotlivými kategoriemi ploch.

P-hodnota Anova t-testu: 0,767

Lokality	p-hodnota
PL-JS	1,0
SS-JS	0,9570818
UD-JS	0,9406212
SS-PL	0,9570818
UD-PL	0,9406212
UD-SS	0,7120648

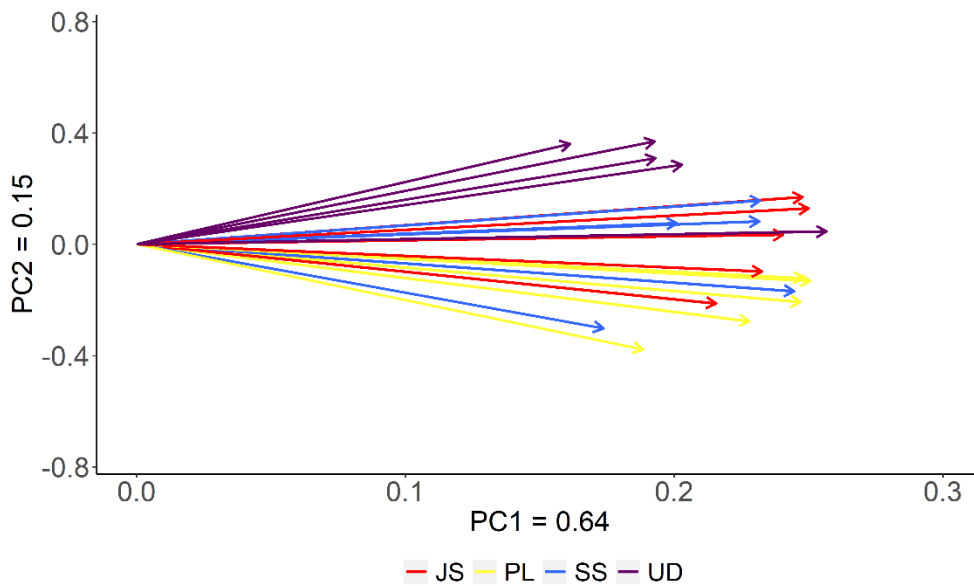
Obrázek 16: Vysvětlená variabilita na PC1 dle analýzy hlavních komponent na úrovni ploch.



5.3.3. PCA analýza na úrovni chronologií

PCA analýza chronologií všech 20 zkoumaných ploch roztřídila lokality do tří pomyslných shluků (Obr. 17). První shluk (fialová) je tvořen 4 lokalitami údolí (6 UD, 14 UD, 17 UD a 18 UD). Druhý ze shluků je tvořen celkem sedmi chronologiemi, z nichž se jedná ve třech případech o jižní svahy (3 JS, 15 JS, 16 JS), ve třech případech o severní svahy (1 SS, 9 SS, 12 SS) a také o zbylou údolní lokalitu (20 UD). Třetí shluk má nejvyšší rozptyl a obsahuje kromě dvou lokalit severních svahů a dvou lokalit jižních svahů (7 SS, 8 JS, 10 SS a 19 JS) i všechny lokality plošin (2 PL, 4 PL, 5 PL, 11 PL a 13 PL).

Obrázek 17: Zátěže chronologií na PC1 a PC2 dle analýzy hlavních komponent.



5.3.2. Anova a post hoc test na úrovni chronologií.

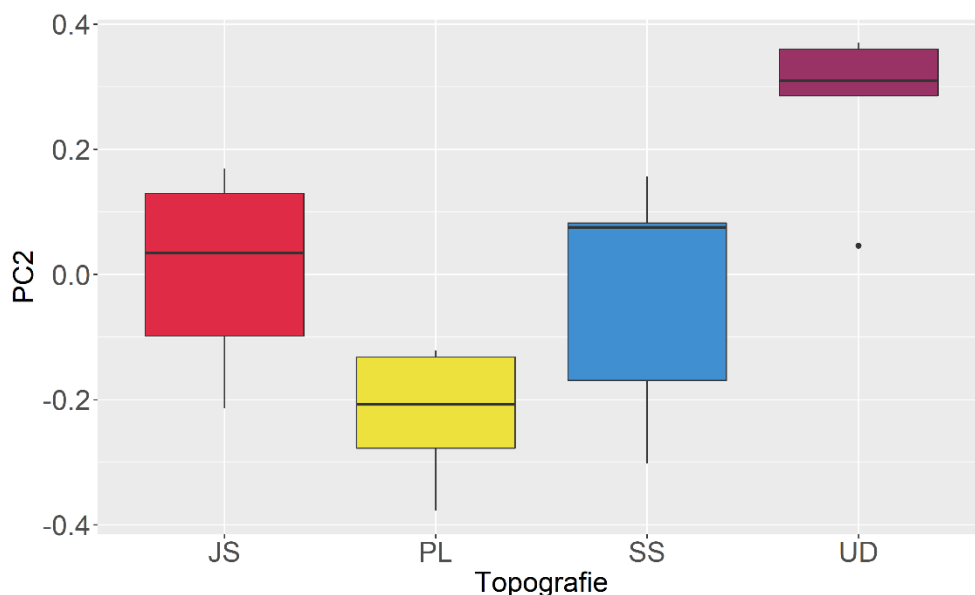
Anova t-test u PC2 všech chronologií ukazuje, že statisticky významné p-hodnoty bylo dosaženo v několika případech. Konkrétně nejnižší hodnoty, a tedy nejvýznamnější, bylo dosaženo mezi plošinami a údolími ($p = 0,0004811$) (Tab. 6). Tento rozdíl je zcela zřetelně vidět i v případě boxplotu. Pouze lokalita 20 UD, jakožto odlehlé pozorování, se významně vymyká trendu údolních lokalit. Statisticky významný rozdíl je i v porovnání údolí se severními svahy ($p = 0,0268818$), v případě jižních svahů se p-hodnota blíží hranici významnosti 0,05. Ostatní typy ploch mezi sebou významné rozdíly nevykazují, nicméně pohled na boxplot (Obr. 18) vykazuje, že plošiny jsou v porovnání s oběma typy svahů nejodlišnější, vzhledem k hodnotě mediánu i rozložení kvartilů. Největší rozptyl hodnot mají severní svahy, které vzhledem k poloze mediánu dokazují absenci normálního rozdělení. Rovněž jižní svahy mají výraznější rozptyl hodnot na PC2.

Tabulka 6: Post hoc testy zátěží na PC2 mezi jednotlivými kategoriemi chronologií.

P-hodnota anova testu: 0,000957

Lokality	p-hodnota
PL-JS	0,1240224
SS-JS	0,9820247
UD-JS	0,0552618
SS-PL	0,2297221
UD-PL	0,0004811
UD-SS	0,0268818

Obrázek 18: Zátěže na PC2 na úrovni chronologií.



5.4. Souvislost variability růstu a korelace s klimatickými proměnnými

Při bližším rozboru výsledků statistické analýzy a korelace chronologií s klimatickými proměnnými lze pozorovat určité zákonitosti. Obecně lze říci, že z hlediska citlivosti ke klimatu je největší rozdíl mezi

plošinami, reagujícími zejména na hodnoty SPEI, a údolími, pro která jsou naopak nejvíce limitující teploty na přelomu zimy a jara. Tyto dvě kategorie rovněž vykazují nejvíce rozdílné výsledky na úrovni PCA analýzy (Obr. 17), kdy se plochy dané kategorie rozdělily do zcela odlišných shluků. Že je rozdíl mezi těmito kategoriemi skutečně nejvýznamnější potvrdil navíc i post hoc test (Tab. 6). Jedinou výjimku z tohoto trendu vykazuje plocha 20 UD, která se na rozdíl od zbylých údolních ploch zařadila do shluku společně se severními a jižními svahy. Z hlediska klimatické senzitivity plocha rovněž vykazuje vyšší hodnoty korelace s indexem SPEI, což je ve srovnání s ostatními údolními plochami zcela opačný trend. Rovněž na úrovni ploch vykazuje tato lokalita mnohem vyšší hodnoty PC1 (0,4) než ostatní údolí. Podobné vzorce platí i u ostatních kategorií. Plochy 7 SS, 10 SS i 19 JS vykazují ve srovnání s ostatními plochami stejné kategorie obecně vyšší hodnoty korelace s indexem SPEI a všechny vykazovaly vyšší hodnoty PC1 na úrovni ploch, včetně té nejvyšší 0,49 v případě plochy 19 JS. To platí i naopak, například plochy 1 SS a 12 SS, které mají ze severních svahů nejnižší hodnoty PC1 vykazují rovněž i nejmenší senzitivitu k indexu SPEI. Příklad ploch 14 UD a 18 UD dokazuje, že pokud mají dvě plochy stejné kategorie velmi podobné výsledky u obou úrovní PCA analýz (na úrovni ploch PC1 rozdíl jedna desetina, u PC2 shodné a u PC2 na úrovni chronologií ve stejném shluku) mají i velmi podobný vztah a korelaci s klimatickými proměnnými. V tomto případě statisticky významná korelace s teplotami během přelomu zimy a jara a srážkami v červenci.

6. Diskuse

Oblast Kokořínska je bezpochyby vhodným územím pro zjištění rozdílů mezi růstem dřevin v rámci různých kategorií stanovišť právě díky vysokému stupni topografické členitosti a zároveň stejným regionálním klimatem, jehož důležitost pro správnou interpretaci výsledků zmiňuje i Oberhuber a Kofler (2000). Ačkoliv inverzní charakter klimatu zde z důvodu méně hlubších a často suchých roklí nedosahuje takových rozdílů jako v nedalekém Českém Švýcarsku (Holec a Wild 2011), je patrné, že stanoviště lokalizovaná v údolních dnech jsou z hlediska klimatického signálu nejodlišnější. Nízká korelace s indexem SPEI naznačuje, že uzavřenost roklí značně snižuje množství insolace a tím pádem i evapotranspiraci. Rovněž se dá předpokládat delší trvání sněhové pokrývky, která může během ranného jara zásobovat borovice potřebnou vláhou. Stejně tak z důvodu okolních strmých svahů je zřejmé, že velká část srážek se akumuluje právě na dně roklí.

Vysoká závislost růstu borovice lesní na vyšších teplotách na přelomu zimy a jara se potvrdila na mnoha lokalitách v rámci střední Evropy (Ilczyn, Skrzyszewski 2002; Pérez, Kahle, Spiecker 2005; Lehečková 2013; Mašek 2017). Je tedy zřejmé, že na Kokořínsku působí pozitivně brzký nástup jara, který umožní dřívější rozklad organické hmoty, která má pozitivní dopad na růst (Weigel et al. 2021). Kromě toho lokality 6 UD a 14 UD vykazovaly pozitivní korelace se srpnovými teplotami, které byly zaznamenány v severském prostředí (Linderholm a Linderholm 2004; Hartl et al. 2021). Tyto výsledky tak indikují, že právě údolní lokality se svým charakterem nejvíce podobají chladnějším horským, případně severským stanovištím. Suché periody tak pro tato stanoviště pravděpodobně v budoucnu nebudou představovat významné ohrožení a naopak hlavní limitace v podobě nízkých teplot během brzkého jara bude postupně slábnout, jak ve své studii z Estonska zjistila Metslaid et al. (2018).

Jedinou údolní lokalitou, která z hlediska klimatického signálu výrazněji vybočuje je plocha 20 UD, kde byly pozitivně korelovány hodnoty indexu SPEI. V tomto případě je nutné zmínit, že tato plocha není umístěna v uzavřeném údolí jako ostatní plochy této kategorie a má spíše charakter sedla ze severní strany výrazně ohraničené vrchem Vlhošť. Celkově je tak stanoviště více vystaveno slunečnímu záření a není chráněno strmými skalními svahy jako v případě zbylých lokalit této kategorie. Lze tak předpokládat, že i potenciální sněhová pokrývky na této lokalitě odtává výrazně dříve, což může v dalších fázích jara způsobovat deficit půdní vláhy.

Plošiny jsou nejvíce ovlivněny suchem, přičemž samotné srážky jsou druhým nejvýznamnějším faktorem, a to i v přechodí vegetační sezóně. Fakt, že právě sucho v předchozí sezóně má takto výrazný vliv může být ve shodě s poznatky Biglera et al. (2006), tedy, že dlouhodobější sucho způsobuje pokles růstu i v následujících letech na rozdíl od jednoleté události. Obecně výše položené plošiny jsou často v blízkosti skalních hran, zdejší půdy jsou stejně jako samotné pískovcové podloží silně propustné, což

nedovoluje zadržení většího množství vláhy, což zmiňuje i Schweingruber (1996) jako jednu z hlavních nevýhod extrémních stanovišť. Každé delší období bez srážek případně s vysokými teplotami zvyšuje stres na těchto lokalitách. U všech plošin rovněž negativně koreluje teplota během předchozího září. Záříjové teploty již nemohou efektivně ovlivnit růst v aktuální vegetační sezóně, nicméně pokud v této době dochází k ukládání zásobních látek a vysoké teploty tuto fázi brzdí, je pravděpodobné, že se tento fakt může projevit v následující sezóně menší produktivitou dřevní hmoty (Pichler a Oberhuber 2007). Rovněž menší závislost na teplotách v únoru a březnu naznačují, že vyšší insolace a celkově teplejší podmínky spouští vegetační sezónu na plošinách o poznání dříve, přestože relativní převýšení v porovnání s údolními je často jen několik desítek metrů.

Ačkoliv například Kirchhefer (1998) v případě severního Norska zjistil rozdíly v klimatickém signálu severních a jižních svahů vzhledem ke srážkám, v případě Kokořínska se zdá tento problém irelevantní. Jak v kategorii jižních svahů, tak i severních svahů jsou plochy, které jsou náchylné na sucho (7 SS, 9 SS, 10 SS, 3 JS, 8 JS, 19 JS), přičemž korelace jsou zpravidla vyšší v předchozí vegetační sezóně. Vyšší příkon slunečního svitu a tím pádem i vyšší evapotranspirace, která by zvyšovala stres na jižně orientovaných svazích nemá pravděpodobně dostatečný význam, aby převážila negativní vliv vysoce propustných půd. I hodnoty indexu produktivity stanoviště (PI) v případě svahů neindikují žádný významný rozdíl (Obr. 15). Slabé korelace s klimatickými proměnnými vykazují plochy 1 SS a 12 SS, to potvrzuje i nízká hodnota EPS u 1 SS 0,78 a u 12 SS 0,847. Přičemž právě hodnoty nad 0,85 jsou jedním z indikátorů silného klimatického signálu (Oberhuber, Stumböck a Kofler 1998). Vzhledem k tvrzení, že vlhčí stanoviště vykazují nižší citlivost ke klimatu, by se dalo předpokládat, že i tyto severní svahy vykazují humidnější podmínky než ostatní severní svahy (Adams, Holly a Loomis 2014; Rabbel et al. 2018). To by mohl naznačit fakt, že na obou lokalitách roste i smrk ztepilý (Tab. 2), který přirozeně vyžaduje chladnější a vlhčí prostředí. U plochy 1 SS je zase svah výrazně strmý, což může na jednu stranu snižovat množství insolace, na druhou stranu však zrychlovat povrchový odtok. Navíc tato plocha je z velké části složena z mladších jedinců, kteří mohou reagovat v rámci stanoviště odlišně než zbytek starších jedinců, jak ve své práci zmiňuje Mašek et al. (2021). U plochy 16 JS, která rovněž neukazuje významné korelace s některou z klimatických proměnných, je naopak hodnota EPS poměrně vysoká (0,927). Jako jedním z možných vysvětlení je tak mírný svah této plochy, která by umožnila účinnější infiltraci srážek. Nicméně celkově se odezva svahových lokalit na klima zdá velmi variabilní a bylo by proto vhodné se této problematice věnovat na detailnější úrovni.

PCA analýza na úrovni ploch neprokázala žádný výrazný trend, který by určité kategorii přiřazoval uniformní růst jedinců. To koneckonců kromě Anovy t-testu potvrdily i následné post hoc testy. V případě boxplotů (Obr. 16) je však patrné, že vysvětlená variabilita na PC1 je ze všech ploch nejnižší u údolí (medián = 0,33). Zejména pokud je pominuta specifická lokalitu 20 UD, jsou hodnoty

prvních komponent u údolí navzájem velmi podobné. Zdá se tak, že vlhčí a chladnější podmínky údolí umožňují jednotlivým stromům větší rozvoj individuálních vlastností (genetika, kompetice) a růst je tak více variabilní. Jižní svahy a plošiny mají obě stejnou hodnotu mediánu (0,35). Nicméně vzhledem k faktu, že u jižních svahů se vyskytuje nejvyšší i nejnižší hodnota vysvětlené variability na první komponentě, zdá se, že tato stanoviště jsou velmi variabilní. Nejvíce vysvětlené variability na první komponentě mají v průměru severní svahy, což by naznačovalo celkově více uniformní růst na těchto stanovištích. Nicméně vzhledem k výsledkům post hoc testu by bylo nutné tuto hypotézu ověřit na souboru s větším množstvím stanovišť v každé kategorii.

PCA analýza na úrovni chronologií rozdělila všech 20 ploch do 3 pomyslných shluků, přičemž první ze shluků se skládá pouze ze 4 ploch kategorie údolí. Je tedy zřejmé, že právě růst v údolních plochách je velmi specifický. To je zřejmé i ze zátěží na PC1, která je v průměru ze všech kategorií nejnižší (Obr. 17). Druhý ze shluků je z hlediska počtu kategorií pestřejší, a kromě jižních a severních svahů je v něm začleněna i plocha 20 UD, která se vyznačovala vyššími korelacemi k indexu SPEI. Naopak severní a jižní svahy v tomto shluku jsou specifické spíše nižšími korelacemi s touto proměnnou. Tento shluk měl také obecně největší hodnoty zátěží na PC1. V posledním shluku jsou pak všechny plošiny a rovněž severní svahy a jižní svahy, které reagují na sucho citlivěji. Zdá se tak, že právě senzitivita stanovišť vzhledem k suchu je hlavním faktorem, který ovlivňuje variabilitu růstu. I když se z PCA analýzy na úrovni ploch i chronologií nezdá, že by lokality, které jsou suchem limitovány nejvíce (plošiny) vykazovaly i nejvíce uniformní růst. Naopak tyto tendence vykazuje poměrně pestrá kombinace stanovišť různých kategorií. Největší rozdíly mezi plošinami a údolími je pak v případě zátěží na PC2.

Následný Anova t-test a post hoc testy svými hodnotami potvrdily, že největší rozdíly jsou mezi plošinami a údolními lokalitami. Avšak hladina významnosti byla překročena i mezi kategoriemi severní svahy a údolí, přičemž mezi kategoriemi jižní svahy a údolí se hodnota velmi blížila statistické významnosti 0,05. To tak indikuje, že růstová variabilita na svazích má obecně větší podobnost s plošinami a údolní lokality jsou svým růstovým trendem nejvíce specifické. Tyto výsledky mají jistě logické opodstatnění vzhledem k mikroklimatickým podmínkám, které jsou chladnější a vlhčí. Pokud tyto výsledky srovnáme s PCA analýzou, kterou prováděli Oberhuber a Kofler (2000), jeden ze shluků se skládal čistě z jižních svahů, což by naznačovalo, že v případě alpského prostředí je vliv insolace a mikroklimatu na obecně výrazně větších svazích významnější než v případě Kokořínska. V případě Metslaidiny et al. (2018) studie byly lokality s porosty borovic metodou PCA analýzy rozděleny do shluků na základě regionu a nikoliv na základě kategorie dle dostupné vláhy. V tomto případě byly však jednotlivé lokality na značně rozsáhlejší území, přičemž velkou roli hrála i vzdálenost od moře, navíc zdejší reliéf se nevyznačuje takovou členitostí. Je tedy zřejmé, že u její studie hrálo velkou roli měřítko,

keré bylo v tomto případě na úrovni krajiny. Vzhledem ke vzájemné blízkosti lokalit na Kokořínsku je tak zřejmé, že topografie v tomto případě hraje větší roli.

Index produktivity stanoviště (PI), který momentálně není dostatečně otestován prokázal obecně nejvyšší hodnoty u údolí, kde v případě 18 UD dosáhl i maximální hodnoty 10,84. Tato plocha má velmi mladou populaci borovice, což je hlavní důvod, takto vysoké produktivity. Medián indexu u údolních lokalit měl hodnota >7 , přičemž v případě plošin byla hodnota mediánu <5 (Obr. 15). Právě rozdíl mezi těmito kategoriemi byl potvrzen i v rámci post hoc testu (Tab. 3). I v tomto případě se potvrdilo, že produktivita vláhově lépe zásobených údolních stanovišť je vyšší než na suchem stresovaných plošinách. V případě svahů byly hodnoty indexu navzájem velmi podobné.

Z hlediska významných letokruhových signatur se přes mnohé rozdíly vyskytují roky, které indikují zvýšený či snížený růst bez ohledu na stanoviště. Z hlediska pozitivních se u všech kategorií objevují roky 1926, 1927 a 1928. U těchto roků je z hlediska klimatických výkyvů zajímavý zejména rok 1926, kdy byly únorové teploty téměř o $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ vyšší než průměr a zároveň za období březen-srpen činil srážkový úhrn 532 mm, což je o 183 mm více než běžný stav. Přestože i rok 1927 byl za toto období srážkově nadprůměrný, zdá se, že borovice těžily zejména z vláhově bohatého předchozího roku 1926. Význam předchozí sezóny pro vytvoření dostatečného množství zásobních látek potvrzuje například Oberhuber, Stumböck a Kofler (1998), Metslaid et al. (2018) nebo Waszak et al. (2021). Dalším příkladem je i povodňový rok 1997, zajímavé však je, že srážkové byl tento rok za období březen-srpen průměrný. Totožné platí i u teplot. Tento rok tak pravděpodobně naznačuje, že pokud se daný rok sejdou průměrné srážky a teploty, představuje to pro borovici lesní ideální růstové podmínky. V případě kategorie údolí je výrazný zejména rok 2000, v tomto roce byly únorové teploty průměrně o necelé $4\text{ }^{\circ}\text{C}$ vyšší, přičemž za období březen-srpen byl o 50 mm vyšší srážkový úhrn než obvykle. Je tedy zřejmé, že v tomto případě byl hlavní limitující faktor údolních lokalit, teploty na přelomu zimy a jara, značně oslaben a výrazně vyšší teploty vzhledem k vyšším srážkám a celkově humidnějším mikroklimatu údolí nepředstavoval žádný problém z hlediska intenzity sucha. Naopak významný pokles růstu nastal například během let 1922 a 1923, což ve své studii identifikoval i Tremel et al. (2022). Rok 1923 se vyznačuje zejména suchým květnem, kdy spadlo pouhých 14 mm srážek oproti průměrným 58 mm. Nadprůměrné srážky během července a srpna již tuto situaci nezvrátily. Rok 1922 měl zase velmi suchý březen (13 mm oproti 36 mm) a i teploty byly o $1,4\text{ }^{\circ}\text{C}$ vyšší. Ukazuje se tak, že srážky mají velký význam během vícero měsíců během vegetačního období a ne pouze jednoho konkrétního, což vysokými korelacemi za delší časové období potvrdili Lehečková (2013), Mašek (2017) nebo Waszak et al. (2021). Podstatný je rovněž rok 1976, který je prakticky u všech chronologií význačný snížením přírůstku. Za období od března do srpna spadlo na Kokořínsku jen 175 mm, ačkoliv průměrný úhrn za toto období je 350 mm. Tento rok byl identifikován i v případě švýcarské populace borovice lesní (Tab.

1) jako rok se suchým létem a celkově velkou amplitudou teplot (Schweingruber 1996). Stejně tak byl tento rok identifikován i Oberhuberem, Stumböckem a Koflerem (1998) v rakouském Tyrolsku nebo Tremlem et al. (2022) u populací borovic v Česku a na Slovensku. Je tedy zřejmé, že tento rok se vyznačoval velmi podobnými podmínkami napříč prostorem celé střední Evropy. Patrně největší odlišnosti kokořínských chronologií se váží k roku 2003, tento rok byl v evropském měřítku velmi suchý a ve Švýcarsku se podepsal pod rozsáhlé odumírání borovic z údolí Rhône (Bigler et al. 2006). Zároveň byl tento rok omezující i pro borovice v severovýchodním Německu (Bauwe et al. 2013). Na Kokořínsku však tento rok výrazné anomálie neprokázal. Nicméně od tohoto roku nastalo obecně snížení produkce dřevní hmoty s minimem v roce 2006. I zde podle klimatických dat byly srážky výrazně pod normálem. Konkrétně od března do srpna spadlo pouze 59 mm srážek, což je přibližně sedmina normálu. Rok 2003 měl za toto období úhrn 206 mm. Zdá se tedy, že sucho roku 2003 nemělo konkrétně na Kokořínsku takovou intenzitu, naopak sucho roku 2006 mělo sice pouze regionální dopad, ovšem značný právě na v této oblasti. Nicméně nutno podotknout, že rok 2002 byl srážkově bohatý, z čehož mohly stromy profitovat i následující rok. Každopádně význam víceletého sucha z hlediska zpožděné reakce růstu popisuje Bigler et al. (2006). Přes značné rozdílnosti je tak zřejmé, že meteorologické podmínky některých let mají nadregionální význam a podepíší se na růstu borovice podobným způsobem, což v konečném důsledku umožňuje i efektivní křížové datování.

Jedním z důležitých aspektů, který nebyl v práci přímo zkoumán je typ a hloubka půd na jednotlivých stanovištích, které by mohly osvětlit jisté rozdíly v rámci stejné kategorie. Ačkoliv na všech lokalitách se jednalo o písčité a živinově chudé půdy, rozdíly množství organické hmoty nebo hloubce půdy dané rozdílnými topografickými charakteristikami, např. sklon svahu nebo blízkost skalních hran a výchozů, mohly hrát svou roli, jako ve své práci na Kokořínsku ukázala v rámci plošin Lehečková (2013). Zejména by se tak mohly vysvětlit minimální rozdíly mezi severními a jižními svahy. Dalším možným problémem je malý počet lokalit ve srovnávání variability růstu na úrovni ploch. Zejména v případě údolí je vidět, že pokud je jedna plocha výrazně jiná (20 UD) mohou být výsledky z důvodu pouhých 5 lokalit v každé kategorii značně zkresleny. Rovněž užití VPD jako jednoho ze čtyř klimatických parametrů je diskutabilní. Jednak je jako jediná z klimatických proměnných vypočítána z dat z jedné stanice, a ne z dat interpolovaných přímo pro oblast sběru dat. Z hlediska klimatického signálu navíc často vykazuje pouze inverzní trend indexu SPEI a jeho vypočítávací hodnota přes některé vysoké korelace tak neposkytuje více informace než SPEI. Ovšem je pravdou, že Xenakis, Ray a Mencuccini (2012) ve studii potvrdili, že hodnoty VPD růst značně ovlivňují a je to VPD, které udává potenciál intenzity evapotranspirace (Zweifel, Rigling a Dobbertin 2009) .

7. Závěr

Borovice lesní, která v oblasti Kokořínska vytváří rozsáhlé porosty, vykazuje na rozdílných stanovištích značně odlišný klimatický signál v letokruzích. Zdejší členitý reliéf vytvářející inverzní mikroklima způsobuje, že borovice rostoucí na údolních stanovištích vykazují minimální limitaci suchem a rovněž jejich růstové trendy jsou oproti ostatním kategoriím odlišné, což kromě PCA analýzy na úrovni ploch i kategorií potvrdil i nově testovaný index produktivity stanoviště (PI). Ten naznačil, že údolní stanoviště jsou nejproduktivnější. Hlavní klimatický faktor ovlivňující růst údolních stanovišť jsou teploty během února a března, tedy na konci období dormance. Lze tedy předpokládat, že s budoucím nárůstem průměrných teplot budou borovice růstově profitovat. Naopak exponované plošiny mají sucho jako hlavní limitující faktor, což může do budoucna znamenat zvýšený stres a ohrožení z hlediska škůdců či samotného přežití těchto populací z důvodu očekávané vyšší frekvence a intenzity sucha. Mezi kategoriemi severní a jižní svahy naopak významné rozdíly nalezeny nebyly, a to ani z hlediska klimatického signálu, tak ani PCA analýzy, přičemž tyto lokality obecně vykazují variabilní klimatický signál. Celkově se potvrdilo, že lokality, které mají podobnou reakci na klima vykazují i podobný růstový trend. Analýza letokruhových signatur rovněž potvrdila, že ačkoliv jsou mnohé extrémní roky zapsané v chronologiích v rámci celé střední Evropy, mnohé meteorologické události zasáhly pouze zdejší populace a jejich dosah a vliv na růst měl pouze regionální dopad.

8. Obrazová příloha



Obrázek 19: 1 SS.



Obrázek 20: 2 PL.



Obrázek 21: 4 PL.



Obrázek 22: 5 PL.



Obrázek 23: 3 JS.



Obrázek 24: 7 SS.



Obrázek 25: 6 UD.



Obrázek 26: 9 SS.



Obrázek 27: Pozice 9 SS v PP Stříbrný vrch.



Obrázek 28: 8 JS.



Obrázek 29: Pozice 8 JS na úbočí Vlhoště.



Obrázek 30: 10 SS.



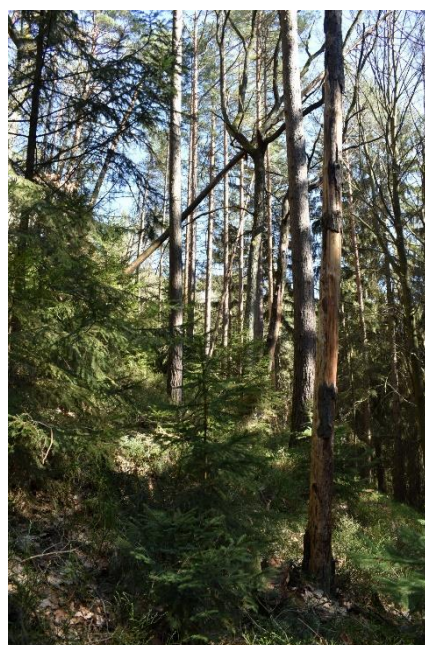
Obrázek 31: 12 SS.



Obrázek 32: 13 PL.



Obrázek 33: 14 UD.



Obrázek 34: 15 JS.



Obrázek 35: 11 PL.



Obrázek 36: 16 JS.



Obrázek 37: 17 UD.



Obrázek 38: 18 UD.



Obrázek 39: 19 JS.



Obrázek 40: 20 UD.

9. Použité zdroje.

ADAMS, H., HOLLY, B., LOOMIS, A. (2014): Topography alters tree growth – climate relationships in a semi-arid forested catchment. *Ecosphere*, 11, 5, 1–16.

ALLEN, C. D., MACALADY, A. K., CHENCHOUNI, H., BACHELET, D., MCDOWELL, N., VENNETIER, M., KITZBERGER, T., RIGLING, A., BRESHEARS, D. D., HOGG, E. H., GONZALEZ, P., FENSHAM, R., ZHANG, Z., CASTRO, J., DEMIDOVA, N., LIM, J. H., ALLARD, G., RUNNING, S. W., SEMERCI, A., COBB, N. (2010): A global overview of drought and heat-induced tree mortality reveals emerging climate change risks for forests. *Forest Ecology and Management*, 259, 4, 660–684.

AOPK ČR (2022): CHKO Kokořínsko - Máchův kraj, Charakteristika oblasti. Dostupné z: <https://kokorinsko.nature.cz/charakteristika-oblasti/> (cit. 14. 5. 2022)

ARCGIS HUB (2021): World continents. Dostupné z: <https://hub.arcgis.com/maps/esri::world-continents>. (cit. 25. 6. 2022)

ARNETH, A., LLOYD, J., ŠANTRUKOVÁ, H., BIRD, M., GRIGORYEV, S., KALASCHNIKOV, Y. N., GLEIXNER, G., SCHULZE, E. D. (2002): Response of central Siberian Scots pine to soil water deficit and long-term trends in atmospheric CO₂ concentration. *Global Biogeochemical Cycles*, 16, 1, 1-13.

BAUWE, A., KOCH, M., KALLWEIT, R., KONOPATZKY, A., STROHBACH, B., LENNARTZ, B. (2013): Tree-ring growth response of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) to climate and soil water availability in the lowlands of north-eastern Germany. *Baltic Forestry*, 19, 2, 212–225.

BIGLER, C., BRÄKER, O. U., BUGMANN, H., DOBBERTIN, M., RIGLING, A. (2006): Drought as an inciting mortality factor in scots pine stands of the Valais, Switzerland. *Ecosystems*, 9, 3, 330–343.

BOLAY, A., BOVAY, E. (1965): Observations sur la sensibilité aux gaz fluorés de quelques espèces végétales du Valais. *Journal of Phytopathology*, 53, 3, 289–298.

BOSE, A. K., GESSLER, A., BOLTE, A., BOTTERO, A., BURAS, A., CAILLERET, M., CAMARERO, J. J., HAENI, M., HEREŞ, A. M., HEVIA, A., LÉVESQUE, M., LINARES, J. C., MARTINEZ-VILALTA, J., MATÍAS, L., MENZEL, A., SÁNCHEZ-SALGUERO, R., SAURER, M., VENNETIER, M., ZICHE, D., RIGLING, A. (2020): Growth and resilience responses of Scots pine to extreme droughts across Europe depend on predrought growth conditions. *Global Change Biology*, 26, 8, 4521–4537.

BUNN, A. G. (2008): A dendrochronology program library in R (dplR). *Dendrochronologia*, 26, 2, 115–124.

BURAS, A., VAN DER MAATEN-THEUNISSEN, M., VAN DER MAATEN, E., AHLGRIMM, S., HERMANN, P., SIMARD, S., HEINRICH, I., HELLE, G., UNTERSEHER, M., SCHNITTLER, M., EUSEMANN, P., WILMKING, M. (2016): Tuning the voices of a choir: Detecting ecological gradients in time-series populations. *PLOS ONE*, 11, 7, 1–21.

CAUDULLO, G., WELK, E., SAN-MIGUEL-AYANZ, J. (2017): Chorological maps for the main European woody species. Dostupné z: <https://www.euforgen.org/species/pinus-sylvestris/>. (cit. 25. 6. 2022)

ČGS (2012): Geologická mapa České republiky 1 : 50 000, Dostupné z: <http://www.geology.cz/extranet/mapy/mapy-online/wms>. (cit. 12. 12. 2021)

CHYTRÝ, M., KUČERA, T., KOČÍ, M., GRULICH, V., LUSTYK, P. (2010): Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.

CLEMENTS, J. (1970): Shoot responses of young red pine to watering applied over two seasons. *Canadian Journal of Botany*, 48, 1, 75–80.

- CULEK, M., GRULICH, V., LAŠTŮVKA, Z., DIVÍŠEK, J. (2013): Biogeografické regiony České republiky. Masarykova univerzita, Brno.
- DOBROWSKI, S. Z. (2011): A climatic basis for microrefugia: the influence of terrain on climate. *Global Change Biology*, 17, 1022–1035.
- ELLENBERG, H. (1988): *Vegetation Ecology of Central Europe*. Cambridge University Press, Cambridge.
- FRITTS, H. C. (1976): *Tree Rings and Climate*. Academic Press, London.
- FRITTS, H., SMITH, D., CARDIS, J., BUDELSKY, C. (1965): Tree-Ring Characteristics Along a Vegetation Gradient in Northern Arizona. *Ecology*, 46, 4, 393–401.
- GEOPORTÁL ČÚZK (2020): DMR 5G. Dostupné z: <https://www.cuzk.cz/>. (cit. 10. 11. 2021).
- GLERUM, C., FARRAR, J. (1966): Frost ring formation in the stems of some coniferous species. *Canadian Journal of Botany*, 44, 7, 879–886.
- GRANDA, E., GAZOL, A., JULIO, J. (2018): Functional diversity differently shapes growth resilience to drought for co-existing pine species. *Journal of Vegetation Science*, 29, 265–275.
- HARTL, C., DÜTHORN, E., TEJEDOR, E., KIRCHHEFER, A. J. (2021): Dendrochronologia Micro-site conditions affect Fennoscandian forest growth. *Dendrochronologia*, 65.
- HOLEC, J., WILD, J. (2011): Fungal diversity in sandstone gorges of the Bohemian Switzerland National Park (Czech Republic): impact of climatic inversion. *Czech Mycology*, 63, 2, 243–263.
- ILCZYN, S., SKRZYSZEWSKI, J. (2002): The climatic signal in tree-rings of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) from foot-hills of the Sudetic Mountains (southern Poland). 121, 15–24.
- IPCC (2014): *Climate Change 2014: Synthesis Report*. Ženeva.
- KERN, G., MOLL, W. (1960): Der jahreszeitliche Ablauf des Dickenwachstums von Fichten verschiedener Standorte im Trockenjahr 1959. *Allg. Forst-Jagdtz.*, 131, 97–116.
- KIRCHHEFER, A. J. (1998): Climate and site effects on tree rings of *Pinus sylvestris* L. in northernmost Norway of *Pinus sylvestris* - an exploratory pointer-year study. *AmS-Varia*, 32, 15–28.
- KOESTLER, J. N., BRÜCKNER, F., BIBELREITER, H. (1968): *Wurzeln der Bäume*. Parey, Hamburg.
- KRASOWSKI, M. J., LETCHFORD, T., HERRING, L. J. (1993): Winter freezing injury and frost acclimation in planted coniferous seedlings: A literature review and case study from northeastern British Columbia.
- KREMER, B. P. (1995): *Stromy*. Knižní klub, k. s., Praha.
- KYNCL, J. (2017): *Letokruhy jako kalendář i záznamník*. Grada Publishing, a. s., Praha.
- LANGE, J., BURAS, A., CRUZ-GARCÍA, R., GURSKAYA, M., JALKANEN, R., KUKARSKIH, V., SEO, J., WILMKING, M. (2018): Climate Regimes Override Micro-Site Effects on the Summer Temperature Signal of Scots Pine at Its Northern Distribution Limits. *Frontiers in Plant Science*. 9, 1–12.
- LARCHER, W. (2003): *Physiological Plant Ecology. Ecophysiology and Stress Physiology of Functional Groups*. Springer, Berlin.
- LE QUÉRE, C., RAUPACH, M. R., CANADELL, J. G., MARLAND, G., BOPP, L., CIAIS, P., CONWAY, T. J., DONEY, S. C., FEELY, R. A., FOSTER, P., FRIEDLINGSTEIN, P., GURNEY, K., HOUGHTON, R. A., HOUSE, J. I., HUNTINGFORD, C., LEVY, P. E., LOMAS, M. R., MAJKUT, J., METZL, N., OMETTO, J. P., PETERS, G. P., PRENTICE, I. C., RANDERSON, J. T., RUNNING, S. W., SARMIENTO, J. L., SCHUSTER, U., SITCH, S.,

TAKAHASHI, T., VIOVY, N., VAN DER WERF, G. R., WOODWARD, F. I. (2009): Trends in the sources and sinks of carbon dioxide. *Nature Geoscience*, 2, 831–836.

LEHEČKOVÁ, E. (2013): Citlivost letokruhových řad borovice lesní (*Pinus sylvestris*) ke klimatickým parametrům. Univerzita Karlova.

LINDERHOLM, H. W. (2001): Climatic influence on scots pine growth on dry and wet soils in the central Scandinavian mountains, interpreted from tree-ring widths. *Silva Fennica*, 35, 4, 415–424.

LINDERHOLM, H. W., LINDERHOLM, K. (2004): Age-dependent climate sensitivity of *Pinus sylvestris* L. in the central Scandinavian Mountains. *Boreal Environment Research*, 9, 4, 307–317.

LOW, A. J. (1964): A study of compression wood in Scots pine (*Pinus sylvestris*). *Forestry*, 37, 179–201.

LOŽEK, V., KUBÍKOVÁ, J., ŠPRYŇAR, P. (2005): Střední Čechy. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.

MÁCOVÁ, M. (2008): Dendroclimatological comparison of native *Pinus sylvestris* and invasive *Pinus strobus* in different habitats in the Czech Republic. *Preslia*, 80, 3, 277–289.

MARQUÉS, L., CAMARERO, J. J., ZAVALA, M. A., STOFFEL, M., BALLESTEROS-CÁNOVAS, J. A., SANCHO-GARCÍA, C., MADRIGAL-GONZÁLEZ, J. (2021): Evaluating tree-to-tree competition during stand development in a relict Scots pine forest: how much does climate matter? *Trees - Structure and Function*, 35, 4, 1207–1219.

MARTÍNEZ-VILALTA, J., LÓPEZ, B., BADIELLA, A., NINYEROLA, M. (2008): Twentieth century increase of Scots pine radial growth in NE Spain shows strong climate interactions. *Global Change Biology*, 14, 2868–2881.

MAŠEK, J. (2017): Vytvoření a interpretace lokální letokruhové chronologie borovice lesní. Univerzita Karlova.

MAŠEK, J., TUMAJER, J., RYDVAL, M., LANGE, J., TREML, V. (2021): Age and size outperform topographic effects on growth-climate responses of trees in two Central European coniferous forest types. *Dendrochronologia*, 68, 1–9.

MATTSON, W. J., HAACK, R. A. (1987): The Role of Drought in Outbreaks of Plant-Eating Insects. *BioScience*, 37, 2, 110–118.

METSAOTS, R. (2018): What Is and How to Calculate Vapour Pressure Deficit (VPD)?, Better Organix, Dostupné z: <https://betterorganix.com/>. (cit. 17.10. 2021).

METSLAID, S., HORDO, M., KORJUS, H., KIVISTE, A., KANGUR, A. (2018): Agricultural and Forest Meteorology Spatio-temporal variability in Scots pine radial growth responses to annual climate fluctuations in hemiboreal forests of Estonia. *Agricultural and Forest Meteorology*, 252, 283–295.

MISI, D., PUCHAŁKA, R., PEARSON, C., ROBERTSON, I., KOPROWSKI, M. (2019): Differences in the climate-growth relationship of Scots Pine: A case study from Poland and Hungary. *Forests*, 10, 3, 1–12.

MITSCHERLICH, G. (1975): Wald Wachstum und Umwelt Eine Einführung in die ökologischen. J. D. Sauerländer's Verlag, Frankfurt am Main.

OBERHUBER, W., KOFLER, W. (2000): Topographic influences on radial growth of Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) at small spatial scales. *Plant Ecology*, 146, 231–240.

OBERHUBER, W., STUMBÖCK, M., KOFLER, W. (1998): Climate-tree-growth relationships of Scots pine stands (*Pinus sylvestris* L.) exposed to soil dryness. *Trees - Structure and Function*, 13, 1, 19–27.

- PANAYOTOV, M. P., ZAFIROV, N., CHERUBINI, P. (2013): Fingerprints of extreme climate events in *Pinus sylvestris* tree rings from Bulgaria. *Trees - Structure and Function*, 27, 1, 211–227.
- PÉREZ, P. J., KAHLE, H. P., SPIECKER, H. (2005): Growth trends and relationships with environmental factors for scots pine [*Pinus sylvestris* (L.)] in Brandenburg. *Investigación Agraria: Sistemas y Recursos Forestales*, 14, 1, 64.
- PICHLER, P., OBERHUBER, W. (2007): Radial growth response of coniferous forest trees in an inner Alpine environment to heat-wave in 2003. *Forest Ecology and Management*, 242, 2-3, 688–699.
- QUITT, E. (1971): Klimatické oblasti Československa. *Československá akademie věd - Geografický ústav Brno, Brno*.
- RABEL, I., NEUWIRTH, B., BOGENA, H., DIEKKRÜGER, B. (2018): Dendrochronologia Exploring the growth response of Norway spruce (*Picea abies*) along a small-scale gradient of soil water supply. *Dendrochronologia*, 52, 123–130.
- SCHWEINGRUBER, F. H. (1996): *Tree Rings and Environment Dendroecology*. Paul Haupt Publishers Berne, Birmensdorf.
- SEDLÁČEK, M., MACKOVČIN, P. (2002): Liberecko. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.
- SEMERCI, A., SEMERCI, H., ÇALIŞKAN, B., ÇIÇEK, N., EKMEKÇI, Y., MENCUCCINI, M. (2017): Morphological and physiological responses to drought stress of European provenances of Scots pine. *European Journal of Forest Research*, 136, 1, 91–104.
- ŠINDELÁŘ, J., FRÝDL, J., NOVOTNÝ, P. (2007): Towards the Scots pine (*Pinus sylvestris* L.) regional populations (ecotypes) characteristics in the Czech Republic. *Zprávy lesnického výzkumu, svazek 52, VÚLHM*, 149–159.
- SUGGITT, A. J., GILLINGHAM, P. K., HILL, J. K., HUNTLEY, B., KUNIN, W. E., ROY, D. B., THOMAS, C. D. (2011): Habitat microclimates drive fine-scale variation in extreme temperatures. *Oikos*, 120, 1–8.
- TANS, P. P., FUNG, I. Y., TAKAHASHI, T. (1990): Observational Constraints on the Global Atmospheric CO₂ Budget. *Science*, 247, 1431–1438.
- TREML, V., MAŠEK, J., TUMAHER, J., RYDVAL, M., ČADA, V., LEDVINKA, O., SVOBODA, M. (2022): Trends in climatically driven extreme growth reductions of *Picea abies* and *Pinus sylvestris* in Central Europe. *Global Change Biology*, 28, 2, 557–570.
- TROUILLIER, M., VAN DER MAATEN-THEUNISSEN, M., HARVEY, J. E., WÜRTH, D., SCHNITTLER, M., WILMKING, M. (2018): Visualizing individual tree differences in tree-ring studies. *Forests*, 9, 4, 1–14.
- VAGANOV, E., HUGHES, M., KIRDYANOV, A., SCHWEINGRUBER, F., SILKIN, P. (1999): Influence of snowfall and melt timing on tree growth in subarctic Eurasia. *Letters to nature*, 400, 149–151.
- VÚLHM (2022): Jaká budoucnost čeká borovicové lesy v České republice?, Dostupné z: <https://www.vulhm.cz/jaka-budoucnost-ceka-borove-lesy-v-ceske-republice/>. (cit. 30. 5. 2022).
- WASZAK, N., ROBERTSON, I., PUCHAŁKA, R., PRZYBYLAK, R., POSPIESZYŃSKA, A., KOPROWSKI, M. (2021): Investigating the Climate-Growth Response of Scots Pine (*Pinus sylvestris* L.) in Northern Poland. *Atmosphere*, 1690, 12, 1–16.
- WEIGEL, R., HENRY, H. A. L., BEIL, I., GEBAUER, G., JURASINSKI, G., KLISZ, M., MAATEN, E. Van Der, MUFFLER, L., KREYLING, J. (2021): Ecosystem Processes Show Uniform Sensitivity to Winter Soil Temperature Change Across a Gradient from Central to Cold Marginal Stands of a Major Temperate Forest Tree. *Ecosystems*, 24, 6, 1545–1560.

XENAKIS, G., RAY, D., MENCUCCINI, M. (2012): Effects of climate and site characteristics on Scots pine growth. *European Journal of Forest Research*, 2, 131, 427–439.

ZIANIS, D., MENCUCCINI, M. (2005): Aboveground net primary productivity of a beech (*Fagus moesiaca*) forest: A case study of Naousa forest, northern Greece. *Tree Physiology*, 25, 6, 713–722.

ZWEIFEL, R., RIGLING, A., DOBBERTIN, M. (2009): Species-specific stomatal response of trees to drought - A link to vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 20, 3, 442–454.

10. Seznam příloh.

Obrázek 1 - Areál borovice lesní	11
Obrázek 2 - Srovnání průběhu dvou chronologií z údolí Kłodzko (Polsko) a podhůří Krkonoš s průměrnými teplotami za únor-březen.....	15
Obrázek 3 - Korelace chronologie borovice lesní a měsíčních srážek a teplot v regionu Toruń (Polsko).	17
Obrázek 4 A+B - A) 5-ti leté zvýšení přírůstků způsobené vývratem okolních jedinců., B) Závislost množství biomasy na přístupu slunečního záření v %..	21
Obrázek 5 - Schéma kořenového systému borovice lesní.	22
Obrázek 6 - Sklonitostní poměry (A) a topographic wetness index (B) v severní části Kokořínska.	25
Obrázek 7 - Geologické poměry severní části Kokořínska.	26
Obrázek 8 - Průběh průměrných teplot a srážek za období 1901-2019.	27
Obrázek 9 - Rozšíření subkontinentálních borových doubrav na území Česka.	29
Obrázek 10 A+B - A) Odběr Presslerovým nebozesem, B) Ukázka extrahovaného vývrtu.....	33
Obrázek 11 - Letokruhové chronologie severních svahů.....	36
Obrázek 12 - Letokruhové chronologie plošin	38
Obrázek 13 - Letokruhové chronologie jižních svahů.	39
Obrázek 14 - Letokruhové chronologie údolí.....	41
Obrázek 15 - Vysvětlená variabilita indexu produktivity stanoviště (PI) mezi jednotlivými kategoriemi ploch... ..	43
Obrázek 16 - Vysvětlená variabilita na PC1 dle analýzy hlavních komponent na úrovni ploch.	48
Obrázek 17 - Skóry chronologií na PC1 a PC2 dle analýzy hlavních komponent.	48
Obrázek 18 - Zátěže na PC2 na úrovni chronologií.	49
Obrázek 19 - 1 SS.	57
Obrázek 20 - 2 PL.	57
Obrázek 21 - 4 PL.	57
Obrázek 22 - 5 PL.	57
Obrázek 23 - 3 JS.....	57
Obrázek 24 - 7 SS	57
Obrázek 25 - 6 UD.....	58
Obrázek 26 - 9 SS.	58
Obrázek 27 - Pozice 9 SS v PP Stříbrný vrch.	58
Obrázek 28 - 8 JS.....	58
Obrázek 29 - Pozice 8 JS na úbočí Vlhoště.	58
Obrázek 30 - 10 SS.	58
Obrázek 31 - 12 SS.	58
Obrázek 32 - 13 PL.	59
Obrázek 33 - 14 UD.....	59
Obrázek 34 - 15 JS.....	59
Obrázek 35 - 11 PL.	59
Obrázek 36 - 16 JS.....	59
Obrázek 37 - 17 UD.....	60
Obrázek 38 - 18 UD.....	60
Obrázek 39 - 19 JS.....	60
Obrázek 40 - 20 UD.....	60
Tabulka 1 - Významné letokruhové signatury u borovice lesní v lokalitě Krauchtal (Švýcarsko) za období 1934-1986 a zaznamenané extrémní výkyvy počasí.	13
Tabulka 2 - Specifické znaky chronologií.	31
Tabulka 3 - Post hoc testy významnosti rozdílů indexu produktivity stanoviště (PI) mezi jednotlivými kategoriemi ploch.	43
Tabulka 4 - Vysvětlená variabilita na první (PC1) a druhé (PC2) hlavní komponentě.....	46
Tabulka 5 - Post hoc testy významnosti rozdílů vysvětlené variability na PC1 mezi jednotlivými kategoriemi ploch.....	47

Tabulka 6 - Post hoc testy zátěží na PC2 mezi jednotlivými kategoriemi chronologií.....	49
Příloha A - Korelace klimatických proměnných – severní a jižní svahy.....	přiložené desky
Příloha B - Korelace klimatických proměnných – plošiny a údolí.	přiložené desky