

Dlouhodobé změny subalpínské vegetace svahu Petrových kamenů v Hrubém Jeseníku

Long-term changes in subalpine vegetation on the hill-side of Mt. Petrovy kameny in the Hrubý Jeseník Mts.

MIROSLAV ZEIDLER, BARBORA CHMELINOVÁ, MAREK BANAS & MARTINA LEŠKOVÁ

Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta Univerzity Palackého, Tř. Svobody 26, CZ-771 46 Olomouc, zeidler@prfnw.upol.cz, bara.chmel@gmail.com, banas@prfnw.upol.cz, martinalesinka@centrum.cz

Abstract: The present composition of the central Europe alpine vegetation has undergone a series of changes during the past decade. One of the reasons is direct, as well as indirect, anthropogenic impact. The alteration process of plant composition in alpine tundra of the East Sudeten Mts. has only been mentioned in several studies. A part of the subalpine area of Mt. Petrovy kameny (NE slope) in the Hrubý Jeseník Mts. (Czech Republic) became the model territory and the second half of the 20th century was chosen for a complex study of vegetation changes. A comparison was made for seven vegetation types, for which vegetation relevés were collected. The vegetation changes were evaluated based on the status during three time periods: the 1950s, the 1980s–90s and the beginning of the 21st century (2009). The specific plant species cover shifts in communities were indicated for each time period. The general changes detected are described as a gentle vegetation development after the termination of livestock grazing in the 1950s. Vegetation shifts induced by environmental chemistry changes were followed as a consequence of industry emission impact in the 1980s–90s. Vegetation composition shifts are a consequence of the reactions of each particular plant species as a functional entity. For the more accurate prediction of the subsequent development of plant communities and to establish the management principles, a direct assessment of the changes to abiotic factors in the environment and the specific responses of particular species are necessary. There is need for long-term monitoring of the territory because of great significance of the alpine communities and the importance of the protected area.

Keywords: alpine vegetation, Hrubý Jeseník Mts., Petrovy kameny, vegetation changes

Abstrakt: Současná alpská vegetace ve střední Evropě prošla v posledních dekadách řadou změn. Příčinou jsou mimo jiné jak přímé, tak nepřímé antropogenní vlivy. Vegetační změny alpské tundry ve Východních Sudetech zmiňuje jen několik studií. Právě proto se práce zaměřuje na rekonstrukci a analýzu změn vegetace na modelovém území – severovýchodním svahu pod Petrovými kameny v Hrubém Jeseníku. Sledovaným obdobím vývoje vegetace je perioda od poloviny 20. století do r. 2009. Na zájmovém území bylo vylišeno sedm vegetačních jednotek, pro které byly shromážděny dostupné historické vegetační snímky a zároveň provedeno nové fytoecologické snímkování. Hodnocení změn celkového druhového složení vegetace v čase bylo zpracováno pro tři časová období – polovina 20. stol., 80.–90. léta a počátek 21. stol. (r. 2009). Vegetační změny lze na základě pokrývnosti některých druhů cévnatých rostlin charakterizovat jako pozvolný vývoj po odeznění pastvy následovaný vegetačními posuny indukovanými změnou chemismu prostředí v kombinaci s nepřímými antropogenními vlivy. Další zpřesnění predikce vývoje sledovaných vegetačních jednotek v čase a nastavení managementových zásad je možné na základě přímého měření změn abiotických faktorů prostředí a konkrétních reakcí jednotlivých rostlinných druhů. S ohledem na význam alpských společenstev i zájmového území je žádoucí dlouhodobý monitoring.

Klíčová slova: alpínská vegetace, Hrubý Jeseník, Petrovy kameny, změny vegetace

Nomenklatura: druhy KUBÁT et al. 2002, společenstva CHYTRÝ 2010

Úvod

Subalpínská a alpínská vegetace střední Evropy je utvářena působením přírodních a antropogenních faktorů, jejichž intenzita a charakter se v průběhu času měnily. Mezi abiotické faktory patří hlavně topografie, vlastnosti půdy a substrátu, vliv vlhkosti a mikroklimatických charakteristik (BARRIO et al. 1997, BAŠNOU et al. 2009). Kromě přirozených biotických i abiotických faktorů prostředí je zásadní historický vývoj území spojený s různými typy přímo a nepřímo působících antropogenních vlivů (KÖRNER 1999). Z lidského pohledu jsou změny přírodních faktorů relativně pomalé na rozdíl od výrazně rychleji působících antropogenních změn, jež mohou nabývat významu i v dlouhodobějším kontextu. Antropogenní změny často vedou ke změnám chemických, geochemických a biologických procesů a cyklů (CO₂, eutrofizace, kyselá dešť), případně se týkají managementu rostlinných společenstev (BARRY 1990, MESSERLI & IVES 1997, KÖRNER 2000).

K významným antropogenním vlivům, kterými byla dotčena alpínská a subalpínská vegetace střední Evropy včetně Vysokých Sudet, patří pastva a travení (KLIMEŠ & KLIMEŠOVÁ 1991, JENÍK & HAMPEL 1992). Výsledky sledování alpských luk ukazují, že pastva a zvyšování trofie prostředí (hnojení), včetně jejich časoprostorových kombinací, významným způsobem ovlivňuje diverzitu vyšších rostlin (PIESSENS et al. 2006, SPIEGELBERGER et al. 2006).

Dobytek ovlivňuje dynamiku alpínských trávníků třemi zásadními způsoby: odstraňováním biomasy, depozicí trusu a sešlapem (KÖHLER et al. 2004). Při odpovídajícím řízení pastvy nedochází k negativním vlivům na vegetaci a dokonce může dojít ke zvýšení biologické bohatosti (KÖRNER 1995). V důsledku kombinace zmíněných faktorů dochází ke stimulaci ploškové dynamiky. Naopak po vyloučení pastvy jsou kvetoucí druhy rostlin úspěšně potlačovány a vzrůstá podíl vysokých nitrofilních i travinných druhů ve vegetaci (KLIMEŠ & KLIMEŠOVÁ 1991, KRAHULEC et al. 1994, KRAHULEC et al. 2001, DULLINGER et al. 2003).

K nepřímým antropogenním vlivům patří především takové, které ovlivňují složení atmosféry a v konečném důsledku i klimatické parametry. Depozice dusíku v alpínském prostředí a její vliv na zdejší společenstva nebyly do relativně nedávné doby předmětem vědeckých studií (BOBBINK et al. 1998, FREMSTAD et al. 2005). Jednotlivá společenstva alpínské tundry se od sebe mohou lišit nároky na koncentraci dusíku v prostředí (BJORK et al. 2007), přičemž značná část zmíněných druhů je považována za stres tolerantní (*sensu* GRIME 1979). Jistou představu o některých změnách druhového složení lučních porostů pod vlivem změněné trofie v alpínských polohách Sudet máme z Krkonoš (SKÁLOVÁ et al. 2000, HEJCMAN et al. 2007, HEJCMAN et al. 2009, HEJCMAN et al. 2010, KLAUDISOVÁ et al. 2009), avšak v oblasti Hrubého Jeseníku podobné studie chybí.

Během posledních 100 let byl v evropských pohóřích rovněž prokázán trend zvyšujících se teplot vzduchu (GŁOWICKI 1997). Lze očekávat, že oteplování klimatu vyvolá změnu řady navzájem propojených složek alpínského prostředí. V souvislosti s oteplováním klimatu je vhodné zdůraznit změny některých fyzicko-geografických faktorů, jako jsou změny v rozložení srážkové činnosti, změny v hloubce a délce trvání sněhové pokrývky včetně změn některých půdních parametrů (MESSERLI & IVES 1997, GRELLMANN 2002). Důsledkem budou i změny v růstových parametrech a bohatosti rostlinných druhů v alpínských společenstvech (KÖRNER 2000).

Většina studií řeší dopady změn hospodaření či globálních změn prostředí na arkticko-alpínské ekosystémy jen z oblasti Skandinávie, Alp či severní Ameriky (KULLMAN 2001, STURM et al. 2001, NILSSON et al. 2002, DIRNBÖCK et al. 2003, LESICA & McCUNE 2004, BOWMAN et al. 2006). Dlouhodobé změny alpínského prostředí hercynských středohor střední Evropy

(*sensu* JENÍK & ŠTURSA 2003) a Východních Sudet (KLIMEŠ & KLIMEŠOVÁ 1991, FABISZEWSKI & BREJ 2000) byly doposud řešeny jen omezeně. Zároveň však tyto oblasti patří kvůli své poloze v silně urbanizovaném centru střední Evropy, nevelkému výškovému rozdílu mezi polohou alpské hranice lesa a vrcholovými partiemi (TREMEL & BANAŠ 2000) a malé rozloze alpského bezlesí k jednomu z nejvíce ohrožených ekosystémů v Evropě. Modelovou lokalitou pro hodnocení dlouhodobých změn subalpínské a alpské vegetace se stala lokalita Petrovy kameny v Hrubém Jeseníku, kde je možné dohledat záznamy historických vegetačních snímků až do 50. let 20. století.

Cílem této práce je rekonstrukce a analýza změn vegetace v modelovém území od poloviny 20. století do r. 2009.

Metodika

Studované území

Zájmové území se nachází v severovýchodní části České republiky, v nejvyšších partiích Hrubého Jeseníku, který je druhým nejvyšším pohořím hercynských středohor střední Evropy (JENÍK & ŠTURSA 2003). Konkrétním územím zájmu je severovýchodní svah Petrových kamenů (1448 m n. m.) ležící v subalpínském a částečně alpínském stupni (JENÍK 1972) nad recentní alpínskou hranicí lesa (TREMEL & BANAŠ 2000). Rozsah nadmořských výšek území činí cca 1300–1430 m n. m., průměrný sklon svahu je 18° a plocha zájmového území činí 6,8 ha.

Uvedené území je lidskou činností ovlivňováno již minimálně od 14. století (HOŠEK 1972), pravidelná pastva a travaření jsou doloženy nejspíše ze 17. století (KLIMEŠ & KLIMEŠOVÁ 1991). Působení pastvy a travaření zde bylo postupně ukončeno po druhé světové válce (HOŠEK 1972, 1973, JENÍK & HAMPEL 1992). Na pastvu zde již v uvedené době bylo nahlíženo jako na negativní faktor, který poškozují cenné druhy hlavně kolem vrcholové skály (DEYL 1950).

Od poloviny 20. století je okolí Petrových kamenů také rekreačně využíváno (BANAŠ & HOŠEK 2004). Navíc ve druhé polovině 20. století byly nejvyšší partie hercynských středohor, včetně Hrubého Jeseníku, postiženy silným industriálním znečištěním způsobeným spalováním hnědého uhlí (FABISZEWSKI & BREJ 2000, HRUŠKA & CIENCIALA 2001, JUSSY et al. 2004, BOHLMANN et al. 2005). Rostlinná společenstva se tak ocitla během relativně krátké doby ve zcela odlišných abiotických podmínkách, kdy došlo ke kombinaci acidifikace a eutrofizace (VACEK & MATĚJKA 1999, FABISZEWSKI & BREJ 2000). V posledních desetiletích je nutné uvažovat také globální změny klimatu (WATSON et al. 2001).

Výběr rostlinných společenstev, sběr dat

Pro účely vegetačního mapování bylo vylišeno sedm mapovacích jednotek. Všechna druhová jména rostlin byla sjednocena podle nomenklatury Kubáta (KUBÁT et al. 2002) a systém vegetačních jednotek včetně jejich popisu vychází z aktuálního zpracování vegetace ČR (CHYTRÝ 2010). Subalpínské vysokostébelné travníky s *Calamagrostis villosa* – asociace *Crepido conyzifoliae-Calamagrostietum villosae* (CRE–CAL) se vyskytují na chráněných částech reliéfu. Půdy jsou zpravidla sušší, hluboké, bohaté na živiny a obsah humusu. Subalpínské vysokostébelné travníky s *Deschampsia cespitosa* – asociace *Violo sudeticae-Deschampsietum cespitosae* (JENÍK et al. 1980, KOČI 2001) (VIO–DES) se vyskytují zejména v terénních depresích (včetně některých bývalých pěšin), na chráněných místech a v okolí pramenišť. Půdy na těchto stanovištích jsou zpravidla hluboké a vlhké. Subalpínské kapradinové nivy s *Athyrium distentifolium* – asociace *Adenostylo alliariae-Athyrietum distentifolii* (ADE–ATH) se vyskytují na chráněných, zastíněných, vlhkých

místech s déle vytrvávající sněhovou pokrývkou v okolí alpské hranice lesa. Směrem níže plynule přechází do horského smrkového lesa. Subalpínská brusnicová vegetace s *Vaccinium myrtillus* – asociace *Festuco supinae-Vaccinietum myrtilli* (ŠMARD 1950) (FES–VAC) se vyskytuje mozaikovitě v blízkosti alpské hranice lesa a na konvexních částech reliéfu v subalpínském až alpínském stupni. Porosty jsou v zimě kryty dostatečně silnou vrstvou sněhové pokrývky. Půdy jsou různě hluboké. Subalpínské havezové nivy s *Adenostyles alliariae* – asociace *Ranunculo platanifolii-Adenostyletum alliariae* (KRAJINA 1933 – DÚBRAVCOVÁ & HADAČ ex KOČI 2001) (RAN–ADE) se vyskytují na svazích mírnějších sklonů s převážující SV orientací. Zpravidla osidlují konkávní tvary reliéfu, kde je vysoká vlhkost a v zimě se zde akumulují velké vrstvy sněhu. Půdy jsou bohaté na živiny, ale nejsou příliš hluboké. Vykoukané alpínské trávníky s *Avenella flexuosa* – asociace *Cetrario-Festucetum supinae* (JENIK 1961) (CET–FES) se vyskytují v exponovaných deflačních partiích s nízkou sněhovou pokrývkou v průběhu zimy na přechodu subalpínského a alpínského stupně a zejména v alpínském stupni. Půdy v těchto porostech jsou zpravidla mělké, kamenité, vysychavé, s nízkým obsahem živin. Subalpínské krátkostébelné trávníky s *Nardus stricta* – asociace *Thesio alpini-Nardetum* (THE–NAR) se vyskytují zejména v okolí pramenišť a na místech s prosakující povrchovou vodou. V území jsou častější druhotné, druhově chudé porosty, vyskytující se zpravidla na sušších částech zarůstajících pěšin.

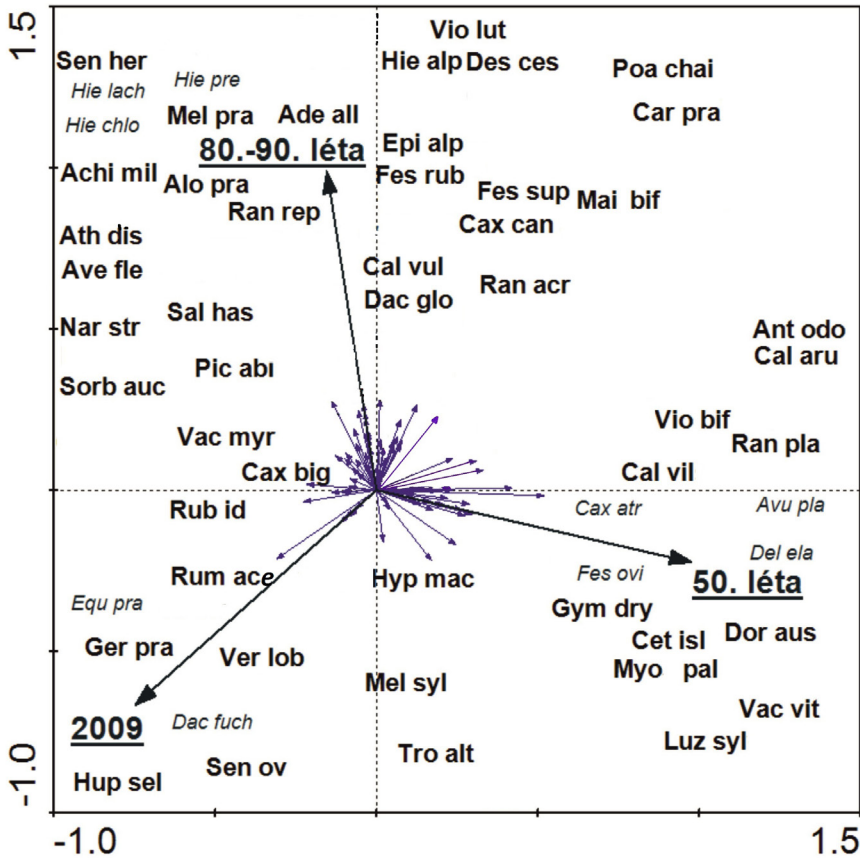
Dostupná data o vegetaci z různých období byla v podobě vegetačních snímků zaznamenána a tříděna s programovým vybavením Turboveg for Windows 2.07 (HENNEKENS & SCHAMINÉE 2001). Přestože první vegetační záznamy ze zájmového území pocházejí z 19. století (SCHAUER 1840, WIMMER 1840, GRABOWSKI 1843), pro studii jsou využívána data pozdější, především kvůli většímu počtu snímků v periodě. Nejstarší použité snímky pocházejí od Lause (LAUS 1927), Šmardy a Deyla (ŠMARD 1950, DEYL nepubl.). Střední pozorovaný časový úsek zastupují data Bureše a Burešové (BUREŠ & BUREŠOVÁ 1989, 1990), popřípadě Klimeše a Klimešové (KLIMEŠ & KLIMEŠOVÁ 1991). Nejnovější data byla snímkována v roce 2009. Data byla doplněna o snímky z České národní fytoecologické databáze (CHYTRÝ 1997).

Pokryvnost vegetačních snímků ze všech vymezených vegetačních jednotek byla sjednocena převedením do stupnice van der Maarela (VAN DER MAAREL 2005). Velikost snímků a počet snímků v rámci sledovaných období byl v závislosti na autorovi rozdílný. Nejmenší snímky měly velikost 4 m², největší byly velikosti 60 m².

Hodnocení změn celkového druhového složení studovaného území v čase bylo testováno ($\alpha = 0,05$) pomocí redundanční analýzy (RDA) v programu CANOCO 4.5 (TER BRAAK & ŠMILAUER 2002). Vysvětlovanou proměnnou byly všechny druhy vyskytující se na lokalitě a vysvětlující proměnnou byl čas kódovaný do tří dummy proměnných (50. léta, 80.–90. léta a rok 2009) a jako kovariáty byly použity vegetační typy. Lineární technika byla zvolena za nejvhodnější na základě předběžné DCA analýzy (délka gradientu 2,998 pro první osu). Statistická významnost byla testována Monte Carlo permutačním testem s 499 permutacemi ($\alpha = 0,001$). Pro grafické znázornění vybraných Ellenbergových hodnot bylo použito programu Microsoft Excel 2010. Přepočten na stejný počet vegetačních snímků byl proveden na základě lineární regrese. Protože pouze u některých snímků je známa přesná lokalizace, nemohlo dojít k porovnání vývoje společenstev na lokalitě jako navzájem interagujících jednotek. Pro srovnání změn rostlinných druhů ve společenstvu byla společenstva použita jako kovariáty prostředí.

Výsledky

Na základě výstupů mnohorozměrné analýzy (RDA) lze konstatovat průkazné rozdíly v pokryvnosti rostlinných druhů během času a přeneseně pak změny managementu a působících faktorů prostředí v čase (obr. 1). Z grafického výstupu analýzy je zřejmé,

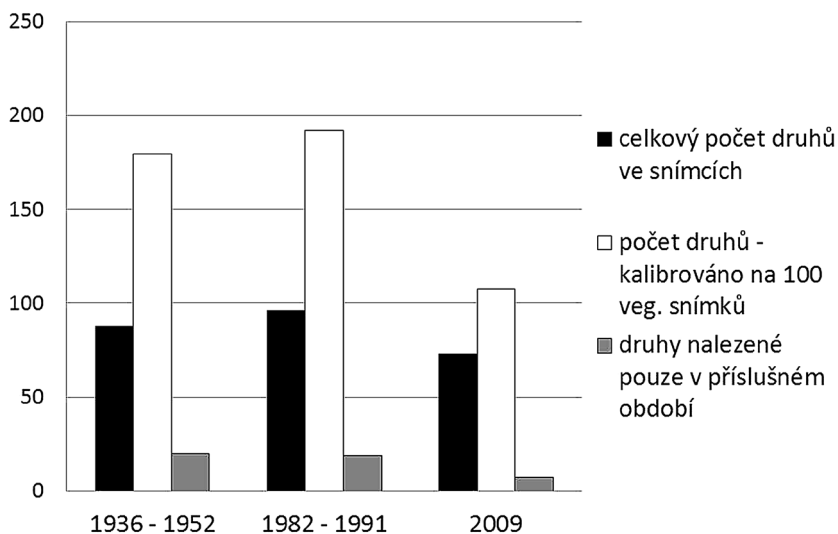


Obr. 1. Grafický výstup RDA testující rozdíl druhového složení v čase. (Monte Carlo permutační test první kanonické osy: $F = 7,300$; $p = 0,001$ a test všech kanonických os: $F = 5,547$; $p = 0,001$) Tučně – druhy s vyšší silou testu. **Kódy druhů:** Achi mil – *Achillea millefolium*, Ade all – *Adenostyles alliariae*, Alo pra – *Alopecurus pratensis*, Ant odo – *Anthoxanthum odoratum*, Ath dis – *Athyrium distentifolium*, Ave fle – *Avenella flexuosa*, Avu pla – *Avenula planiculmis*, Cal aru – *Calamagrostis arundinacea*, Cal vil – *C. villosa*, Cal vul – *Calluna vulgaris*, Car pra – *Cardamie pratensis*, Cax atr – *Carex atrata*, Cax big – *C. bigelowii*, Cax can – *C. canescens*, Cet isl – *Cetraria islandica*, Dac glo – *Dactylis glomerata*, Dac fuch – *Dactylorhiza fuchsii*, Del ela – *Delphinium elatum*, Des ces – *Deschampsia cespitosa*, Dor aus – *Doronicum austriacum*, Epi alp – *Epilobium alpestre*, Equ pra – *Equisetum pratense*, Fes ovi – *Festuca ovina*, Fes rub – *F. rubra*, Fes sup – *F. supina*, Ger pra – *Geranium pratense*, Gym dry – *Gymnocarpium dryopteris*, Hie alp – *Hieracium alpinum*, Hie chlo – *H. chlorocephalum*, Hie lach – *H. lachenalii*, Hie pre – *H. prenanthoides*, Hup sel – *Huperzia selago*, Hyp mac – *Hypericum maculatum*, Luz sylv – *L. sylvatica*, Mai bif – *Maianthemum bifolium*, Mel pra – *Melampyrum pratense*, Mel syl – *M. sylvaticum*, Myo pal – *Myosotis palustris*, Nar str – *Nardus stricta*, Pic abi – *Picea abies*, Poa chai – *Poa chaixii*, Ran acr – *Ranunculus acris*, Ran pla – *R. platanifolius*, Ran rep – *R. repens*, Rub id – *Rubus idaeus*, Rum ace – *Rumex acetosa*, Sal has – *Salix hastata*, Sen her – *Senecio hercynicus*, Sen ov – *S. ovatus*, Sorb auc – *Sorbus aucuparia*, Tro alt – *Trollius altissimus*, Vac myr – *Vaccinium myrtillos*, Vac vit – *V. vitis-idaea*, Ver lob – *Veratrum album* subsp. *lobelianum*, Vio bif – *Viola biflora*, Vio lut – *V. lutea* subsp. *sudetica*.

Fig. 1. RDA diagrams showing species shifts during time periods (Monte Carlo test of significance of first canonical axis: F -ratio = 7.300; P -value = 0.001 and significance of all canonical axes: $F = 5.547$; $P = 0.001$). Bold – species with higher power of the test. For species abbreviations see above.

že do posledního časového období je situován rozvoj pouze několika málo druhů jako je *Geranium pratense*, *Rumex acetosella*, *Dryopteris dilatata*, *Veratrum lobelianum*, *Rubus idaeus*. Naopak je patrné, že většina zaznamenaných druhů vykazuje vazbu na starší časová období, tj. 80.–90. a 50. léta a rozvoj většiny druhů je vázán právě do rozmezí těchto dvou časových období. S obdobím 80.–90. let je svázán rozvoj řady druhů, včetně edifikátorů některých sledovaných vegetačních jednotek. Jedná se např. o druhy *Adenostyles alliariae*, *Calluna vulgaris*, *Athyrium distentifolium*. K nejstaršímu období 50. let vykazují vazbu druhy jako *Vaccinium vitis-idaea*, *Bistorta major*, *Calamagrostis villosa*, *Cetraria islandica*. Rozvoj řady druhů není jednoznačně spjatý s určitým obdobím, jedná se např. o dřeviny (*Picea abies*, *Sorbus aucuparia*) nebo druh *Vaccinium myrtillus*, jejichž rozvoj je vázán na pomezí období 80.–90. let a počátku 21. století (r. 2009).

Celkový počet druhů nalezených na plochách v roce 2009 významně poklesl oproti předchozím letům. Rozdíl po přepočtu na stejný počet snímků (obr. 2) pomocí lineární regrese je průkazný ($p << 0,001$). Z porovnání Ellenbergových indikačních hodnot (ELLENBERG et al. 1992) jednotlivých druhů vyplývá, že dochází k určitým posunům v zastoupení druhů z hlediska jejich nároků na podmínky prostředí (obr. 3). Zdálnivý procentuální nárůst druhů s nižšími nároky na dusík v půdě je dán nižším počtem druhů rostlin ve snímcích a nemusí odrážet skutečné změny koncentrace prvku v prostředí.



Obr. 2. Počet druhů pro jednotlivá časová období, přepočten na stejný počet snímků byl proveden pomocí lineární regrese.

Fig. 2. Number of species for each time period, the conversion of the same number of relevés was performed using linear regression.

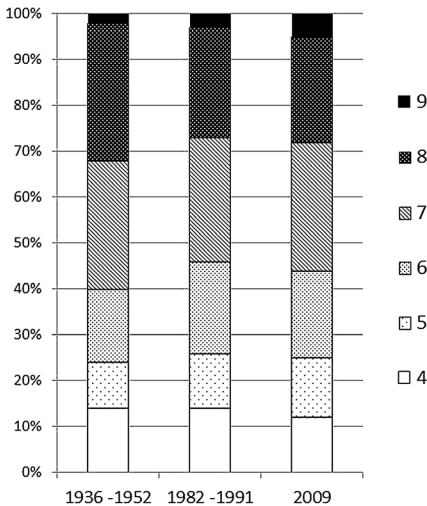
Diskuse

Výsledky provedené studie změn vegetace z oblasti Petrových kamenů v Hrubém Jeseníku, které byly založené na analýze pokryvnosti druhů ve vegetačních snímcích z různých časových období, dokládají řadu změn ve vegetačních jednotkách. K uvedeným

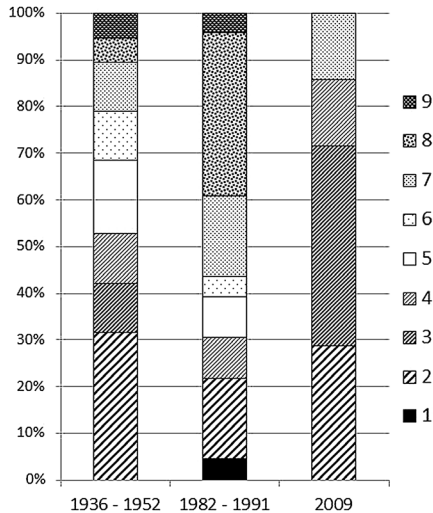
změnám došlo během cca šedesátiletého období od poloviny 20. do počátku 21. století. Z výsledků je patrná vazba některých druhů vyšších rostlin na určité časové období a je tak zdůrazněna trajektorie změn v čase. Na základě komplexního zhodnocení změn tak lze vytvořit ucelený obraz dlouhodobého vývoje vegetace v zájmovém území.

Naše zjištění dokládají, že všechna tři sledovaná časová období jsou specifická svou vegetační kompozicí a zároveň dochází k posunům druhové pokrývnosti mezi sledovanými periodami. Příčiny uvedených změn je nutné spatřovat v jedinečné kombinaci ekologických faktorů působících v konkrétním časovém období. Složení druhů ve snímcích z **50. let 20. století** je ovlivněno dřívější pastvou, která na zájmovém území ustala krátce po druhé světové válce (HOŠEK 1972, 1973). Pozitivně s tímto časovým obdobím korelují druhy *Cetraria islandica*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Luzula sylvatica* nebo *Doronicum austriacum*. Vliv pastvy lze chápat jako snížení zápoje rostlin, rozvolnění porostu a usměrnění koloběhu některých prvků.

Ellenbergovy hodnoty L – závislost druhů na světelných podmínkách



Ellenbergovy hodnoty N – závislost druhů na obsahu dusíku v půdě



Obr. 3. Rozdělení vybraných Ellenbergových hodnot pro vlastnosti prostředí u druhů. Hodnota L pro závislost druhů na světelných podmínkách prostředí (1 – stinné rostliny, 9 – rostliny rostoucí v plném oslunění). Hodnota N pro závislost druhů na obsahu dusíku v půdě (1 – půdy chudé na dusík, 9 – půdy bohaté na dusík).

Fig. 3. Distribution of selected Ellenberg values for the properties of the environment for the species. The value of L for species dependence on light conditions (1 – shade tolerant plants, 9 – direct light plants). The value of N for the dependence of the species on the nitrogen in the soil (1 – nitrogen poorest soil, 9 – nitrogen rich soil).

Na rozvolnění zápoje často pozitivně reagují především druhy konkurenčně slabé, v horských oblastech za ně mohou být považovány mechy a lišejníky (PEARCE et al. 2003, VAN DER WAL et al. 2003, FREMSTAD et al. 2005). Podle Körnera (KÖRNER 2000) na extenzivní pastvu pozitivně reagují alpská společenstva svou druhovou diverzitou. Druhová diverzita je v takovém případě stimulována ploškovou dynamikou, kdy se v místě přítomnosti dobytka místně zvyšují trofické podmínky společně s mechanickým narušováním, odstraňováním

nadzemní biomasy a chuťovou selekci (KÖHLER et al. 2004). Na rozdíl od nepasených a nekosených společenstev nejsou živiny poutány v biomase, ale dostupné rostlinným druhům (BERENDSE 1985, PÁTKOVÁ & KRAHULEC 1997). Za takových podmínek jsou zvýhodňovány hemikryptofyty s obnovovacími meristémy nízkou nad půdním povrchem a v neposlední řadě i některé lišejníky (v tomto případě *Cetraria islandica*), jež jsou schopné rychlé regenerace (TØMMERVIK et al. 2012).

Společně s přibýváním trav se v období pastevectví v Krkonoších zvyšoval i podíl některých širokolistých druhů, a to navzdory tomu, že některé z nich jsou selektivně spásány (*Adenostyles alliariae*, *Veratrum lobelianum*). V našem případě havez česnáčková (*Adenostyles alliariae*) vykazuje jednoznačnou vazbu až na období po odeznění pastvy, tj. 80.–90. léta. Kýchavice lobelova (*Veratrum lobelianum*) dokonce zvyšuje svou pokryvnost až s počátkem 21. století. Rozdíl mezi těmito dvěma jevy může být mimo jiné připisován populaci kamzíka horského, který je v Hrubém Jeseníku nepůvodním druhem (BUREŠ et al. 1987, BUREŠ 2013). Kýchavice lobelova (*Veratrum lobelianum*) reaguje na okus zvýšenou regenerací stávajících rostlin a zvýšením podílu vegetativního rozmnožování, a proto počet jedinců na lokalitě může narůstat (KLEIJN & STEINGER 2002).

Období 80.–90. let v sobě agreguje stopy vyznívající pastvy a nástup převažujícího vlivu nepřímých antropogenních zásahů. Toto období je svázáno s vyšší druhovou diverzitou rostlin v území, která je tvořena druhy širokolistými (např. *Adenostyles alliariae*, *Senecio hercynicus*, *Hieracium alpinum*, *H. lachenalii*, *H. prenanthoides*, *Ranunculus repens*, *Viola lutea* aj.) i druhy graminoidními (např. *Deschampsia cespitosa*, *Festuca rubra*, *F. supina*, *Avenella flexuosa*, *Dactylis glomerata*, *Alopecurus pratensis*). V období 80.–90. let vrcholily vlivy industriální činnosti. Především hodnoty depozice ve vodě rozpustných forem dusíku, jež jsou dosud mnohonásobně vyšší než v pre-industriálním období (BOWMAN et al. 2006, KÖRNER 2000), společně se sloučeninami síry významným způsobem zasáhly do chemismu většiny ekosystémů (RODHE et al. 1995). Zvýšená depozice dusíku je udávána také z nejvyšších partií Sudet. Konkrétně je udáván celkový roční spad dusíku v alpských polohách Krkonoš a Králického Sněžníku ve výši cca 50 kg/ha (SOUKUPOVÁ et al. 1995, FABISZEWSKI & BREJ 2000). Stav ovzduší se ve většině případů zřetelně odráží ve zvýšeném obsahu trofie, snížení pH a dalších navazujících změnách půdního prostředí (SHEVTSOVA & NEUVONEN 1997, HRUŠKA & CIENCIALA 2001, GRELLMANN 2002).

V posledních dekádách a především na konci 20. století začínají ve střední Evropě nabývat na významu nepřímé antropogenní vlivy. Časové **období počátku 21. století** je z hlediska diverzity jednotlivých vegetačních jednotek i diverzity celkové jednoznačně druhově nejchudší. Toto období je typické minimální intenzitou disturbančních vlivů. Během dalšího vývoje lze očekávat nárůst pokryvnosti některých druhů rostlin. Mezi takové zřejmě budou patřit jak byliny (*Avenella flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Festuca supina*), tak dřeviny (*Picea abies*, *Sorbus aucuparia*). Naopak lze očekávat ústup konkurenčně slabších druhů, mechorostů a lišejníků (PEARCE et al. 2003, VAN DER WAL et al. 2003, FREMSTAD et al. 2005).

V posledním sledovaném období dochází i k nárůstu ruderalizace prostředí, kterou indikují druhy *Rubus ideaus*, *Rumex acetosella*, *Senecio ovatus* nebo *Equisetum pratense*. Tento jev lze vysvětlit zejména vysokým spadem dusíku ve srážkách. Odezva rostlin na zvýšenou depozici některých prvků může být opožděná (GRABHERR et al. 1995) a reakce se často odvíjí od funkčního typu jednotlivých druhů (SHAVER & KUMMEROW 1992).

Poslední sledované časové období je navíc spojeno s nárůstem některých ochranných významnějších druhů jako je *Gentiana punctata* nebo *Dactylorhiza fuchsii*. *Gentiana punctata* je druhem, který byl dříve hojně sbírán jako léčivá droga a nikdy nebyl pěstován v nižších

polohách, proto jeho výskyt nebyl hojný (BUREŠ 2013). Zvýšení početnosti druhu *Dactylorhiza fuchsii* je naopak způsobeno zvýšeným výskytem tohoto druhu na ruderalizovaných místech, kam se samovolně šíří (BUREŠ 2013). Šíření druhů ohrožených, zvláště pak orchidejí, do ruderalizovaných ploch je pozorováno v posledních několika letech i jinde ve střední Evropě, tento fenomén byl například popsán u druhu *Epipactis helleborine* (WITTIG & WITTIG 2007).

Nejvýraznější změnou na sledovaných plochách je celkový úbytek druhů. Trendem ve vývoji je unifikace rostlinných společenstev spojená s nárůstem pokryvnosti druhů dominantních oproti druhům vzácným. Na sledovaných plochách například vymizely druhy *Avenula planiculmis*, *Anemone narcissiflora*, *Dactylorhiza malucata* nebo *Coeloglossum viride*.

Zjištěné výsledky za tři časová období lze s přihlédnutím k uvedeným vlivům, které v území působily, interpretovat jako pozvolný sukcesní vývoj po odeznění pastvy střídaný vegetačními posuny indukovanými změnou chemismu. V posledních dekádách nelze pominout globální změny, které se dotýkají i středoevropského prostoru (GLOWICKI 1997, IPCC 2014) a ovlivňují toky látek. Podobně jako u jiných studií (např. GUISSAN et al. 1995, BOBBINK et al. 1998, MOLAU & ALATALO 1998, DUBICKA & GLOWICKI 2000, KRAHULEC et al. 2001) naznačují naše výsledky vazbu určitých druhů k dané časové periodě způsobenou vlivem jedinečné kombinace abiotických faktorů prostředí v jednotlivých obdobích a dále trend k postupnému snižování diverzity.

Posuny ve vegetaci zjištěné během několika dekád zároveň potvrzují relativně rychlou dynamiku změn alpské vegetace (PAULI et al. 2012), ke které v tomto případě navíc dochází v prostoru nejprůsáhlejší ochrany (národní přírodní rezervace, I. zóna CHKO). Jak je z našich výstupů patrné, v alpských společenstvech působí jevy, které se mohou během času lišit svou intenzitou nebo mít kumulativní efekt. Vzniká tak komplex faktorů, na něž reagují konkrétní rostlinné druhy a v důsledku toho dochází ke změnám na úrovni celé vegetační jednotky.

Některé aspekty vhodného managementu v mnoha ohledech přesahují možnosti územních orgánů ochrany přírody, protože zmiňované jevy přesahují regionální úroveň a mají spíše celorepublikový či evropský kontext. I přesto lze formulovat několik hlavních zásad managementu alpské tundry, jež doporučujeme vzít do úvahy při přípravě budoucích plánů péče chráněných území: Nedoporučujeme masivnější managementovou intervenci do biocenóz alpské tundry ve smyslu návratu ke „starým časům“, např. znovuoobnovení pastvy či sečení na rozsáhlejších plochách. Původní způsoby hospodaření – pastvu a travení – lze experimentálně realizovat na malých plochách. Dopady těchto způsobů hospodaření je nezbytné sledovat a vyhodnocovat za použití standardních metodik ekologického výzkumu. V případě, že se na vymezených cenných biotopech alpské tundry projeví ve zvýšené míře tendence unifikace prostředí a zvýšeného zastoupení konkurenčně zdatných druhů zásadně měnících charakter prostředí, je třeba provést cílené intervence (např. mechanické odstranění konkurenčně zdatných edifikátorů). V opodstatněných případech bude žádoucí přistoupit k vytvoření konzervačních programů pro ochránářsky významné alpské druhy, jejichž zastoupení bude omezené a jejichž populační početnost bude mít ve společenstvech dlouhodobě klesající tendenci.

Další zpřesnění našich závěrů a predikce vývoje v následujících dekádách jsou možné na základě přímého měření změn abiotických faktorů prostředí a konkrétních reakcí jednotlivých rostlinných druhů, a to i na základě manipulativních experimentů. S přihlédnutím k ochránářskému významu alpských druhů a celého zájmového území (kategorie NPR) je žádoucí dlouhodobý monitoring sledovaných společenstev a jejich druhové kompozice.

Summary

Vegetation relevés from three time periods were collected as a base for an analysis of alpine vegetation changes during the last several decades. A part of the subalpine area of Mt. Petrovy kameny (NE slope) in the Hrubý Jeseník Mts. (Czech Republic) was chosen as the model territory. The results of RDA analysis documented the plant species shifts and their connection with time periods of the 1950s, the 1980s–90s and the beginning of the 21st century (2009). The differences between the species shifts in each period are the result of a specific combination of abiotic factors and changes due to specific management during the period. The area of the model location had been managed as pasturelands since the 15th century. The vegetation and its species composition were influenced by livestock grazing until the middle of the 20th century. There was a distinctively higher presence of weak plant competitors, which was connected with the open vegetation cover and the higher presence of plants with specific ecophysiology. Only traces of the former pasturelands and the influence of indirect anthropogenic impacts increase were evident in the 1980s–90s. Both the 1950s and the 1980s–90s time periods are connected with higher plant species diversity. Nevertheless, the industrial impacts culminated at the end of 20th century. The higher deposition of nitrogen and sulphur compounds was documented from the Sudeten Mountains. The time period of the beginning of the 21st century was characterised by low level of disturbance in the territory and low plant species diversity. The rising cover of nitrophytes and the decrease of slight competitors were identified. Vegetation composition shifts were explained as a consequence of each particular plant species reaction as an ecological functional trait. Hence, direct assessment of the abiotic factors of environment and the responses of particular species are considered a prerequisite for the more accurate prediction of the subsequent development of communities. There is a need for long-term monitoring of the territory because of the valuable alpine communities and the importance of the protected area.

Poděkování

Tento text byl podpořen projektem MŽP SPII2D1/49/07 – Změny alpínských ekosystémů na území KRNP, NPR Králický Sněžník a CHKO Jeseníky v kontextu globálních změn.

Literatura

- BANAŠ M. & HOŠEK J. (2004): Management turismu v nejvyšších polohách Východních Sudet – příkladová studie zpracování plánu péče národní přírodní rezervace Praděd (CHKO Jeseníky). – *Opera Corcontica* 41/2: 515–526.
- BARRIO G., ALVERA B., PUIGDEFABREGAS J. & DIEZ C. (1997): Response of high mountain landscape to topographic variables: Central Pyrenees. – *Landscape Ecology* 12: 95–115.
- BARRY R. G. (1990): Changes in mountain climate and glacio-hydrological responses. – *Mountain Research and Development* 10: 161–170.
- BAȘNOU C., PINO J. & ŠMILAUER P. (2009): Effect of grazing on grasslands in the Western Romanian Carpathians depends on the bedrock type. – *Preslia* 81: 91–104.
- BERENDSE F. (1985): The effect of grazing on the outcome of competition between plant species with different nutrient requirements. – *Oikos* 44: 35–39.
- BJORK R. G., KLEMEDTSSON L., MOLAU U., HARNDORF J., ODMAN A. & GIESLER R. (2007): Linkages between N turnover and plant community structure in a tundra landscape. – *Plant and Soil* 294: 247–261.
- BOBBINK R., HORNUMG M. & ROELOFS J. G. M. (1998): The effects of air-borne nitrogen pollutants on species diversity in natural and semi-natural European vegetation. – *Journal of Ecology* 86: 717–738.

- BOHLMANN N., MEISSNER R., BERNSDORF S., BOHME F., RUSSOW R. & WEGENER U. (2005): Studies of atmospheric nitrogen deposition in a mire of the German National Park Hochharz Mountains using two different methods. – *Water, Air, and Soil Pollution* 168: 17–32.
- BOWMAN W. D., GARTNER J. R., HOLLAND K. & WIEDERMANN M. (2006): Nitrogen critical loads for alpine vegetation and terrestrial ecosystem response: Are we there yet? – *Ecological Applications* 16: 1183–1193.
- BUREŠ L. (2013): Chráněné a ohrožené rostliny CHKO Jeseník. – Agentura Rubico, s.r.o., Olomouc.
- BUREŠ L. & BUREŠOVÁ Z. (1989): Geobotanický průzkum SPR Petrovy kameny. – Ms. [Depon. in: Správa CHKO Jeseníky.]
- BUREŠ L. & BUREŠOVÁ Z. (1990): SPR Petrovy kameny: mapa aktuální vegetace. – Ms. [Depon. in: Správa CHKO Jeseníky.]
- BUREŠ L., BUREŠOVÁ Z. & JENÍK J. (1987): Kamzíci v Jeseníkách z hlediska ochrany přírody. – Ms. [Depon. in: Správa CHKO Jeseníky.]
- DEYL M. (1950): Petrovy kameny. Botanický rozbor. – Ms. [Depon. in: Národní muzeum, Praha.]
- DIRNBÖCK T., DULLINGER S. & GRABHERR G. (2003): A regional impact assessment of climate and land-use change on alpine vegetation. – *Journal of Biogeography* 30: 401–417.
- DUBICKA M. & GŁOWICKI B. (2000): A long-term view on the ecoclimate of the Karkonosze Mountains in the light of complex indices. – *Opera Corcontica* 37: 55–61.
- DULLINGER S., DIRNBÖCK T., GREIMLER J. & GRABHERR G. (2003): A resampling approach for evaluating effects of pasture abandonment on subalpine plant species diversity. – *Journal of Vegetation Science* 14: 243–252.
- ELLENBERG H., WEBER H. E., DÜLL R., WIRTH V., WERNER W. & PAULISSEN D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – *Scripta Geobotanica* 18: 1–258.
- FABISZEWSKI J. & BREJ T. (2000): Contemporary habitat and floristic changes in the Sudeten Mts. – *Acta Societatis Botanicorum Poloniae* 69: 215–222.
- FREMSTAD E., PAAL J. & MÖLS T. (2005): Impacts of increased nitrogen supply on Norwegian lichen-rich alpine communities: a 10-year experiment. – *Journal of Ecology* 93: 471–481.
- GŁOWICKI B. (1997): Wieloletnia seria pomiarów temperatury powietrza na Śnieżce. – In: Sarosiek J. & Štursa J. [eds], *Geoekologiczne problemy Karkonoszy*. Tom 1, pp. 121–125, Acarus, Poznań.
- GRABHERR G., GOTTFRIED M., GRUBER A. & PAULI H. (1995): Patterns and current changes in alpine plant diversity. – In: Chapin F. S. & Körner C. [eds], *Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences*, pp. 167–181, *Ecological Studies* 113, Springer, Berlin.
- GRABOWSKI H. (1843): Flora von Ober-Schlesien und dem Gesenke. – Breslau, ed. Strecker et Schröder.
- GRELLMANN D. (2002): Plant responses to fertilization and exclusion of grazers on an arctic tundra heath. – *Oikos* 98: 190–204.
- GRIME J. P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. – Wiley, Chichester.
- GUISAN A., HOLTEN J. I., SPICHIGER R. & TESSIER L. [eds] (1995): Potential ecological impacts of climate change in the Alps and Fennoscandian mountains. – *Conservatoire et Jardin Botaniques de Genève*.
- HEJCMAN M., KLAUDISOVÁ M., ŠTURSA J., PAVLŮ V., SCHELLBERG J., HEJCMANOVÁ P., HAKL J., RAUCH O. & VACEK S. (2007): Revising a 37 years abandoned fertilizer experiment on *Nardus* grassland in the Czech Republic. – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 118: 231–236.
- HEJCMAN M., KLAUDISOVÁ M., HEJCMANOVÁ P., PAVLŮ V. & JONES M. (2009): Expansion of *Calamagrostis villosa* in sub-alpine *Nardus stricta* grassland: Cessation of cutting management or high nitrogen deposition? – *Agriculture, Ecosystems & Environment* 129: 91–96.
- HEJCMAN M., ČEŠKOVÁ M. & PAVLŮ V. (2010): Control of *Molinia caerulea* by cutting management on sub-alpine grassland. – *Flora* 205: 577–582.
- HENNEKENS S. M. & SCHEMINÉE J. H. J. (2001): Turboveg, a comprehensive data base management system for vegetation data. – *Journal of Vegetation Science* 12: 589–591.
- HOŠEK E. (1972): Vlivy minulosti na přírodu a historické zajímavosti v chráněné krajinné oblasti Jeseníky. – *Campanula* 3: 103–118.
- HOŠEK E. (1973): Vývoj dosavadního hospodaření v nejvyšších polohách Jeseníků a jeho vliv na horní hranici lesa. – *Campanula* 4: 69–81.
- HŘUŠKA J. & CIENCIALA E. [eds] (2001): Dlouhodobá acidifikace a nutriční degradace lesních půd – limitující faktor současného lesnictví. – Ministerstvo životního prostředí, Praha.

- CHYTRÝ M. (1997): Česká národní fytoecologická databáze: počáteční stav a perspektivy. – Zpr. Čes. Bot. Společ. 15: 27–40.
- CHYTRÝ M. [ed.] (2010): Vegetace České republiky. Travinná a keříčková vegetace. – Academia, Praha.
- IPCC (2014): Intergovernmental panel on climate change. Working group II. – <http://www.ipcc-wg2.org/>
- JENÍK J. (1972): Výšková stupňovitost Hrubého Jeseníku: otázka alpínského stupně. – Campanula 3: 45–52.
- JENÍK J. & HAMPEL R. (1992): Die Waldfreien Kammlagen des Altwatergebirges: Geschichte und Ökologie. – Mährisch-Schlesischer Sudetengebirgsverein, Kirchheim/Teck.
- JENÍK J. & ŠTURSA J. (2003): Vegetation of the Giant Mountains, Central Europe. – In: Nagy L. et al. [eds], Alpine biodiversity in Europe, pp. 47–52, Ecological studies, Springer.
- JUSSY J. H., COLIN-BELGRAND M., DAMBRINE E., RANGER J., ZELLER B. & BIENAIME S. (2004): N deposition, N transformation and N leaching in acid forest soils. – Biogeochemistry 69: 241–262.
- KLAUDISOVÁ M., HEJCMAN M. & PAVLŮ V. (2009): Long-term residual effect of short-term fertilizer application on Ca, N and P concentrations in grasses *Nardus stricta* L. and *Avenella flexuosa* L. – Nutr. Cycl. Agroecosyst. 85: 187–193.
- KLEIJN D. & STEINGER T. (2002): Contrasting effects of grazing and hay cutting on the spatial and genetic population structure of *Veratrum album*, an unpalatable, long-lived, clonal plant species. – Journal of Ecology 90: 360–370.
- KLIMEŠ L. & KLIMEŠOVÁ J. (1991): Alpine tundra in the Hrubý Jeseník Mts., the Sudeten, and its tentative development in the 20th century. – Preslia 63: 245–268.
- KOHLER F., GILLET F., GOBAT J. M. & BUTTLER A. (2004): Seasonal vegetation changes in mountain pastures due to simulated effects of cattle grazing. – Journal of Vegetation Science 15: 143–150.
- KÖRNER C. (1995): Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. – In: Chapin F. S. & Körner Ch. [eds], Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences, pp. 45–62, Springer.
- KÖRNER C. (1999): The alpine plant life. – Gustaf Fischer Verlag, Heidelberg.
- KÖRNER C. (2000): The alpine life zone under global change. – Gayana Bot. 57: 1–17.
- KRAHULEC F., HADINCOVÁ V., HERBEN T. & KETTNEROVÁ S. (1994): Monitorování vlivu pastvy ovcí na rostlinná společenstva: Zadní Renerovky v Krkonošském národním parku. – Příroda 1: 191–196.
- KRAHULEC F., SKÁLOVÁ H., HERBEN T., HADINCOVÁ V., WILDOVÁ R. & PECHÁČKOVÁ S. (2001): Vegetation changes following sheep grazing in abandoned mountain meadows. – Applied Vegetation Science 4: 97–102.
- KUBÁT K., HROUDA L. CHRTEK J. JUN., KAPLAN Z., KIRSCHNER J. & ŠTĚPÁNEK J. [eds] (2002): Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.
- KULLMAN L. (2001): 20th century climate warming and tree-limit rise in the southern Scandes of Sweden. – Ambio 30: 72–80.
- LAUS J. (1927): Květena Petrštyňa ve Vysokých Jesenících se zvláštním zřetelem na rozšíření našich arkticko-alpínských druhů vrb. – Časopis vlasteneckého spolku musejního v Olomouci 39: 27–52.
- LESICA P. & McCUNE B. (2004): Decline of arctic-alpine plants at the southern margin of their range following a decade of climatic warming. – Journal of Vegetation Science 15: 679–690.
- MESSERLI B. & IVES J. D. (1997): Mountains of the world – a global priority. – The Parthenon Publishing, New York.
- MOLAU U. & ALATALO J. M. (1998): Responses of subarctic-alpine plant communities to simulated environmental change: biodiversity of bryophytes, lichens and vascular plants. – Ambio 27: 322–329.
- NILSSON M. C., WARDLE D. A., ZACKRISSON O. & JADERLUND A. (2002): Effects of alleviation of ecological stresses on an alpine tundra community over an eight-year period. – Oikos 97: 3–17.
- PÁTKOVÁ R. & KRAHULEC F. (1997): Sukcese luční vegetace v Krkonoších po skončení pastvy ovcí. – Opera Corcontica 34: 91–104.
- PAULI H., GOTTFRIED M., DULLINGER S., ABDALADZE O., AKHALKATSI M. et al. (2012): Recent plant diversity changes on Europe's mountain summits. – Science 336: 353–355.
- PEARCE I. S. K., WOODIN S. J. & VAN DER WAL R. (2003): Physiological and growth responses of the montane bryophyte *Racomitrium lanuginosum* to atmospheric nitrogen deposition. – New Phytologist 160: 145–155.

- PIESSENS K., AERTS N. & HERMY M. (2006): Long-term (1978–2003) effects of an extensive grazing regime on plant species composition of a heathland reserve. – *Belgian Journal of Botany* 139: 49–64.
- RODHE H., GRENNFELT P., WISNIEWSKI J., ÅGREN C., BENGTSSON G., JOHANSSON K., KAUPPI P., KUCERA V., RASMUSSEN L., ROSSELAND B., SCHOTTE L. & SELLDÉN G. (1995): Acid Reign '95 – Conference Summary Statement. – *Water, Air, and Soil Pollution* 85: 1–14.
- SHAVER G. R. & KUMMEROW J. (1992): Phenology, resource allocation, and growth of arctic vascular plants. – In: Chapin F. S. et al. [eds], *Arctic Ecosystems in a Changing Climate*, pp. 193–211, An ecophysiological perspective, Academic Press, San Diego, CA.
- SHEVTSOVA A. & NEUVONEN S. (1997): Responses of ground vegetation to prolonged simulated acid rain in sub-arctic pine-birch forest. – *New Phytologist* 136: 613–625.
- SCHAUER C. J. (1840): Über die Flora des böhmisch-mährischen Gesenkes. – *Flora* 23: 17–31, 33–41.
- SKÁLOVÁ H., KRAHULEC F., HADINCOVÁ V., FREIOVÁ R., HERBEN T. & PECHÁČKOVÁ S. (2000): Meadows in the Krkonoše Mts.: what we know about their variability and management. – In: Ehrendorfer F. [ed.], *EUROMAB-Symposium. Changing agriculture and landscape: Ecology, management and biodiversity decline in anthropogenous mountain grassland*, pp. 43–48, Irdning.
- SOUKUPOVÁ L., KOCIÁNOVÁ M., JENIK J. & SEKYRA J. (1995): Arctic-Alpine tundra in the Krkonoše, The Sudetes. – *Opera Corcontica* 32: 5–88.
- SPIEGELBERGER T., MATTHIES D., MULLER-SCHARER H. & SCHAFFNER U. (2006): Scale-dependent effects of land use on plant species richness of mountain grassland in the European Alps. – *Ecography* 29: 541–548.
- STURM M., RACINE C. & TAPE K. (2001): Climate change. Increasing shrub abundance in the Arctic. – *Nature* 411: 546–547.
- ŠMARDKA J. (1950): Květena Hrubého Jeseníku (část sociologická). – *Čas. Mor. Mus.* 35: 78–156.
- TER BRAAK C. J. F. & ŠMILAUER P. (2002): *CANOCO Reference Manual and CanoDraw for Windows User's Guide: Software for Canonical Community Ordination (version 4.5)*. – Microcomputer Power, Ithaca, NY, USA.
- TØMMERVIK H., BJERKE J. W., GAARE E., JOHANSEN B. & THANNHEISER D. (2012): Rapid recovery of recently overexploited winter grazing pastures for reindeer in northern Norway. – *Fungal Ecology* 5: 3–15.
- TREML V. & BANAŠ M. (2000): Alpine timberline in the High Sudetes. – *Acta Universitatis Carolinae, Geographica* 35: 83–99.
- VACEK S. & MATĚJKA K. (1999): The state of forest stands on permanent research plots in the Krkonoše Mts. in years 1976–1997. – *Journal of Forest Science* 45: 291–315.
- VAN DER MAAREL E. (2005): Vegetation ecology – an overview. – In: van der Maarel E. [ed.]: *Vegetation ecology*, pp. 1–51, Blackwell, Oxford, UK.
- VAN DER WAL R., PEARCE I., BROOKER R., SCOTT D., WELCH D. & WOODIN S. (2003): Interplay between nitrogen deposition and grazing causes habitat degradation. – *Ecology Letters* 6: 141–146.
- WATSON R. T. & CORE WRITING TEAM (2001): *Climate change 2001: Synthesis report*. – Cambridge University Press.
- WIMMER F. (1840): *Flora von Schlesien*. – F. Hirt, Breslau.
- WITTIG R. & WITTIG M. (2007): *Epipactis helleborine* (L.) CRANTZ – the firm (semi)ruderal orchid species of Central Europe. – *Feddes Repertorium* 118: 46–50.