

Tundra a boreální lesy Kanady

3. Sukcese na pingu a rozhraní les–tundra

Josef Rusek

V místech, kde bývá půl roku zima a krátké vegetační období ještě přerušují občasné mrazíky i sněžení, nejsou klimatické podmínky životu příliš nakloněny. Nebýt fyziologických adaptací k těmto podmínkám, zejména k dlouhodobým obdobím s teplotou až kolem $-30\text{ }^{\circ}\text{C}$, nebyl by zde tak různorodý život nejen na druhové úrovni, ale ani na úrovni společenstev a celých ekosystémů. Dlouhodobé i krátkodobé výkyvy teploty a celkového klimatu vedou k „přetahování“ o místo nejen mezi různými druhy, ale i mezi celými ekosystémy a biomy. V Arktidě jsou ekologické jevy a pochody, jako je sukcese, ekotony či vznik druhů (druhová speciace) pomalejší než v mírném klimatickém pásmu nebo dokonce v tropech. Dlouhodobou sukcesi (časový sled společenstev organismů na určitém místě) lze studovat v nížinné tundře na nápadných geomorfologických útvarch zvaných pingo.

V okolí správného centra Tuktoyaktuk na stejnojmenném poloostrově vévodí severnímu obzoru hned dvě pinga, a to největší v celé kanadské Arktidě. Vyšší Ibyuk dosahuje 48 m (viz obr. v předchozí části, Živa 2007, 2: 73–75). Na nižším (13 m), ležícím blízko Richardsova ostrova, jsem měl možnost věnovat se popisu rostlinného krytu na jednotlivých ekologických stanovištích pinga a hlavně odběru půdních vzorků na těchto stanovištích pro následné studium půdních profilů a fauny (viz dále).

Vznik a vývoj pinga

Co je vlastně pingo? Zmínil jsem již, že jde o geomorfologický útvar, jehož vznik podmiňuje arktické klima. Podílí se na něm

souběh několika faktorů. Pinga najdeme pouze v rovinatých územích nízké Arktidy v jezernatých oblastech bažinaté tundry. Zdvíhají se z dostatečně hlubokých jezer nepromrzajících v zimě až na dno. Věčně zmrzlá půda (permafrost) tlačí dostředivými silami ze všech stran na nezamrzlé dno jezera a při tom zvedá nejen ze dna, ale i z větších hloubek zvodnělé nepromrzlé písky a vytlačuje je nad vodní hladinu v podobě kužele vyplněného ledem. Z jezera se na povrchu kužele dostává nad hladinu i rašelinný sediment s písčným podložím dosedajícím na ledové kuželovité jádro. Růst pinga je zpočátku rychlejší, větší starší pinga už rostou velmi pomalu (0,3–0,5 m za tisíc let). Okolo nich je polygonální tundra se zdviženými centry, na

nižších místech jsou polygony s centry pokleslými (Živa 2007, 2: 73–75).

Sukcese ekosystémů na pingu

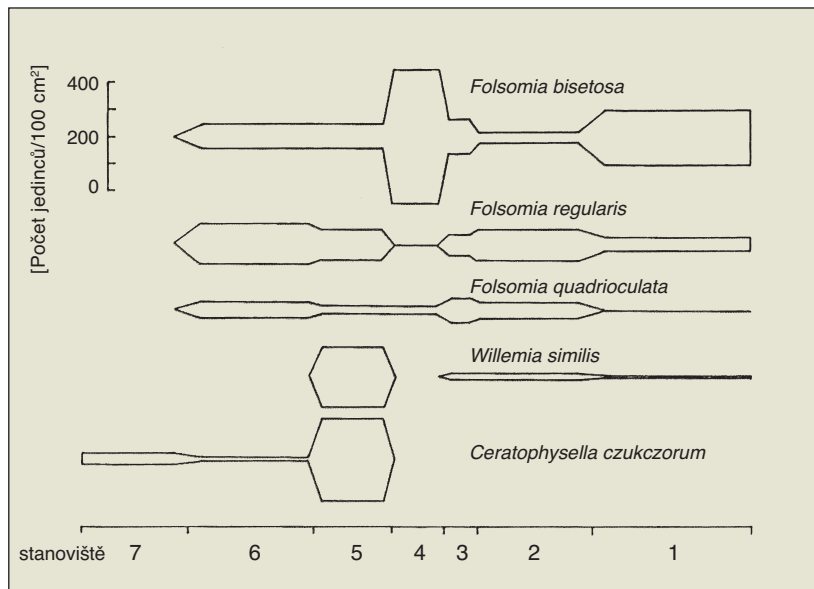
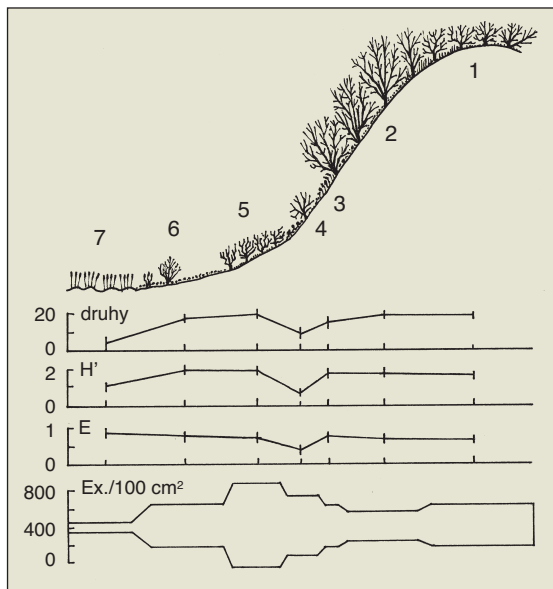
Stáří mnou navštíveného pinga se odhaduje na 2 500 až 3 000 let, což umožňuje studium několik tisíc let staré sukcesní řady ekosystémů na celkem 7 různých stanovištích (viz obr. průřezu pinga).

Místo, kde se pingo vynořuje z jezera, obklopuje zamokřená tundra, na níž je nutno se pohybovat velmi opatrně, neboť zde převládá porost rašeliníku s trsy suchopýru úzkolistého (*Eriophorum angustifolium* subsp. *triste*), ostrice vodní (*Carex aquatilis*) a *C. rariflora* rostoucími na zdvižených okrajích polygonální půdy (stanoviště 7). Okraj pinga vystupuje z vody jen velmi poznenáhlu, takže teprve asi 5–10 m od břehu se rozprostírá bylinná tundra se středně vysokými keříky olše zkažené (*Alnus crispa*), brízy zakrslé (*Betula nana* subsp. *exilis*) a nízkých vrb (*Salix* spp.), mezi nimi medvědice červená (*Arctostaphylos rubra*), rojovník bahenní grónský (*Ledum palustre* subsp. *decumbens*), ostružiník moruška (*Rubus chamaemorus*), mechy s lišejníky a na vlhčích místech i rašeliník (stanoviště 6). Na úpatí pinga (stanoviště 5) byl řídký porost nízkých keříků brízy zakrslé a vrby *Salix pulchra* s podrostem mechů a medvědice červené a s 0,5 cm silnou vrstvou opadu brízy zakrslé. Na svahu 9 m pod vrcholem pinga (stanoviště 4) dominovala medvědice červená v řídkém mozaikovitém porostu keříků brízy zakrslé a nízké vrby *S. pulchra*. Řídce rostoucí zde byla hruštička velkokvětá (*Pyrola grandiflora*, viz obr.) a různé druhy mechů, o 1 m výše na svahu (stanoviště 3) byl vyvinut nepřítisť hustý porost méně než 1 m vysokých keříků vrby *S. pulchra* s dominantním podrostem šichy obouphlavné (*Empetrum hermaphroditum*), hruštičkou velkokvětou, mechy a lišejníky. Stanoviště bylo sušší než všechna níže položená. Další stanoviště (2) bylo na svahu 5 m pod vrcholem pinga. Porost zde byl doslova velmi těžko prostupný a tvořily ho 1–3 m vysoké křoviny vrb *S. pulchra* a *S. lanata* subsp. *richardsoni* s hruštičkou velkokvětou, mechy a lišejníky rodu *Peltigera* a *Cladonia* v podrostu. Povrch půdy pokrývala opět až půlcentimetrová vrstva vrbového opadu. Na oblém vrcholu pinga bylo sukcesně nejvyvinutější stanoviště 1 (viz obr.). Porost zde již nebyl tak neprostupný jako na svahu na stanovišti 2 a rostly zde 1–1,5 m vysoké keře vrb *S. pulchra*, brízy zakrslé, až 1 m vysoký, řídký podrost třtiny kanadské (*Calamagrostis canadensis*), roztroušené hruštičky velkokvěté a nepočetné mechy. Na povrchu půdy ležela 0,5 cm vrstva opadu trav a vrb.

Tato vegetační pásmovitost na pingu nebyla závislá na světových stranách, a to zřejmě z toho důvodu, že zde během vegetačního období slunce nezapadá a postupně osvětluje pingo kolem dokola. Že tento sled ekosystémů není náhodný a opakuje se i na jiných místech s těmito kopcovitými

Smrk bílý (Picea glauca) proniká do bažinaté tundry až několik kilometrů na sever od Inuviku. Tyto jednotlivé výsadky nebo řídké skupinky boreálního lesa bojují s vodou a mrazivým zimním klimatem o životní prostor v bažinaté tundře delty řeky Mackenzie





Průřez 13 m vysokým pingem — geomorfologickým útvarem, jehož vznik podmiňuje arktické klima, na jehož 7 stanovištích (charakteristika v textu) byla studována 2 500 až 3 000 let stará sukcesní řada ekosystémů. Grafy pod průřezem pinga znázorňují počet druhů chvostoskoků na stanovištích, Shannon–Wienerův index diversity (H'), vyrovnanost (E) jejich společenstev a početnost na jednotlivých stanovištích

útvary, můžeme vidět i na fotografii menšího pinga východně od Richardsova ostrova (viz obr. na 4. str. obálky).

Půda na pingu

Na každém ze 7 uvedených stanovišť jsem prozkoumal a popsal půdní profily do hloubky 15 cm a kovovou sondou odebral 10 kvantitativních půdních vzorků (10 cm² do hloubky 5 cm), z nichž byla po převozu do laboratoře extrahována půdní fauna. Sled půdních profilů (viz obr.) od stanoviště 7 (bažinatá rašelinná půda) k sukcesně nejvýše vyvinuté půdě na stanovišti 1 představuje 2 500 až 3 000 let růstu pinga a vývoje ekosystémů na něm. Ve vývojově nejmladších sukcesních stupních na stanovišti 6 a 7 tvoří půdu rašelina (organická půda) červenohnědé barvy (při přechodu z vody ještě se světlejšími zbytky rašeliníku — stanoviště 7). Ve vývojově starších stadiích rašeliny ji půdní organismy přepracují na vyšší formu humusu — surový humus.

Profily horními 15 cm půdy na studovaných 7 stanovištích pinga (bližší vysvětlení v textu)

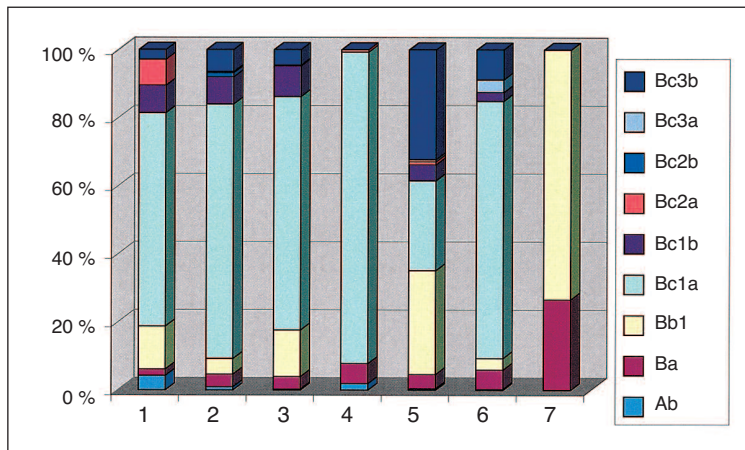
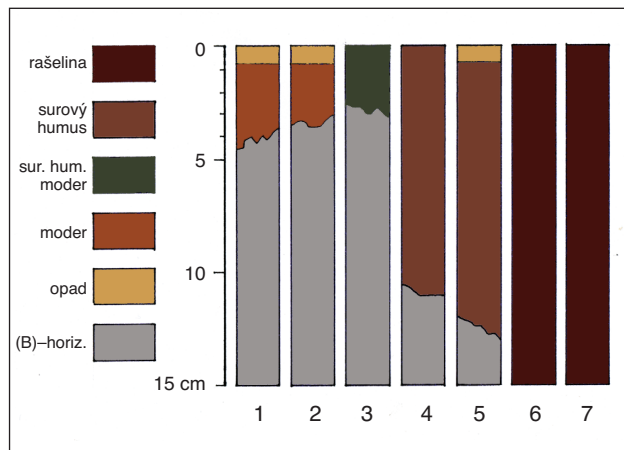
Jeho mineralizací a odčerpáváním živin rostlinami postupně ubývá mocnost rašelinné vrstvy a přibývá minerálních částic tvořících (B)–horizont, tedy vrstva minerálních písčitých částic s jilem, železitými a hliníkovými ionty (stanoviště 4 a 5). Na stanovišti 3 byl zaznamenán další stupeň vývoje humusu: surový humus — moder. Má hnědočernou barvu a je přechodem mezi surovým humusem a moderem: vrstva je ale jen necelé 3 cm silná a nasedá na silně písčité šedohnědé (B)–horizont. Na stanovišti 1 a 2 se již vyvinula moderová forma humusu s pokrývkou 0,5 cm listového opadu. Moderová vrstva A–horizontu (= humusová vrstva) černohnědé barvy dosahuje mocnosti až 3,5 cm (stanoviště 1). Tvoří ji rozložené zbytky rostlinného opadu promísené s exkrementy roupic, drobných členovců, larev dvoukřídlých a nasedá na světle černohnědou, písčito–jílovitou vrstvu (B)–horizontu. Tento vývoj trval zmíněných 2 500 až 3 000 let a vedl ke vzniku mrazové kambizemě (hnědozemě, v kanadském názvosloví Cryic Brunisol).

Pedogeneze (vývoj půdy) probíhá v nízké Arktidě nesmírně pomalu, přestože někteří půdní živočichové odpovědní za mechanický rozklad rostlinného opadu a vývoj půdy jsou zastoupeni ve vysokých početnostech srovnatelných s našimi lesními půdami. Nejsou ale funkčně tak rozrůzněni jako v ekosystémech mírného nebo tropického klimatického pásma a schází zde např. půdní makrofauna, jejíž činností vzniká makroartropodový moder (mnohonozky, suchozemští stejnonožci, velké larvy hmy-

Početní zastoupení (počet jedinců/100 cm²) pěti dominantních druhů chvostoskoků na jednotlivých stanovištích pinga. Kromě sukcesního vývoje ovlivňuje početní zastoupení i kompetice mezi druhy či různé potravní zdroje během sukcese

zu). Nežijí tu ani povrchové, natož hlubinné druhy žížal, které zajišťují tvorbu vývojově nejvyšších forem humusu — mělového moderu nebo měli — mul (viz Živa 2000, 5: 217–221). I vývoj půdy na toxických odpadech chemických hald ve střední Evropě je nesrovnatelně rychlejší než v oblasti arktické tundry (Živa 2006, 3: 128–131, 4: 174–176). Sukcese půdy na našich haldách dospěla již po 60 letech do stadia surového humusu — moderu a v 84letém stadiu dokonce až do moderové formy humusu v horní části půdního profilu! V mírném klimatickém pásmu jsou půdní organismy aktivní i v zimě, pokud není půda promrzlá. Sukcese a obnova půdy a celých ekosystémů je zde proto podstatně rychlejší než v tundře. Ve střední Evropě probíhá rychleji

Struktura populací ekomorfoloogických forem chvostoskoků na 7 stanovištích pinga: Ab — atmobionti; Ba — epigeonti; Bb1 — horní hemiedafobionti; Bc1a — velcí euedafobionti se skákací vidličkou; Bc1b — velcí euedafobionti s redukovanou skákací vidličkou; Bc2a — střední euedafobionti se skákací vidličkou; Bc2b — střední euedafobionti s redukovanou skákací vidličkou; Bc3a — malí euedafobionti se skákací vidličkou; Bc3b — malí euedafobionti bez skákací vidličky (podrobnosti v textu na str. 123). Všechny orig. J. Ruska



i druhová speciace, jak jsem se zmínil již výše. U půdní mezofauny, např. u mnoha chvostoků, trvá u nás vývoj od vajíčka po dospělce 1–3 měsíce, zatímco v tundře 3–4 roky, což podstatně ovlivňuje většinu dějů v ekosystémech.

Chvostokoci a jejich společenstva na pingu

Podívejme se tedy nyní na změny důležité skupiny půdní mezofauny — chvostoků (*Collembola*) v průběhu tisícileté sukcese na popisovaném pingu. Celkem bylo na všech stanovištích transektu zjištěno 39 druhů chvostoků. Jejich nejnižší abundance (= početnost na určité plošné jednotce) byla zjištěna na nejvíce zamokřeném stanovišti 7 s polygonální půdou se sníženými centry zaplavenými vodou, kde bylo jen 8 800 jedinců/m², v pouhých čtyřech druzích. Z nich dominoval *Cerato-*

1 m², zastoupených 20 druhů, z nichž dominoval opět *C. czukczorum* (D = 30,1 %), ale poměrně dominantní zde byl rovněž druh *Willemia stinilis* (D = 23,5 %). Na žádném z dalších stanovišť neklesla početnost chvostoků pod 32 300 jedinců/m², což je hodnota, kterou se v současnosti nemůže chlubit žádná z našich zemědělsky intenzivně využívaných půd.

Mezi dominantní druhy patřily dále chvostokoci *Folsomia regularis* na stanovišti 2 a 6 (D = 39 a 33,9 %), *F. bisetosa* na stanovištích 4, 1 a 3 (D = 77,5; 48 a 29,5 %) a *F. quadrioculata* na stanovištích 2 a 3 (D = 22 a 21 %). To, že má některý druh na určitém stanovišti vysokou dominanci, svědčí o preferenci tohoto stanoviště. Např. chvostok *Anurida decemocolata* je vysoce hygroliní druh a ve studovaném území se vyskytoval pouze v silně zamokřených ekosystémech. Druhý nejnižší počet druhů, hned po zamokřeném stanovišti 7, byl zjištěn na stanovišti 4, a to 10 druhů. Na ostatních stanovištích se jejich počet pohyboval mezi 16–20. Tyto parametry, počet druhů na stanovišti a jejich celková početnost jsou velmi podobné subalpínským a alpínským ekosystémům ve střední Evropě, např. v Tatrském národním parku.

Chvostokoci mají ekomorfologické adaptace k životu v rozdílných prostředích (Živa 2000, 1: 25–27). Atmobionti žijí na rostlinstvu, pod kůrou odumřelých stromů, epigeonty najdeme na povrchu půdy, hemiedafobionti se dělí na dvě podskupiny (horní a spodní) lišící se velikostí a žijí v opadu a rozvolněných vrstvách humusového horizontu. Euedafobionti chvostoků žijící v nitru půdy se člení na velké, střední a drobné a každá ze skupin má ještě dvě podskupiny: první s vyvinutou skákací

euedafobionti se skákací vidličkou (Bc1a), většinou zastoupení několika druhy. To svědčí o vyvinuté mikrostrukturu moderovaného humusového horizontu s dostatečně velkými vzduchovými prostůrkami. Je zajímavé, že střední euedafobionti s redukovanou skákací vidličkou (Bc2b) ve studované sukcesní řadě půd téměř scházeli. Některé ekomorfologické skupiny zvyšovaly počet druhů (ne svoji dominanci!) se sukcesním stářím stanoviště (Bc1b — velcí euedafobionti s redukovanou skákací vidličkou, Bc3b — malí euedafobionti bez skákací vidličky), což svědčí o vytváření nových ekologických nik v půdě.

Nápadná je absence drobných zástupců podčeledi *Tullbergiinae* a dravých zástupců rodu *Friesea* (žijí se půdními hlísticemi a vířníky), kteří jsou hojní v jiných půdách delty řeky Mackenzie i v půdách poloostrova Tuktoyaktuk. Jejich absence je pravděpodobně spojena s tím, že jde o hydrickou (= mokrou) sukcesní řadu spojenou se zaměňováním jezera a přechodem na souš.

Rozdíly mezi sukcesí v tundře a mírném klimatickém pásmu

Sukcese ekosystémů v extrémních podmínkách tundry v nízké kanadské Arktidě má určité zvláštnosti. Nápadné rozdíly mezi sukcesí v oblasti arktické a v mírném klimatickém pásmu střední Evropy se týkají nejen časových měřítek, ale i absence důležitých funkčních skupin půdní mikroflóry a fauny účastníci se rozkladu mrtvé organické hmoty a výstavby půdní mikrostruktury a profilu. Velkou roli v extrémním časovém prodloužení sukcese hraje i 16 a vícenásobné zpomalení postembryonálního (= larválního) vývoje půdní mezofauny v nízké Arktidě v porovnání se střední Evropou.

V úvodu jsem se zmínil o dlouhodobých i krátkodobých výkyvech teploty a celkového klimatu vedoucích k „přetahování“ o místo nejen mezi různými druhy, ale i celými ekosystémy a biomy. Všechny ekologické procesy v Arktidě jsou pomalejší než v mírném klimatickém pásmu a to, co příroda vybojuje v období teplejšího nebo vlhčího časového úseku, může ztratit v extrémní krátkodobé nebo i delší epizodě klimatické změny. Tak např. v severní Skandinávii s dominantní břízou došlo v několika minulých stoletích ke katastroficky silnému napadení bříz housenkami pídalky *Oporinia autumnata* v obdobích, kdy poklesly letní teploty. To vyvolalo posun severní hranice lesního pásma břízy několik desítek kilometrů k jihu.

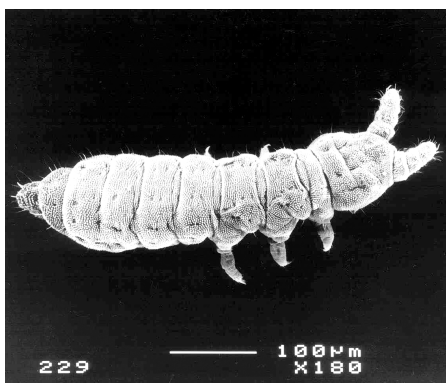
Při letu z Inuviku na Richardsův ostrov jsem viděl naopak postup jednotlivých smrků bílých (*Picea glauca*) nebo jejich velmi řídkých skupinek až několik kilometrů na sever do bažinaté tundry. Na některých místech jsou tyto až 160 let staré zakrnělé stromy suché, jinde jsou živé. To znamená, že tu probíhá silný klimatický a ekologický tlak na nejsevernější výsadky boreálního lesa. Na bažinatých místech jsou pruníky výsadků boreálního lesa posunuty více na sever než na místech sušších (viz obr.). S tím, jak to vypadá několik desítek kilometrů na jih od Inuviku v předpolí a v místech s počínajícím převládáním boreálního lesa, se seznámíme v příští závěrečné části. I tam vyvinula příroda strategie, jak přežít v místech tlaku tundry ze severu a lesa z jihu v ekotonu tundra-boreální les.



Hruštička velkokvětá (Pyrola grandiflora) je hojná v řídkých i hustých porostech břízy zakrslé (Betula nana subsp. exilis) a vrby Salix pulchra na bázi pinga, ale i ve vysokých křovinných porostech s vrbou Richardsovou (S. lanata subsp. richardsoni) na zaobleném vrcholu pinga. Je typická i pro vrbové porosty prudkých nezaplavovaných východních břehových svahů Richardsonova ostrova

physella czukczorum (viz obr. zastoupení dominantních druhů na jednotlivých stanovištích) s dominancí (D) 43,2 %, vysokou dominancí zde ale měly i další dva druhy — *Desoria neglecta* (D = 29,51 %) a *Anurida decemocolata* (D = 25,1 %). Dominance je % zastoupení určitého druhu z celkového počtu jedinců (v našem případě chvostoků) ve vzorku.

Nejvíce jedinců jsem zjistil na stanovišti 5 na úpatí pinga, a to 97 300 exemplářů na



Chvostok Friezea truncata — dravec žijící ve vodní půdní fauně — žije v sušších typech tundry, ale nápadná je jeho absence v sukcesní řadě na pingu. Snímky J. Ruska

vidličkou, druhá ji nemá vůbec či jen redukovanou.

Na bažinatém stanovišti 7 jsem objevil pouze dvě životní formy chvostoků a čtyři formy na stanovišti 4, kdežto na ostatních jich bylo přítomno 7–8. Nízký počet životních forem znamená, že na stanovišti jsou extrémní životní podmínky s málo nikami, které může obsadit jen omezený počet druhů. Na stanovišti 7 silně dominovali horní hemiedafobionti (označení na obr. jako Bb1, viz obr. na str. 122), kdežto na ostatních stanovištích (částečně s výjimkou stanoviště 5) byla jejich dominance nízká až velmi nízká. V sukcesně pokročilejších půdách dominovali velcí