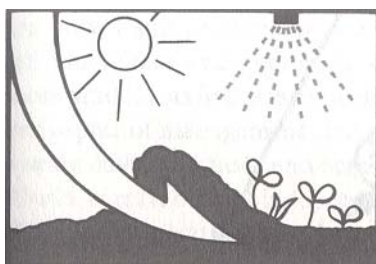


PAVEL KOVÁŘ

GEOBOTANIKA
(ÚVOD DO EKOLOGICKÉ BOTANIKY)



KAROLINUM
Univerzita Karlova v Praze
Praha 2001

Katedra botaniky

Přírodovědecké fakulty Univerzity Karlovy v Praze

Vedoucí katedry: Doc. RNDr. Bohdan Křísa, CSc.

Pavel Kovář, Praha 2001

Univerzita Karlova v Praze - nakladatelství Karolinum, 2001

ISBN

OBSAH

Úvod	
1. Vývoj a otázky geobotaniky	
2. Z historie geobotaniky	
3. Problém individuality rostlin	
4. Životní vzorce a strategie	
5. Růstové formy rostlin	
6. Výběr prostředí	
7. Výběr biotickými interakcemi	
8. Rostlinné společenstvo, pojetí vegetace	
9. Dominance a diverzita	
10. Změny vegetace v čase a v prostoru	
11. Ekologická stabilita	
12. Teorie ostrovní biogeografie	
13. Areálová fytogeografie, vegetační oblasti světa, ekoregiony	

Úvod

Tento přednáškový kurs pokrývá základy ekologické botaniky tak, jak ji zhruba vymezuje současné curriculum magisterské výuky na geobotanickém oddělení katedry botaniky PřF UK. Jde o vstupní, "seznamovací" kurs s aktuálním pojetím a šíří oboru po přijetí studenta na zaměření "geobotanika" ve 3. ročníku pětiletého studia. Na tento cyklus lekcí pak navazují specializovanější kursy s větší náročností a hloubkou, odvětvující do subdisciplín, které odrážejí hierarchickou povahu přírody jako světa, v němž hrají přisedlé, asimilující organismy - rostliny významnou struktorotvornou a funkčně-determinující roli. Mezi tyto přednášky patří Populační biologie rostlin (T.Herben a kolektiv), Ekologie rostlin (I.Suchara), Biomy světa (J.Jeník), Nauka o vegetaci (F.Krahulec), Vegetace střední Evropy (P.Kovář, J.Kubíková), Ekosystémová a krajinná ekologie (P.Kovář). Kmenovou náplň zaměření rovněž spoluvytvářejí metodologické turnusy, praktická cvičení, semináře a exkurze - Kurs ekologických metod (I.Suchara, J.Vařeka), Biostatistika a design ekologických pokusů (T.Herben), Geobotanická exkurze (P.Kovář, T.Herben), Kurs zimní ekologie (P.Kovář, I.Suchara, P.Sklenář), Terénní metody v geobotanice (P.Kovář, T.Herben), Odborný seminář (P.Kovář), Seminář k diplomové práci (T.Herben). V nabídce oddělení je navíc řada výběrových přednášek garantovaných externími spolupracovníky - reprezentanty příbuzných oborů. Snahou je postihnout vzájemné vztahy mezi rostlinami navzájem nebo s dalšími organismy v různých prostorových a časových měřítcích a jejich vazby na geo-topoklimatické komplexy či ekologické režimy.

Skripta explicitně odkazují na starší, dodnes velmi užitečné učební texty (Jeník 1972), doporučené v rámci tohoto kursu ke studiu. Logicky také navazují na učebnici (Slavíková 1986), která má samozřejmě přímočařejší vztah k již zmíněné přednášce Ekologie rostlin, a na druhé straně na skripta týkající se evropské vegetační ekologie (Kubíková 1999). Současné pojetí a také uplatnění geobotaniky vyvěrá z historického vývoje tak, jak jej utvářely významné osobnosti v oboru a recentní profesní poptávka (Kovář 1995, 1996). Náplň studia, profil a potenciální uplatnění absolventů lze nalézt v následujících textech - Kovář (1995), Herben (1998). Je zásluhou druhého z citovaných autorů, že vytvořil průběžně inovovanou a přispěním všech členů geobotanického oddělení (včetně postgraduálních studentů) doplňovanou příručku typu "jak studovat obor" (má přesahy k obecným principům nejen badatelské práce, ale i studijního provozu na univerzitě).

Byl bych rád, aby cesta celým dalším studiem počínaje touto přednáškou opřenou o zhuštěný text byla u studentů provázena

- zájmem o poznání vztahů a kauzalit v přirozených systémech na široké prostorové a časové škále,
- rozvíjením pozorovacího talentu vůči přírodě v terénu a konfrontováním tam evokovaných otázek v dobře uspořádaných experimentech,
- odvahou nevyhýbat se studiu komplexních fenoménů a citlivostí při volbě metod analýzy a syntézy,
- využíváním poznatků a metodik "sousedních" oborů, jakkoli se mohou zdát na první pohled biologii vzdálené,
- povědomostí o kladech a záporech individualistického i týmového způsobu práce,
- úsilím vlastní poznatky zveřejňovat jak v kvalitním vědeckém tisku, tak pro potřeby aplikací, komunální praxe a získávání veřejnosti,

- dodržováním etických pravidel jak při vlastní vědecké práci, tak vůči všem, kteří tak či onak spolupůsobí v širokém kontextu této navýsost svobodné, tvůrčí a tedy svým způsobem privilegované činnosti.

Literatura

Herben T. (1998): Malý průvodce studiem geobotaniky pro studenty 3. - 5. ročníku. - Ms., katedra botaniky PřF UK, Praha.

Jeník J. (1972): Obecná geobotanika. Úvod do nauky o rostlinstvu. - Učební texty vysokých škol, PřF UK, SPN Praha.

Kovář P. (1995): Padesát let geobotaniky na přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy. - Preslia, 67: 311-318.

Kubíková J. (1999): Ekologie vegetace střední Evropy. Díl I. - Karolinum, nakl. UK, Praha.

Slavíková J. (1986): Ekologie rostlin. - Praha.

Popularizační literatura

Kovář P. (1996): Výročí v geobotanice. - Živa, 44(2): 69.

V Praze, listopad 2000

Pavel Kovář

1. Vývoj a otázky geobotaniky

Geobotanika pohlíží na rostliny přes jejich vztahy

- k prostředí na stanovišti (vliv ekologických faktorů)
- k sobě navzájem (společná existence - vzájemné vyloučení)
- k prostoru (typ výskytu v geografických souřadnicích)
- k času (typ výskytu v následnosti)

Tomu odpovídá pojetí **geobotaniky zahrnující fyto geografii, fytocenologii a fytoekologii**. Posloupnost uvedených podoborů odráží zároveň vývoj oboru jako celku, během něhož se postupně přesouval důraz jak v **předmětu** oboru, tak v oblasti jeho **metodologie**.

Geobotanika respektuje **hierarchickou povahu** skladby přírody. Velkou pozornost věnuje odhalování spojnic, jež podmiňují vztahy mezi objekty téže nebo různých úrovní rostlinného světa. Ačkoli její zorné pole není apriorně omezeno, volí člověku rozměrově možná nejpřirozenější objekt, z něhož také vzešel - **rostlinné společenstvo**, za hlavní zájmový problém. Společenstvo (fytocenóza) je v širším kontextu zahrnované **ekosystémem**. Rostlinná společenstva projevují velikostní rozmanitost - podle toho, jak je vnímáme, vybízejí buď spíše k **pohledu dovnitř**, k analýze struktur, zatímco jiná nás nutí k rozhledu **ven**, tedy do krajiny. Tím se náš akční radius rozšiřuje jak na **vnitřní složky**, tak na **okolí společenstva**. Obrazně řečeno, pracujeme jak s mikroskopem, tak s dalekohledem, při odstupňovaném zvětšení a zaostření. Oba doplňující se pohledy vedou k **celostnímu nazírání**.

Navzdory tomu, že geobotanika usiluje o poznání **výpovědi (indikační hodnoty) rostlin, jejich populací a společenstev o vlastnostech a změnách prostředí** (a potřebuje k tomu znalosti z řady doprovodných disciplín - geologie, pedologie, geomorfologie, klimatologie, geografie, paleobotaniky, zoologie aj.), ustálila se v Evropě a zejména ve střední Evropě v minulých desetiletích její interpretace především jako **nauky o rostlinných společenstvech**, tedy o vegetaci (phytocenology, vegetation science). V tomto užším chápání geobotanika u rozlišených a roztríděných společenstev studuje

- **synmorfologii** (tvarovou resp. fyziognomickou stránku uspořádání rostlinstva, projevující se jak v horizontální, tak vertikální struktuře)
- **syngenezi=synchronologii** (návaznost na předchozí vegetační sukcesi na stanovišti, tj. střídání rostlinných seskupení v měřítku týdnů, měsíců nebo let, případně na vnější vlivy, které vstoupily do dlouhodobého vývoje - tzv. sekulární sukcese - v měřítku paleohistorickém)
- **syntaxonomii** (na rozdíl od syngeneze, kde šlo o vztahy mezi společenstvy v čase, zde jde o studium vztahů společenstva k jiným společenstvům v prostoru; na základě srovnávání floristického složení a dalších parametrů zastoupených druhů je konstruována hierarchická klasifikační soustava syntaxonů - vegetačních jednotek)
- **synekologii** (ekologické faktory určující existenci společenstva včetně jejich dynamiky v čase)
- **synchorologii** (rozšíření syntaxonů nebo synmorfologických jednotek na zemském povrchu resp. na jeho částech).

Přestože v zacílení geobotaniky bude patrně vždy převažovat především rostlinné společenstvo, nové metodologie a nové otázky ji zákonitě budou obohacovat a nově strukturovat. Podobně jako obecná ekologie prožívající bouřlivý vývoj v anglosaském světě byla v 60. - 70. letech reprezentována hlavně ekosystémovou ekologií (viz Odumova učebnice *Základy ekologie*, v českém vydání 1977), soudobé akcenty v ekologii se rovnoměrněji rozprostřely mezi ekologií populací, společenstev a biotů, aby hledaly význam změny na jedné hierarchické úrovni pro úroveň jinou (viz učebnice Begona, Townsenda a Harpera, *Ekologie*, v českém vydání 1997).

Podobně v geobotanice, která přirozeně vrůstá do širšího řečiště ekologických disciplín, si klademe otázky po mechanismech, jimiž jsou ve svém chování ovlivňovány jednotlivé populace uvnitř druhů (geneticky, ekofyziologicky apod.), které představují "stavební kameny" specifických společenstev. A na druhé straně nás zajímá, jaké krajinnotvorné funkce má vegetační makrostruktura charakterizovaná určitým stupněm a typem rozrůzněnosti. Každá otázka při svém zodpovídání vyvolává řadu otázek nových, které badatele nutí pohybovat se napříč organizačními škálami.

Nemá velký smysl snažit se geobotaniku jako vědní obor vymezovat proti jiným, příbuzným disciplínám, protože vždy zjistíme větší nebo menší překryvy, které jsou navíc v dějinách proměnlivé. Tatáž problematika se s ohledem na místní tradice a vůdčí osobnosti může rozvíjet pod různými oborovými názvy. Nežádá upřednostňovaným analogem bývá **rostlinná ekologie** (plant ecology) pěstovaná v anglo-americké tradici, která obohatila evropské observační přístupy zejména o věrohodnější pořádky sběru dat a o kvantitativní metody jejich zpracování. Avšak těžiště a rozmezí jejího zájmu je ve srovnání s evropskou geobotanikou jiné. Jakkoli - při důrazu na individualitu rostlin - zasahuje přes **ekologii společenstva** (community ecology) k **nauce o vegetaci** (vegetation science), překryvy s vyššími hladinami studia biotické komplexity se snižují, máme-li na mysli **pevninskou ekologii** (terrestrial ecology) nebo **ekologii krajiny** (landscape ecology). V tomto směru je geobotanika průřezovým a integrujícím oborem, jemuž lépe než rostlinná ekologie odpovídá synonymum **ekologická botanika** (ecological botany) - viz např. univerzitní pracoviště ve švédské Uppsale vedené po dlouhé období Holanďanem Eddy van der Maarelem (Department of Ecological Botany).

Vegetační typologie, kterou geobotanika stvořila na základě podobností, odlišností a kontrastů, řadí obor mezi srovnávací disciplíny, jež poskytly inspiraci pro vývoj klíčových konceptů v biologii jako je přírodní výběr nebo sukcese a jež za více než sto let nahromadily obrovské množství dosud nedoceněných poznatků. Vlívá se hlavním proudem do komparativní (srovnávací) ekologie a podpirá významné světové programy, jako je například tzv. dlouhodobý ekosystémový výzkum, LTER (Kovář 1997). Relativně podrobný přehled vegetačních typů v (středo)evropském měřítku, spolu s jejich ekologickými determinantami a dynamizujícími procesy, patří do centra poznání v geobotanickém curricula (Kovář 1993-1994, Kubíková 1998).

Chceme-li vidět jistou jedinečnost geobotaniky jako badatelského směru (Kolbek et Krahulec 1989), můžeme si povšimnout jejího postavení na spojnici mezi bio- a geovědami. Jestliže se geografie zabývá jevy na zemském povrchu - jevy neopakovatelnými (singularitami; každé místo má jinou kombinaci faktorů určujících podmínky, přinejmenším zeměpisné souřadnice), pak biologie pracuje s opakujícími se entitami (např. rostlinnými jedinci) dovolujícími experimentálně testovat úkazy s požadovanou statistickou mírou verifikace. Geobotanika podle možností své přístupy kombinuje a mnohdy využívá tzv. terénní experiment, pokud se daří v uměle nerušeném venkovním prostředí kontrolovat (řídit, manipulovat) jeden faktor. Geobotanika se často soustřeďuje na vysvětlení komplexních jevů (fenoménů), vznikajících dominantní souhrou několika různoměřítkových faktorů (např.

maloplošná biodiverzita karů je vysvětlitelná geomorfologicko-klimatickými poměry v měřítku pohoří - Jeník 1961, 1997; druhové kombinace porostů v pásech podél běhutých vod (aluviálních nivách) jsou determinovány dlouhodobou hydrologickou aktivitou toku vedoucí k permanentní obnově a přesunům stanovišť obohacovaných dálkovými migracemi druhů - Kovář 1983, 1996, 1998; soubor biotických interakcí při osidlování cizorodého antropického prvku v krajině, např. toxické skládky, může být vysvětlen pomocí biogeografické teorie a teorie sukcese - Rejmánek 1983, Prach 1985, atd.).

Geobotanika patří mezi disciplíny s bezprostředními návaznostmi na obory aplikované (Jeník 1972, 1999, Pyšek et Pyšek 1989), které mnohdy působí jako zpětná vazba evokací ryze badatelských otázek (lesnictví, zemědělství, vodohospodářství, územní plánování, ochrana přírody, lékařská toxikologie a ekotoxikologie, potravinářství).

Literatura

Begon M., Harper J.L. et C.R. Townsend (1997): Ekologie. Jedinci, populace a společenstva. - Olomouc.

Jeník J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Kralického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. Teorie anemo-orografických systémů. - Praha.

Jeník J. (1972): Obecná geobotanika. Úvod do nauky o rostlinstvu. - Učební texty vysokých škol, PřF UK, SPN Praha.

Jeník J. (1997): Anemo-orographic systems in the Hercynian Mts and their effects on biodiversity. - Acta Univ. Wratislaviensis, Prace Instytutu Geograficznego, Ser. C Meteorologia i Klimatologia, Vol. IV: 9-21.

Kovář P. (1996): Polabské aluviální louky a hydrodynamika jejich stanovišť jako základ obnovy. - Příroda, 4: 109-117.

Kovář P.: (1983): The grassland communities of the Southeastern Basin of the Labe River. 2. Synecology. - Folia Geobotanica et Phytotaxonomica, 18: 161-187.

Kubíková J. (1999): Ekologie vegetace střední Evropy. Díl I. - Karolinum, nakl. UK, Praha.

Odum E.P. (1977): Základy ekologie. - Praha.

Prach K. (1985): Sukcese - jeden z ústředních pojmů ekologie. - Biol. listy, 50: 205-217.

Pyšek A. et Pyšek P. (1989): Geobotanika a znečištění ropnými uhlovodíky. - Vesmír, 68(1): 36-42.

Popularizační literatura

Jeník J. (1999): Štěpení a sblížení ve vědách: případ etnologie a ekologie. - In: Malý F. et B. Viktoriová [eds.]: Česká etno-ekologie, p. 14-16. Praha.

Kolbek J. et Krahulec F. (1989): Geobotanika dnes. - Vesmír, 68(3): 163-164.

Kovář P. (1993-1994): Ekosystémy střední Evropy I., II., III., IV., V., VI., VII. - Živa, 41(1): 18-20, 41(2): 67-68, 41(3): 116-117, 41(4): 41(4): 164-165, 42(1): 19-21, 42(2):67-69, 42(3): 115-117.

Kovář P. (1997): Srovnávací ekologie a dlouhodobý ekosystémový výzkum. - Živa, 45(2): 55-56.

Kovář P. (1998): Vodní režim a travinná vegetace říčních niv: souvislost změn. - *Živa*, 46(1): 12-13.

Rejmánek M. (1983): Teoretická východiska ostrovní biogeografie. - *Živa*, 31(1): 4-7.

2. Z historie geobotaniky

Ačkoli se pojmenování geobotanika ujalo až ve 20. století, jeho vznik spadá do 2. poloviny 19. století (jako autor se uvádí F.I. Ruprecht v souvislosti se vznikem pedogenetické školy V.V. Dokučajeva a nauky o zonálnosti půd a vegetace).

Avšak ve shodě s tím, co bylo o pojetí geobotaniky zmíněno v úvodu, její kořeny tkví ve fytogeografii. Pomineme-li C. Linného používání pojmů "sukcese" (označoval tak cykličnost při střídání podmínek na místech, kde se vyskytují rostliny), "stanoviště" nebo "ekonomie přírody" - již v polovině 18. století, a upustíme-li od zkoumání nejvzdálenějších myšlenkových kořenů u antických autorů jako byli Dioscorides nebo Plinius, pak musíme zdůraznit průkopnickou roli německého "píšícího cestovatele", geografa Alexandra von Humboldta. Z cest po rovníkové Americe vytěžil encyklopedickou syntézu geologie, klimatologie, fyziky, historie a interakcí mezi organismy v biomech, jež sám vymezil. Vědomě usiloval o pohled na přírodu, který bychom dnes označili jako holistický, a v závislosti na geografickém prostředí vylišil 15 "fyziognomických oddělení" charakterizovaných převládajícími druhy rostlin. Jako klíčový faktor stanovil podnebí, odvoditelné z izotermálních linií, jež vytvářely grafiku rozmístění světového klimatu a tomu odpovídající rozmístění typů rostlinstva na kontinentech. Humboldt kladl důraz na statistickou a matematickou podloženost vývodů a stal se tak pionýrem ekologické biologie. Jedním z Humboldtových žáků byl August Grisebach z Göttingen, který v r. 1838 zavedl termín "formace" pro vzájemně podobná seskupení rostlin v podobném klimatu bez ohledu na druhové složení. Souběh historických trendů ve vědě způsobil, že v r. 1866 se objevilo slovo "oecologie" z pera Ernesta Haeckela, vůdčího z německých žáků C. Darwina. Novotvar ekologie měl znamenat studium biologické existence v podmínkách prostředí resp. vědu o vztazích živých organismů k vnějšímu světu. V celém zmiňovaném období dominovala nejprve "fyziognomická" a pak "ekologická" geografie, preferující diskusi o formách a podmíněnosti vegetace (nikoli téma rozšíření jednotlivých druhů). Proto těmi, kdo nejvýznamněji přeměnili Haeckelovu náruživost v slovní novotvoření ("oecologie") do funkčního vědeckého odvětví, byli ekologicky orientovaní fytogeografové - Němci Oskar Drude (Drážďany), Andreas Schimper (Bonn) a Dán Eugenius Warming (Kodaň).

Vzápětí se však ekologicky nesená nauka o vegetaci dynamizovala vývojem na jiném kontinentě. Coby šestnáctiletý mladík vstoupil do vědy v r. 1890 v americké Nebrasce, na univerzitě v Lincolnu, F. Clements. Uvedl se ekologickou fytogeografií státu Nebraska. Od r. 1907 působil 10 let na univerzitě v Minnesotě a poté do r. 1941 v Carnegieho ústavu ve Washingtonu. Převládala u něho dvě témata - dynamika ekologické sukcese a organismální charakter rostlinných formací. Ústředním článkem jeho vědeckého přesvědčení bylo, že "vegetace je svou povahou dynamická". Společenstva v přírodě se mění a vyvíjejí v čase a přírodní krajina, která je v rovnováze s podnebím, dosahuje konečného, tzv. klimaxového vegetačního stadia. Systém vývojových stadií od primitivních shluků po složité formace na určitém stanovišti nazýval "sérií". Kromě toho přirovnával sukcesní stadia v sérii včetně klimaxu k organismu, ovšem "komplexnímu organismu".

V kontrastu s organismickým pojetím společenstva byla práce H. Gleasona z univerzity v Michiganu (1926). Tenrazil zcela protichůdnou představu - tzv. individualistický koncept rostlinné asociace. Vznikla "antiklimaxová" skupina zastánců myšlenky, že rostliny sice vstupují do asociací, ale ty jsou náhodným seskupením, kdy výsledek je dán nezávislým chováním jednotlivých druhů za vždy unikátních okolností.

Tyto diskuse sledoval oxfordský botanik A.G. Tansley a také se jich zúčastnil (20.-30. léta 20. století). Na základě své evropské zkušenosti, že kterýkoli klimatický region zahrnuje více typů vegetace, z nichž každý si zaslouží být nazýván klimaxem, zavrhl ideál "monoklimaxu"

v podobě zavedené Clementsem. Byl přesvědčen, že na speciálním substrátu může vzniknout edafický klimax, pod vlivem pastvy zvířat biotický klimax, působením opakovaných požárů ohňový klimax. Kromě toho odmítal Clementsův koncept společenstva jako "kvazi-organismu", který odolává redukcionistickému rozboru. Ve zdůrazňování sociálních vazeb cítil překážku pro ryze kvantitativní analýzu, kterou prosazoval. Pro organizaci přírody navrhl nový model: ekosystém. V této integrované jednotce byly všechny vztahy mezi organismy poměrně přesně popsitelné monitorováním výměny hmoty a energie, jakož i toků chemických látek v potravních sítích. Chemicko-fyzikální transport mohl být měřen v kterémkoli časovém i prostorovém bodu existence ekosystému, ať už to je les, louka nebo rybník.

Ve stejné době, kdy byla vegetace vnímána jako více či méně integrující součást celku přírody a krajiny, se rozrůžňovaly, zejména v Evropě, geobotanické školy podle toho, na který vegetační rys kladly důraz. Kolébkou rostlinné sociologie se stalo Švýcarsko, kde C. Schröter (Zürich) spolu s Ch. Flahaultem z Montpellier (Francie) vypracovali základní definice (asociace), jež v r. 1910 přijal mezinárodní botanický kongres v Bruselu jako východisko klasifikačního systému vegetace. Tento systém v globálním měřítku propracovali H. Brockman-Jerosch a E. Rübeler. Zakladatelskou postavou v oboru je J. Braun-Blanquet, původem rovněž ze Švýcarska, který od r. 1930 vedl ve francouzském Montpellier mezinárodní geobotanické centrum Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine. Jeho učebnice "Fytocenologie" (1928) se stala vlivným dílem stimulujícím rozvoj této geobotanické disciplíny.

Zurišsko-montpelliérská (někdy psáno: curyšsko-montpelliérská) fytocenologická škola harmonizovala svým přístupem s pestrostí středoevropské a jihoevropské vegetace, zato poměrně jednotvárná vegetace severní Evropy vedla ve Skandinávii k důkladnějšímu studiu synmorfolgie, synekologie a syngeneze. Vznikla zde tzv. uppsalská škola, založená DuRietzem, která na rozdíl od c.-m. školy zavedla jako základní jednotku třídění sociaci (založenou na družích s největší dominancí a frekvencí). Analogicky Fin A. Cajander vytvořil lesnickou typologii.

V Německu vynikl Braun-Blanquetův žák R. Tüxen v syntaxonomii, H. Meusel v synchorologii, H. Walter v ekologii biomů, C. Troll v krajinné ekologii, H. Ellenberg v synekologii. V Norsku pracoval jak se sociacemi, tak s asociacemi R. Nordhagen. V Estonsku razil tzv. uniey T. Lipmaa. V Polsku se rozvíjela škola W. Szafera, v Maďarsku používal braun-blanquetovskou cenologii R. Sósó, v Rumunsku A. Borza a v Jugoslávii S. Horvatič. Na Ukrajině pracoval ordinační metodou s lesními typy P. S. Pogrebnjak. Mnohá další jména podle teritoriální působnosti lze nalézt v publikaci Moravec et al. (1994).

V Rusku se diferencovala řada geobotanických seskupení se známými jmény. Moskevskou školu reprezentuje V. V. Aljechin zdůrazňující životní formy rostlin utvářející formace. Velmi známou postavou je V. N. Sukačev, autor biogeocenologické teorie, odvozené především z lesnické cenologie - jeho termín biogeocenóza je pendantem k Tansleyovu ekosystému. A. P. Šennikov, E. M. Lavrenko, B. M. Mirkin představují řadu fytocenologů, na jejímž konci převládá užívání metody curyšsko-montpelliérského směru. Na opačném pólu stojí L. G. Ramenskij, jehož pojetí vegetace odpovídá individualistickému přístupu známému z USA. Omezení publicity prací zveřejňovaných v domácím jazyku však způsobilo, že "byl objeven" dlouho po konjunkturu disputací o povaze společenstev. Úspěšně na něho navázal T. A. Rabotnov zabývající se interakcemi rostlin na úrovni populací. Leningradská škola V. B. Sočavy směřovala od společenstva směrem k vyšší hladině komplexity a přispěla k teoretickému zázemí ekologie krajiny (Kovář et al. 1980).

V české a moravské botanice a rodící se geobotanice mají po vzniku československého státu významné místo profesori Karel Domin a Josef Podpěra. Zatímco územním těžištěm

prací J. Podpěry byly Morava a Slezsko, K. Domin pracoval především v Čechách, ale také na Podkarparské Rusi a na Slovensku. Dominovo meziválečné působení na Univerzitě Karlově znamenalo položení základů geobotaniky včetně jejího formálního vydělení ve struktuře botanických disciplín (Kovář 1995). V rozsáhlém a mnohostranném díle K. Domina převažují práce taxonomické a fytogeografické, ale jeho zájem upoutala také rostlinná sociologie (Dominova jedenáctičlenná stupnice abundance a dominance pro pořizování fytoecologických snímků je v současné době, zejména v anglosaské jazykové sféře, používána častěji než původnější stupnice Braun-Blanquetova, viz např. Kent et Coker 1992). Jeho žákem a prvním profesorem pražské geobotaniky byl František Schustler (Kovář 1996), jehož životní aktivita v oboru kulminovala na počátku 20. let. Schustlerovy práce nadlouho otevřely známá geobotanická témata, která se jako leitmotivy vracely v následujících desetiletích - studie dealpinských druhů v kontextu středoevropské flóry, monografické zpracování vegetačních poměrů Krkonoš (přípomínkou je Schustlerova zahrádka v Labské jámě), habilitační práce o uplatnění xerothermní květeny ve vývoji vegetace na našem území, téma sukcese akcentované v Americe s diskutováním v kontextu tehdy soupeřících fytoecologických škol, úvahy o subalpinském stupni ve středoevropských horách a o významu horské hranice lesa. Bohužel v r. 1925 F. Schustler v mladém věku zemřel. Podobně nemilosrdný osud stihl později, v předvečer 2. světové války, docenta Pavla Sillingeru, který se coby další protagonistu Dominovy školy habilitoval v r. 1934. Jako soukromý docent působil na přírodovědecké fakultě UK hlavně ve fytoecologii. Pocházel ze Slovenska a řada jeho prací má těžiště tam (Tematínské kopce, monografie o vegetaci Nízkých Tater aj.). Posmrtnou vzpomínku na něho napsal jeho univerzitní kolega, doc. Vladimír Krajina, který proslul nejen jako geobotanik, ale také pro své politické a mimořádné odbojářské zásluhy. Jako prominent antikomunistické opozice po 2. světové válce musel emigrovat a posléze po sobě zanechal významné dílo v oblasti ekologie lesa a ochrany přírody, jakož i nepřehlédnutelnou biogeoklimatickou školu na kanadské univerzitě ve Vancouveru (Jeník 1992, Kovář 1993). Po složitých peripetiích se pražská poválečná geobotanika obnovila s příchodem prof. Jaromíra Kliky, především fytoecologa s vizí praktických aplikací oboru v širší komunální sféře, zejména v územním plánování (jeho tzv. biologický plán krajiny je dobově moderním předstupněm soudobých ekologizujících přístupů v zacházení s krajinou). Pokračovatelem v intencích moravské geobotanické školy byl především J. Šmarda, který s týmem spolupracovníků přinesl řadu prací, např. z ekologie a cenologie vegetace moravských pohoří. V začátcích své odborné dráhy lesnického typologa se na geobotanickém myšlení moravské školy podílel také Alois Zlatník. Nositelem diskuse o uplatnění nových směrů v geobotanice byl Miloš Deyl, generačně i lidsky blízký V. Krajinovi. Jeho nekonvenčně pojaté synekologické dílo o horské vegetaci zakarpatského Pop Ivanu patří k literárním mezníkům oboru. Zatímco Deyl působil v Národním muzeu v Praze, vzniklo v 50. letech zcela nové pracoviště v čerstvě založené Československé akademii věd: Geobotanická laboratoř ČSAV, předchůdce dnešního Botanického ústavu AV ČR v Průhonicích. Jeho vedoucím se stal Rudolf Mikyška, další z význačných postav české geobotaniky. Zabýval se především vegetační klasifikací lesů a jejich sukcesních stadií a stál u zrodu velkého mapovacího díla rekonstruované vegetace našeho území, které stimulovalo další generační rozvoj českých geobotaniků. Skrývá v sobě velký potenciál pro rozvoj komparativního a dlouhodobého ekosystémového výzkumu (Kovář 1997).

Literatura

Jeník J. (1992): Professor Vladimír J. Krajina – honorary member of the Czechoslovak Botanical Society. – *Preslia*, 64: 291-311.

Kent M. et P. Coker (1992): Vegetation description and analysis. A practical approach. – London.

Kovář P. (1995): Padesát let geobotaniky na přírodovědecké fakultě Univerzity Karlovy. - Preslia, 67: 311-318.

Kovář P. et K.Kirchner (1980): Systémový přístup ke studiu krajiny v pojetí V.B.Sočavy. - Sborník ČSGS, 85: 114-119.

Moravec J. et al. (1994): Fytocenologie. (Nauka o vegetaci). - Praha.

Popularizační literatura

Kovář P. (1993): Vladimír J. Krajina (30.1.1905 – 1.6.1993) – vyhnanec a vyslanec české vědy. – Vesmír, 72(10): 584-585.

Kovář P. (1996): Výročí v geobotanice. - Živa, 44(2): 69.

Kovář P. (1997): Srovnávací ekologie a dlouhodobý ekosystémový výzkum. - Živa, 45(2): 55-56.

3. Problém individuality rostlin

Jestliže se snažíme poznat a pochopit organizaci přírody na různých úrovních, jejichž spodní hranice je dána vztahy **mezi organismy navzájem** nebo **mezi organismy a prostředím**, je nutné dobře definovat jedince, jinak bychom měli potíže při zjišťování jejich četností v populacích a společenstvech. U rostlin je to obtížné, protože se jedná o organismy přisedlé (sesilní), pro něž při šíření do prostoru není nezbytná podmínka zcela samostatných (diskrétních) jednotek podmiňujících rychlou mobilitu. Jedinec může být vymezen velmi rozdílně (a) v jednotlivých stádiích vývinu (daných fenologických fázích), (b) v tomtéž stadiu u různých rostlinných druhů (daných velikostí, členitostí, tvarem apod.).

Rostliny tvoří jednu skupinu tzv. **modulárních organismů** (Harper et al. 1986). Narozdíl od organismů **unitárních**, kde je variabilita formy malá (člověk, mravenec, roupice, korál) - jak v ontogenezi jednoho druhu, tak u nejširšího spektra dospělců jednotlivých druhů - modulární organismy vyvíjejí od zygoty sadu rozrůzněných stavebních částí: modulů, které převládají v každém ontogenetickém (fenologickém) stadiu.

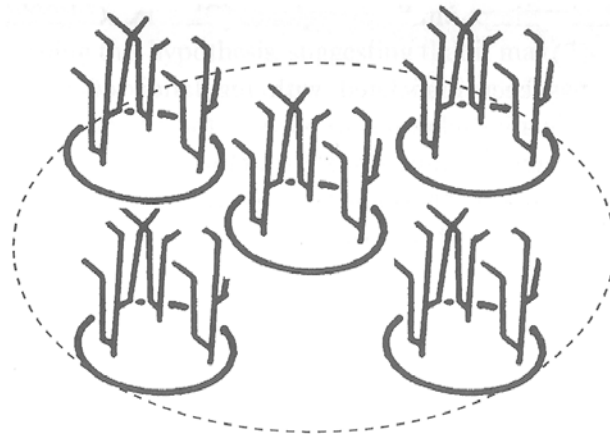
Názorným příkladem jsou vyšší rostliny, jejichž nadzemní část mívá jako základní stavební modul list s úžlabním pupenem a přilehlým stonkovým internodiem. Pupen při růstu generuje další stejné moduly do té doby než vnější **signál** (např. změna v poměru délky dne a noci) probudí zakódovanou reakci spjatou s pohlavním rozmnožováním - objeví se nový modul, např. květ, který umožní vznik novému souboru zygot. Proporce různých modulů se liší podle skupin modulárních organismů, nejen mezi rostlinami, mořskými houbami nebo láčkovci, ale i mezi rostlinami samotnými.

Dvě význačné skupiny jsou charakterizovány převládajícím **směrem růstu** - jednak **vertikálním** (do výšky), jednak **laterálním** (do stran). Příkladem první skupiny mohou být stromy, příkladem druhé skupiny výběžkaté trávy. Právě zástupci druhé skupiny mohou zároveň sloužit jako příklad, u něhož jen nesnadno určíme jedince. Zpravidla to jsou jejich stolony nebo oddenky, které se větví a rozrůstají při povrchu substrátu, v nodech vyhánějí kořeny a nadzemní prýty, ale zůstávají propojeny, což je výhodné pro přesun stavebních látek. Zdánlivý soubor jedinců je tedy - zvláště z fyziologického hlediska - individuem sám o sobě. V určitém okamžiku však spoje mohou zaniknout (mohou být rozloženy nebo mechanicky přerušeny), aniž by to zamezilo rozvoji oddělených - nových individuí. Jednotlivé části takové rozrůstající se sítě (polykormonu), tedy moduly s potenciální autonomií, se nazývají **ramety**.

V jiných případech laterálního ovládnutí prostoru je oddělování modulů jasnější, noví jedinci mají od svého zrodu **diskrétní vymezení** (např. okřehek na vodní hladině). Zmíněné případy dokládají, že jak na souši, tak ve vodě mohou rozsáhlé plochy zarůst rostlinstvem vzniklým z jedné zygoty.

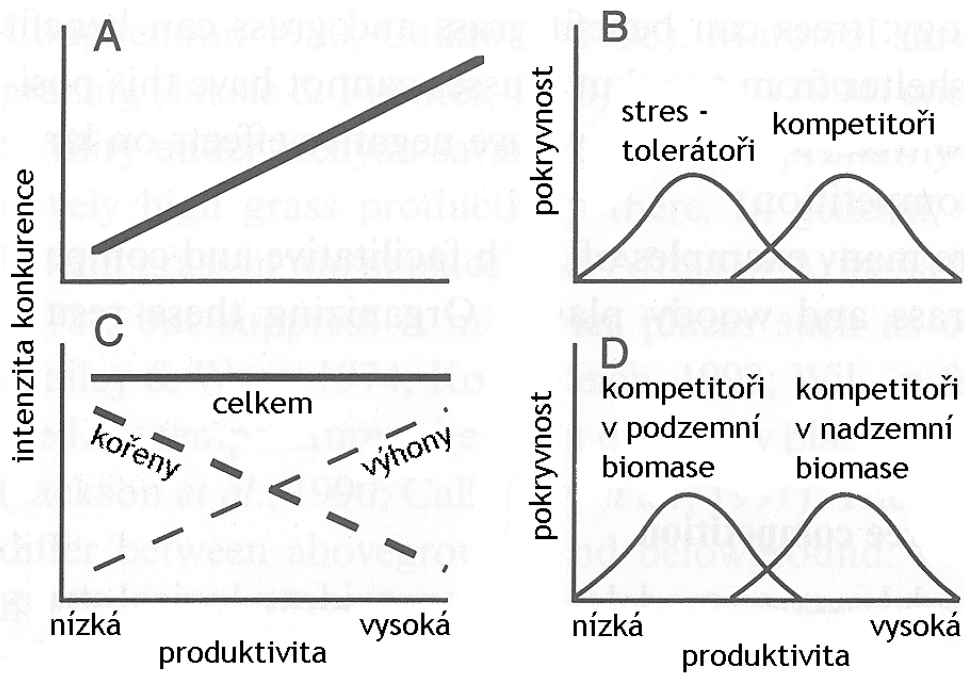
Rostliny s horizontálním růstem do výšky (nejčastěji dřeviny) mají rigidní - **pevný spojovací systém modulů**, který vytrvává (přirůstající dřevo). Avšak jak u bylin s laterálním růstem, tak u dřevin, mohou vznikat **geneticky stejné subpopulace** ovládající značný prostor - **klony**, u nichž experimentální studium demografických či konkurenčních vztahů přináší určité metodické problémy (např. Soukupová et al. 1994, Krahulec 1995). Pro první skupinu uveďme jako příklad jednu z mnohých klonálních trav - třtinu křovištní (*Calamagrostis epigejos*) zarůstající rozsáhlé, lidskou činností poškozené areály, nebo kapradinu hasivku orličí (*Pteridium aquilinum*), u jejichž klonů bylo stáří na základě studií ve Finsku odhadnuto až na 1400 let. Také dřeviny se schopností šířit se **kořenovými výmladky** (např. osika -

Populus tremula, nebo trnka - *Prunus spinosa*) mohou svými klony pokrýt řádově ještě větší plochy.



Obr. 1: Klony některých trav tvořících polykormony v mírném klimatickém pásmu jsou organizovány jako shluky hierarchizovaných autonomních odnoží (nikoli jako pouhé sekvence odnoží integrovaných). Výhody fyziologické integrace se soustřeďují na jednotlivé hierarchie odnoží (souvislé kružnice), které se skládají z přibližně tří propojených generací odnoží, zatímco dochází k interhierarchické konkurenci o půdní zdroje v bazální oblasti jednotlivých klonů (čárkovaná kružnice); (Cheplick 1998, upraveno)

Interakce se sousedy je u klonálních rostlin dána způsobem, jakým umísťují své moduly. V poměrně nedávné době vstoupilo do povědomí rozlišování dvou vyhraněných **růstových typů**, mezi nimiž ovšem existují přechody. Týká se to oddenkatých nebo výběžkatých forem. Buď jsou spoje mezi moduly dlouhé a chabé (nedlouho vytrvávající) - pak se označují jako typ "**querilla**" (partyzánská taktika), vedoucí k rychlému pronikání do prostoru a k účinnému využívání mezer v porostu. Anebo na opačném pólu jsou moduly stěsnané, s krátkým a pevným propojením, vytrvávající na stabilních místech a neproniknutelností odolávající sousedním rostlinám - typ "**falanga**" (taktika semknutého šiku) - Lowett Doust et Lowett Doust (1982).



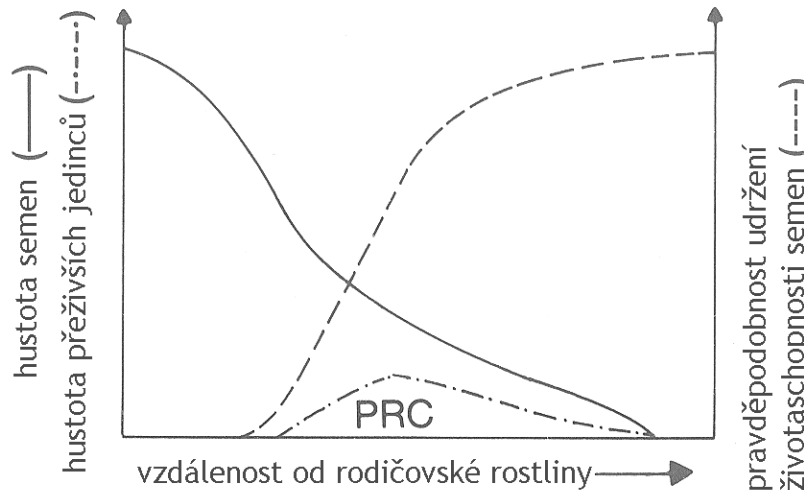
Obr. 2: Různé vztahy mezi konkurencí a produktivitou: konkurence roste s produktivitou (A) tak, že rostliny v méně produktivním prostředí (například trávy) mají tendenci být tolerantní vůči stresu a jsou nahrazovány konkurenčně silnějšími druhy (stromy) - produktivita roste (B). Jiný případ nastává, když se konkurence uplatňuje při všech úrovních produktivity, protože kořenová konkurence klesá a konkurence v nadzemní biomase vzrůstá - produktivita roste (C). Výsledkem je, že rostliny v méně produktivním prostředí jsou silnějšími kořenovými konkurenty a rostliny v produktivnějším prostředí jsou úspěšnější v konkurenci přes nadzemní biomasu (D); (Cheplick 1998, upraveno).

Úspěšnost obou strategií, jsou-li postaveny proti sobě, je sporná, očekáváme-li vyloučení jednoho z rivalů (což je známo z vojenské oblasti, odkud byly paralely odvozeny). Úspěch v dlouhodobém přežívání však mohou zaručovat. Podobně se mohou uplatňovat u dřevin, kde např. liány představují querillovou formu růstu, zatímco stromy s hustým umístěním pupenů, tedy i s hustými korunami, jsou typem falangy.

Co je tedy jedinec? Právě jsme se přesvědčili, že i velká plocha porostlá množstvím rostlin téže "populace", může dávat zavádějící obraz o rozměru této entity. Kays et Harper (1977) zavedli termín "**geneta**", který označuje produkt jedné zygoty, ať je jakéhokoli rozměru či tvaru. Je to tedy "genetický jedinec", složený často z mnoha modulů, např. z velkého počtu prýtlů trav na louce.

Pro podrobnější poznání porostní struktury a dynamiky je smysluplné zabývat se nejen jedinci, ale také jednotlivými moduly, např. alternujícími typy odnoží u některých trav, které podle situace ve struktuře porostu umožňují druhovou koexistenci a mobilitu (Herben et al. 1993, 1994). Kvantifikace počtu semen a jejich distribuce v porostu má smysl nejen pro poznání **reprodukční síly** rostlin v okamžitých podmínkách, ale např. pro podchycení potenciální rezervy ve formě budování **půdní semenné banky** (Kropáč 1966). Podobně role jiných modulů, jednotlivých stonkových úseků anebo celých ramet není v sezónním vývoji stejná (rozlišují je např. býložravci, měl by je tedy rozlišovat i badatel). Je známa neobyčejně velká variabilita jedinců jednoletek - reprezentovaných např. merlíky (*Chenopodium* sp. div.), kdy v různě příznivém prostředí dospějí jedinci v rozpětí několika desítek mm až cm výšky s

několikařadovými rozdíly v počtech vyprodukovaných semen (Dostálek et al. 1987). Tvarová resp. fenotypická rozrůzněnost populací jako odezva na prostředí bývá označována slovem plasticita (Bradshaw 1965).



Obr. 3: Model generační obnovy stromů podle Janzena. Předpokládá se že hustota semen (plná čára) se snižuje se vzdáleností od rodičovské rostliny. Pravděpodobnost přežití semen (přerušovaná čára) naopak roste se vzdáleností od rodičovské rostliny jako výsledek sníženého rizika ohrožení přirozenými konzumenty. Následkem toho křivka populační obnovy (PRC) má vrchol v určité vzdálenosti od rodičovského stromu. Maximální pravděpodobnost přežití semene je vždy menší než 1,0 (Crawley 1986, upraveno).

Už Linné a další generace taxonomů věděli, že některé druhy nejsou homogenní a že projevují velkou proměnlivost ve výšce prýtu, velikosti listů, době kvetení a jiných znacích - spolu se změnou světelné intenzity, výskytu v zeměpisných souřadnicích, nadmořské výšky atd. Myslelo se, že takové rozdíly uvnitř druhu jsou výrazem plasticity, že nejsou dědičnou odpovědí. Podporovaly to např. už první transplantační zahrady v Tyrolích (Kerner 1895). Naproti tomu experimenty botanika G. Turessona počátkem 20. století, které měly za cíl zkoumat hypotézu, že mnohé odchylky v rámci druhu jsou dědičné a že mají adaptivní hodnotu ve vztahu k určitému stanovišti podél pásma výskytu druhu, ukazovaly něco jiného. Turesson se ve 20. letech minulého století snažil podle svých vlastních slov dosáhnout "ekologického porozumění linnéovským druhům", nejprve u druhů švédské flóry, později v širším evropském měřítku. Studoval převážně trvalky, jejichž semena odebraná z různých stanovišť v areálu jejich výskytu pěstoval ve své zahradě. Pozorování jej dovedla k závěru, že morfologické a fenologické diference zaznamenané v terénu se udržovaly i v zahradě, takže se mu jevíly jako dědičné a geneticky založené. Tyto produkty genetické odpovědi druhové populace na povahu prostředí obdařil pojmenováním **ekotypy**. Definoval ekotyp jako populaci nebo skupinu populací rozlišitelnou podle morfologického resp. fyziologického charakteru, křížitelnou s jinými ekotypy téhož druhu, ale zpravidla chráněnou před přirozeným křížením ekologickými bariérami (Turrill 1946). V geobotanice známým příkladem jsou charakteristické ekotypy (klimatypy, ve smyslu Svobody 1953) smrku ztepilého - šumavský, jesenický, krkonošský atd. (Klika 1947, Kantor 1971), jejichž náhrada výsadbami smrku nepůvodní proveniencí a potlačení přirozeného výběru v podmínkách stresu silně přispěla k deteriorizačnímu efektu imisní katastrofy v našich pohraničních horách.

Různé typy proměnlivosti rostlin jsou pojednány v dodnes užitečné publikaci, která byla přeložena do slovenštiny (Briggs et Walters 1973).

Tab. 1: Některé morfologické a fenologické znaky ekotypů (vyselektovaných klonů) třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos* L.) na třech typech stanovišť (Kovář 1999 a nepublikované výsledky)

znaky	ekotypy		
	struskopopílkové deponie (ČR, Polabí)	rudní deponie (ČR, Polabí)	písčité mořské pobřeží (Itálie)
typ růstu	plazivé dlouhé výhony (prostrátní typ)	krátké výhony (trsnatý typ)	středně dlouhé výhony (intermediární typ)
doba kvetení	časněji v létě	později v létě	opakovaně
celková délka oddenků v polykormonech	vyšší	nižší	střední
počet odnoží v polykormonu	nižší	vyšší	střední
převažující způsob šíření v prostoru	vegetativní	generativní	vegetativní
počet a délka listů	vyšší	nižší	nižší
charakter listů	přímé, ploché	úzké, svinuté	variabilita v čase
dormance	nevýrazná	výrazná	chybí
obsah N v nadzemní biomase	nízký	vysoký	neanalyzován
obsah P v n. b.	nízký	vysoký	neanalyzován
obsah Ca v n. b.	nízký	vysoký	neanalyzován
obsah těžkých kovů v n. b.	nízký	vysoký	neanalyzován

Přejdeme-li pak ke studiu populační dynamiky, je významné sledovat procesy zrození, ontogeneze a odumírání jak na úrovni genetických jedinců, tak na úrovni modulů. Jedině tak lze mj. odhalit buď patologický nebo ekologicky nerovnovážený stav.

Modulární, tedy převážně přisedlé organismy, jakými jsou i rostliny, určují své interakce právě svou stavbou. Vznik a zánik modulů proto nelze obejít v úvahách o biodiverzitě a spektrech životních forem.

Literatura

- Bradshaw A.D. (1965): Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. - *Adv. Gen.*, 13: 115-155.
- Briggs D. et Walters S.M. (1973): *Premenlivost' a vývoj rastlín.* - Bratislava.
- Crawley M.J. [ed.](1986): *Plant ecology.* - Oxford.
- Dostálek J., Koblíhová H., Kovář P., Frantík T. et Stejskalová H. (1987): K biologii vybraných druhů z okruhu *Chenopodium album* agg. - *Preslia*, 59: 315-340.
- Harper J.K., Rosen R.B. et White J. [eds.] (1986): The growth and form of modular organisms. - *Philosophical Transactions of the Royal Society of London, Series B*, 313, 3-5.
- Herben T., Krahulec F., Hadincová V et Kovářová M. (1993): Tiller demography of *Festuca rubra* in a mountain grassland: seasonal development, life span and flowering. - *Preslia*, 65: 341-353.
- Herben T., Krahulec F., Hadincová V. et Pecháčková S. (1994): Is a grassland community composed of coexisting species with low and high spatial mobility? - *Folia Geobot. Phytotax.*, 29: 459-468.
- Cheplick G.P. [ed.](1998): *Population biology of grasses.* - Cambridge.
- Kantor J. (1971): Šlechtění smrku pro oblast Hrubého Jeseníku. - *Campanula*, 2: 19-24.
- Kays S. et Harper J.L. (1974): The regulation of plant and tiller density in a grass sward. - *Journal of Ecology*, 62: 97-105.
- Klika J. (1947): *Lesní dřeviny,* - Písek.
- Kerner A. (1895): *The natural history of plants, their forms, growth, reproduction and distribution.* - London: Blackie.
- Kovář P. (1999): Biotic interactions and restoration ecology of abandoned sedimentation ponds of toxic materials. - In: Kovář P. [ed.](1999): *Nature and Culture in Landscape Ecology (Experiences for the 3rd Millennium)*, Praha: Karolinum, p. 290-302.
- Krahulec F. (1995): Species coexistence in temperate grasslands. - *Folia Geobot. Phytotax.*, 30: 113-116.
- Kropáč Z. (1966): Estimation of weed seeds in arable soil. - *Pedobiologia*, 6: 105-128.
- Lowett Doust L. et Lowett Doust J. (1982): The battle strategies of plants. - *New Scientist*, 95: 81 - 84.
- Soukupová L., Marshall C., Hara T. et Herben T. [eds.](1994): *Plant clonality: biology and diversity.* - *Special Features in Vegetation Science 4*, Uppsala.
- Svoboda P. (1953): *Lesní dřeviny a jejich porosty. Část I.* - Praha.
- Turrill W.B. (1946): The ecotype concept, a consideration with appreciation and criticism especially of recent trends. - *The New Phytologist*, 45: 34-43.

4. Životní vzorce a strategie

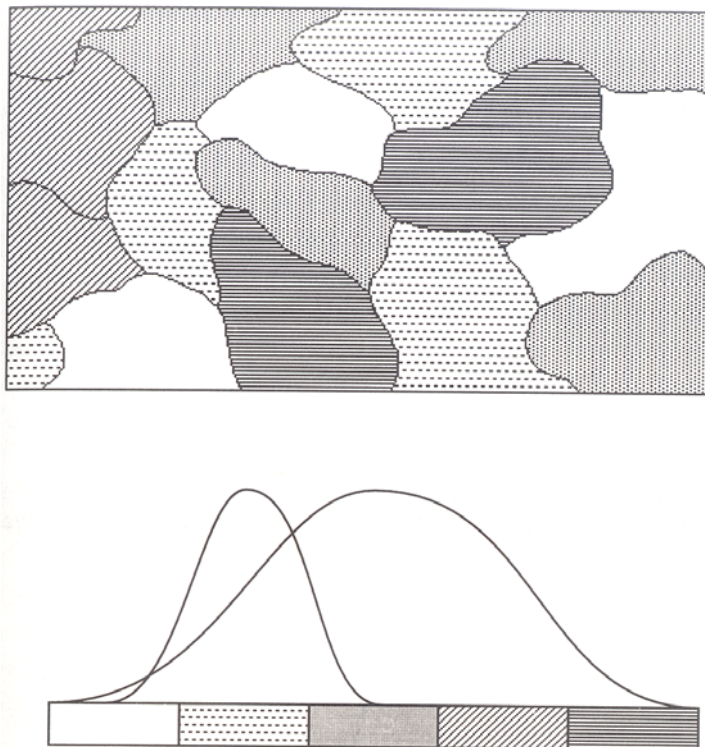
Vlastnosti, které projevují rostlinná společenstva (druhová rozmanitost, biomasa, produktivita, atd.) jsou výsledkem interakcí **jednotlivých rostlin** s jejich bezprostředním fyzikálně-chemickým **prostředím** a s velmi omezeným okruhem **sousedních rostlin** téhož nebo jiných druhů. Kde je nápadná uniformita rostlinných společenstev, vypovídá to o uniformitě substrátu (živinové nebo vodní poměry) anebo o uniformitě silného narušování (např. ohněm nebo defoliací velkými býložravci). Je užitečné uvědomit si existenci vrozených rozdílů v strukturním ustrojení, chování a funkcích mezi rostlinami a živočichy, z čehož vyplývá, že řada principů v rostlinné ekologii nemůže být přenesena mezi principy ekologie živočišné a naopak. Např. většina rostlin je velmi intimně spojena s půdními a geologickými podmínkami, zatímco mnoho živočichů nikoli. Modulární rostliny prokazují vyšší stupeň plasticity v rozměrech, fenologii, rozpětí životního cyklu než unitární živočichové. Na druhé straně okupují méně trofických nik, což znamená, že navzájem intenzivněji konkurují o přírodní zdroje, které jsou pro ně prakticky dostupné. Rostliny mají některé unikátní biochemické pochody spojené s látkovou přeměnou při metabolismu resp. výživě (fotosyntéza), budováním zásob (škrob), tělesnou výstavbou (celulóza, lignin) a chemickou obranou před býložravci (široká škála látek se složitými molekulami, ale může to být i prostý křemík). Rostliny také mají **nepředurčený růst**, umožněný zachováváním meristematických pletiv během celého jejich života.

Rostliny se vzájemně liší v uspořádání životních fází, v načasování reprodukce a smrti. Označíme-li to celé jako **životní vzorec**, pak šíře spektra těchto vzorců vynikne už při srovnání podél měřítka času - od jednobuněčných řas, jejichž dělení trvá pouze několik hodin, až po stromy, které se dožívají nejen stovek, ale i tisíců let. Jiná kritéria rozlišení jsou častost produkce semen (jednou až mnohokrát za život; semelparie znamená zkrácené rozmnožování; iteroparie prodloužené rozmnožování; existuje předčasná a opožděná semelparie a iteroparie - podrobněji viz např. Begon et al. 1997), převládající generativní anebo vegetativní rozmnožování, vztah mezi velikostí a počtem rozmnožovacích jednotek, systém oplozování a způsob šíření zárodků, druh a stupeň semenné dormance, velikost a periodicitu produkce semen (Silvertown et al. 1997).

Aklimatizace je označení pro plastickou změnu organismu v čase, způsobenou prostředím, jemuž byl organismus vystaven v minulosti. Např. se prováděly pokusy s aklimatizací na drobné horské rostlině, šťovíčku dvoubližném (*Oxyria digyna*), jejíž semena byla sebrána z širšího spektra stanovišť (Billings et al. 1971). Ponechala se vyklíčit a semenáčky se pěstovaly v jednotných skleníkových podmínkách po dobu 4 měsíců. Potom se rozdělily do 3 skupin a dále kultivovaly v různých prostředích nastavených v klimatizovaných komorách: teplém, středním a chladném - vždy při noční teplotě o ca 10°C stupňů nižší než byla denní. Celkové rozdíly mezi třemi variantami se také přibližovaly 10°C. Po pěti až šesti měsících růstu v komorách byly série vzorků jedinců z každé skupiny testovány na čistou fotosyntézu - v podmínkách od 10 do 43°C stupňů, a zaznamenávala se optimální teplota pro fotosyntézu. Výsledky ukázaly, že zástupci arktických a alpských populací mají rozdílné aklimatizační schopnosti. Optimální teploty pro alpské rostliny (pocházející z Kalifornie) se posunuly až o 11 stupňů v závislosti na teplotách, při nichž byly pěstovány v období před měřením fotosyntézy, zatímco optimální teplota pro arktické rostliny (z Aljašky) se posunula pouze o 1 stupeň. Podobné účinky s aklimatizací byly prokázány u rostlin s celkově odlišným, byť do jisté míry diversifikovaným životním vzorcem, jaký představují u stromů borovice anebo některé pouštní keře. Vztah mezi rostlinami a prostředím může být zapsán následovně:

$$\text{fenotyp} = \text{genotyp} + \text{převládající prostředí} + \text{minulé prostředí}$$

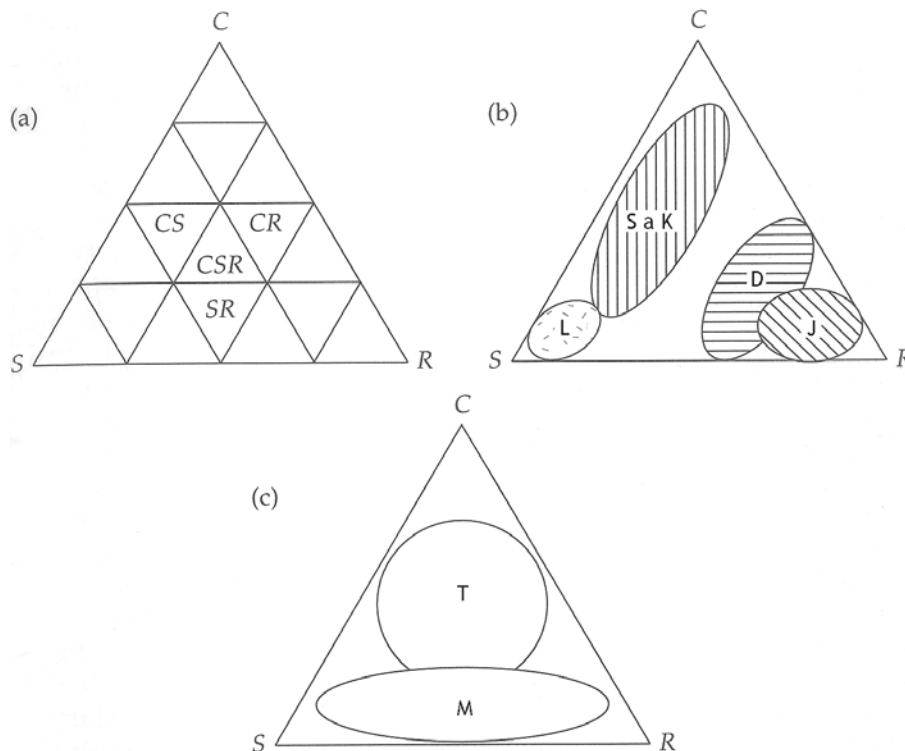
Značná pozornost byla věnována otázce, které životní vzorce mají větší pravděpodobnost uspět v rozličných typech prostředí. Objevila se řada důležitých zobecnění, ale co je velmi důležité - že několik různých typů životních vzorců s velkou pravděpodobností nalezneme v určitých rostlinných společenstvech anebo v určitých stádiích sukcese. Může být pouze jeden matematicky optimální životní vzorec pro dané životní prostředí, nicméně historie místa a okolnosti mohou svést dohromady více druhů, které řeší různé problémy přežití a rozmnožování. Proto se teoretické optimum může lišit od nejlepšího praktického řešení.



Obr. 4: Hypotetické spektrum plošek v prostředí, jejichž uspořádání se řídí gradientem zdrojů a rozmístěním rostlinných "specialistů" a "generalistů". První z nich se nachází ve třech typech plošek, druhý pak ve všech typech (Bazzaz 1996, upraveno)

Jedna z prvních teorií rozlišujících životní vzorce navrhovala **r- a K- selekci** prostředím (MacArthur 1972). Koncepce r/K předpokládá kontrast mezi druhy, jejichž jedinci byli na jedné straně vybráni stanovištěm s existencí silně krátkodobou (efemérní) či nepředvídatelnou, anebo na druhé straně stanovištěm, které je dlouhodobě existující (trvalé) či má předvídatelnou sekvenci období (sezónnost). V prvním případě je zvýhodněn životní vzorec rychlého zvětšení počtu jedinců, kteří nemají konkurenci (v daném čase nebo v daném prostoru), brzy dospějí a investují do velkého počtu dormantních semen; přežití silně kolísá ve vztahu k nepředvídatelnosti prostředí, v němž se vyskytují. V druhém případě je zvýhodnění vztaheno k **nosné kapacitě prostředí K**, kdy jedinci daného druhu mají schopnost udržovat populaci za podmínek konkurence, jejíž výsledky u dospělců spouštějí plodnost a další přežívání. Na rozdíl od r-selekce je K-selekce příznivá pro velikost jedinců i pro velikost semen. Pianka (1970) předpověděl, že při vysokých hustotách (tedy za předpokladu silnější konkurence) je optimální strategie (1) alokovat (přidělovat) méně zdrojů na reprodukci a více na udržení dospělého jedince a (2) produkovat méně, ale větších potomků (semen). To se

zdálo být jasné, ale tato dichotomie byla velmi hrubá, protože zdatnost (fitness) je udávána faktory ovlivňujícími rychlost vývinu, přežívání a množivost (fecundity) - a ty mohou být ovlivňovány zcela odlišnými způsoby populační hustotou. Grime (1979) klasifikaci rozšířil, aby mohl zohlednit to, co nazval intenzitou zátěže (stresu), které jsou rostliny vystaveny na různých stanovištích. Stanoviště klasifikoval v souřadnicích **narušování (disturbance)**, **konkurence (kompetice)** a **zátěže (stresu)**. Hlavním problémem tohoto přístupu je, že zátěž (stres) není měřitelná. Podmínky extrémně stresující jeden druh mohou být optimální pro druh jiný (Lepš et Spitzer 1988, Jarošík 1992).



Obr. 5: (a) Grimeův model rozptylu životních strategií rostlin založený na poměru konkurence (C), disturbance - narušení (R - ruderály) a stresu - zátěže (S). Kombinace (např. CSR) představují přechodné životní strategie. (b) Grimeovo hodnocení životních strategií většiny stromů a keřů (S a K), lišejníků (L), dvouletků (D) a jednoletků (A). (c) Typické životní strategie většiny mechorostů (M) a trvalek (T). (Barbour et al. 1999, upraveno)

Druhy byly v tomto souřadnicovém schématu roztrženy na ruderální, kompetitivní a stres-tolerantní s kontinuálními přechody resp. kombinacemi **uvedených (bionomických, adaptivních) životních strategií** (Slavíková 1986). Vezmeme-li za příklad nám dobře známé střeoevropské prostředí mírného klimatického pásu s aktuálním problémem atmosférického znečištění, můžeme rozlišit následující situace (Kovář 1982, 1988):

(a) prostředí je zatěžováno více méně stálými, byť ne velkými dávkami atmosférického znečištění, které sytí přízemní vrstvu ovzduší a rostlinné porosty tzv. povrchovým depozitem (Brabec et Kovář 1985) - v tomto případě jde o formu zátěže (stresu); rostliny s kompetitivní strategií zaměřenou na ovládnutí prostoru hustými strukturovanými orgány (větvením, listovím) jsou vlivem vysoké intercepční (zachycovací) schopnosti vůči spadu stresu více vystaveny a znevýhodněny; ruderální rostliny jsou pro svůj kratší životní cyklus vystaveny méně a jejich reprodukce nemusí být výrazně ovlivněna; optimálně v takovém prostředí

(teoreticky) přežívají rostliny stres-tolerantní, které však v typické (sukulentní) podobě v mírném pásmu nejsou,

(b) prostředí je vystaveno znečištění se silnými dávkami polutantů (katastrofické události resp. epizody typu úniků znečištěnin, prашných epizod apod.), kdy jsou jednotlivá patra či vrstvy porostů souvisle pokryty silným depozitem blokujícím jak základní pochody (fotosyntézu, transpiraci), tak poškozující rostliny i mechanicky - v tomto případě jde o formu narušení (disturbance); k újmě přicházejí všechny přítomné rostliny (Kovář 1986). Nicméně šanci na přežití mají rostliny ruderalní, jejichž populace zahrnuje dospělé jedince schopné i při poškození zplodit potomstvo (část rychle dozrávajících semen), také některé semenáčky uniknuvší masivní destrukci anebo klidová stadia (semena v půdní semenné bance), která se vyhnula přímému dosahu atmosférické epizody a zdárně vyklíčí,

(c) prostředí bez znečištění, v němž působí jiné formy zátěže a narušování; přirozeně se střídají sukcesní stadia s r- a K- strategií, tedy s ruderalními a kompetitivními elementy v sukcesních sledech mírného klimatického pásu.

Tabulka 2: Vztahy ekologických proměnných a životních strategií rostlin (Kovář 1982):

ekologická podmíněnost			
vegetace	disturbance	stres	Grime (1979)
typ znečištění	akutní	chronický	Chamberlain (1970)
rostliná životní strategie	ruderalní	stres-tolerantní	Grime (1979)

Další, složitější teorie týkající se životních vzorců a strategií, se odvíjela od "**principu alokace**" (přidělování resp. rozdělování zdrojů), kde organismy odkázané na konečné zdroje musí volit mezi konkurujícími si požadavky (Cody 1966). Např. musí být kompromis mezi zájmy podporujícími plodnost (množivost) a podporujícími přežití (Williams 1966, Stearns 1976). Cílem teorie je srovnání zdatnosti fenotypů, které se liší rychlostí vývinu nebo věkově specifickou množivostí anebo programem přežívání za specifikovaných ekologických okolností. Zdatnost se měří jako rychlost růstu (r) fenotypu (p) v prostředí (E) podle rovnice:

$$l =_{t=0} e^{-rt} l_t(p,E) b_t(p,E)$$

kde t je stáří rostliny v rocích, $l_t(p,E)$ je podíl rostlin, jež přežijí od rozšíření semen do stáří t, a $b_t(p,E)$ je množivost fenotypu p ve stáří t v prostředí E. To je míra odpovídající zdatnosti v konstantním, na hustotě nezávislém prostředí, ale může platit i pro populace na hustotě závislé. Vskutku, maximalizace rychlosti růstu u populací na hustotě závislých je ekvivalentní maximalizaci nosné kapacity prostředí. Tato ekvivalence není ekology široce uznávána, někteří považují obě maximalizace za **alternativy** jako u dichotomie mezi r- a K- selekcí.

Jeden z nejostřejších praktických problémů v ekologii rostlin se odvozuje od skutečnosti, že je častý výrazný polymorfismus v modifikacích životního cyklu jednoho druhu (Rychnovská et Jakrllová 1990) a dokonce jednoho individuálního potomstva. Přinejlepším to

znamená, že musí být analyzovány velmi velké vzorky rostlin, abychom určili reprezentativní průměrné hodnoty parametrů životních strategií. Přinejhorším to znamená, že průměrné hodnoty parametrů životních strategií jsou bezvýznamné jako charakteristika.

Literatura

Barbour M.G., Burk J.H., Pitts W.D., Gilliam F.S. et Schwartz M.W. (1999): Terrestrial plant ecology. - Menlo Park.

Bazzaz F.A. (1996): Plants in changing environments. – Cambridge.

Begon M., Harper J.L. et C.R. Townsend (1997): Ekologie. Jedinci, populace a společenstva. - Olomouc.

Billings W.D., Godfrey P.J., Chabot B.F. et Bourque D.P. (1971): Metabolic acclimation to temperature in arctic and alpine ecotypes of *Oxyria digyna*. - Arctic and Alpine Research, 3: 277-289.

Cody M.L. (1966): A general theory of clutch size. - Evolution, 20: 174-184.

Grime J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. - Wiley, Chichester.

Chamberlain A.C. (1970): Interception and retention of radioactive aerosols by vegetation. - Atmos. Environ., 4: 57-78.

Kovář P. (1982): Plant strategies and the crop cultivation strategy in polluted environment. - Ecology (CSSR), 1(3): 337-342.

Kovář P. (1988): A comparison of different life strategies and morphological types of plants with respect to seasonal particle deposition. - Sci. Total Environ., 73: 203-216.

MacArthur R.H. (1972): Geographical ecology. Patterns in the distribution of species. - Harper & Row, New York.

Pianka E.R. (1970): On r- and k-selection. - American Naturalist, 104: 592-597.

Rychnovská M. et Jakrlová J. (1990): Alternating dominance: a manifestation of ecological strategy in a seminatural *Nardus stricta* grassland. - In: Krahulec F., Agnew A.D.Q., Agnew S. et Willems H.J. [eds.](1990): Spatial Processes in Plant Communities, SPB Academic Publishing bv, The Hague, p. 185-189.

Silvertown J., Franco M. et Harper J.L. [eds.](1997): Plant life histories. Ecology, phylogeny and evolution. - Cambridge.

Slavíková J. (1986): Ekologie rostlin. - Praha.

Stearns S.C. (1976): Life-history tactics: a review of ideas. - Quarterly Review of Biology, 51: 3-47.

Williams G.C. (1966): Adaptation and natural selection. - Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Popularizační literatura

Brabec E. et Kovář P. (1985): Úklady atmosféry. - Vesmír, 64: 156-157.

Jarošík V. (1992): Životní strategie a prostředí. - Vesmír, 71(1): 43-44.

Kovář P. (1986): Jak pěstovat plodiny ve znečištěném prostředí? - Vesmír, 65(11): 634-637.

Lepš J. et Spitzer K. (1988): Bionomické strategie rostlin a živočichů. - Vesmír, 67(9): 523-526.

Rambousková H., Kovář P. et Boháč J. (1990): Rozmanitost krajiny, životní strategie, ekotony. - Vesmír, 69(10): 578-583.

5. Růstové formy rostlin

Tvarový projev adaptační reakce na prostředí je u rostlin prvním, nejnápadnějším symptomem jejich životního vzorce modifikovaného mikroevolucí na populační úrovni (Kirschner et Štěpánek 1989). **Prostorové uspořádání rostlin** má existenciální význam pro určení jejich zdatnosti resp. **reprodukční síly** (Lovett Doust et Lovett Doust 1988). Růstové a tvarové vlastnosti jednotlivých příslušníků různých druhů udávají podobu jejich soutěžení s jinými - zpravidla se dostávají do přímé interakce s 5 - 10 jednotlivci jiných druhů (Herben et al. 1990). Dále, kompetice bývá asymetrická - velké rostliny mají mnohem větší vliv na úspěšnost malých rostlin. Zatímco interakce jak mezi živočichy navzájem, tak mezi živočichy a rostlinami se odehrávají na velkém prostoru (hmyz roznáší pyl, velcí živočichové semena, patogeny se šíří vzduchem - to vše na velké vzdálenosti), většina významných interakcí mezi rostlinami je hlavně lokální. Spolu s dalšími rozdíly, které byly uvedeny v předchozí kapitole, to znamená, že teoretická rostlinná ekologie potřebuje odlišný logický základ než teoretická zoekologie.

Mezi cévnatými rostlinami je obrovská **variabilita vzrůstových rozměrů a forem**, od nepatrných jednoletých rostlin, které produkují třeba jen několik semen v rozmezí týdnů až po gigantické jehličnaté stromy s velikou úrodou semen v periodách i několika staletí (Begon et al. 1997). Byla navržena řada pásem rostlinných růstových forem, ale největší váhu si získalo třídění dánského ekologa P. Raunkiaera z 30. let 20. století. Jeho systém je založen na přesné pozici, v níž rostlina vyvíjí a udržuje perenující (přežívající) pupeny na nepříznivé období. Jestliže nepříznivé období chybí (např. v nepřetržitě teplých a vlhkých tropech), pak se většina přítomných rostlin dá srovnávat se stromy - své přetrvávající pupeny udržují na vzdušných, často dřevnatých výhonech. (Dřeviny jsou Raunkiaerem zařazeny mezi fanerofyty; všechny fanerofyty roztřídil podle velikostních kategorií na velké, >30 m; střední (8-29 m), malé (2-7 m) a drobné (<2 m) - tj. mega, meso, mikro a nano-fanerofyty. Pokud je nepříznivé období chladné, mohou převažovat rostliny s vytrvalými pupeny velmi blízko při zemi (chamaefyty) nebo v extrémech v úrovni povrchu půdy (hemikryptofyty). V mimořádně suchých podmínkách přežívají podzemní chráněná zásobní pletiva (pak převažují geofyty nebo jiné kryptofyty - s podzemními hlízami, cibulemi apod.). Navzdory anachronní terminologii klasifikační systém přežil, protože je založen na ekologicky významných charakteristikách (Raunkiaer 1934).

Tvar a velikost listů široce kolísá jak uvnitř, tak mezi různými růstovými formami rostlin. Rozdílné podoby cévní žilnatiny, stupně dělení, zubatosti listového okraje, tloušťky a druhu povrchové vrstvičky vosků se vyskytují v nespočetných kombinacích (Kovář et Sklenář 1996, Sklenář et Kovář 1996), přičemž každá ovlivňuje intercepci světla, tepelnou rovnováhu, teplotní regulaci, vodní provoz a difúzi CO₂. Je např. široká korelace mezi vodní dostupností a rozměrem listu; ty největší listy se nacházejí v tropických deštných lesích, středně velké listy v lesích mírného klimatu a malé listy v pouštích, v tundře nebo u rašelinných společenstev - buďto v podmínkách sucha nebo chladu (Crawley 1986). Životnost listů se také liší význačně, jak mezi druhy na jednom typu stanoviště, tak mezi prostředními odlišného charakteru.

Jednoletky

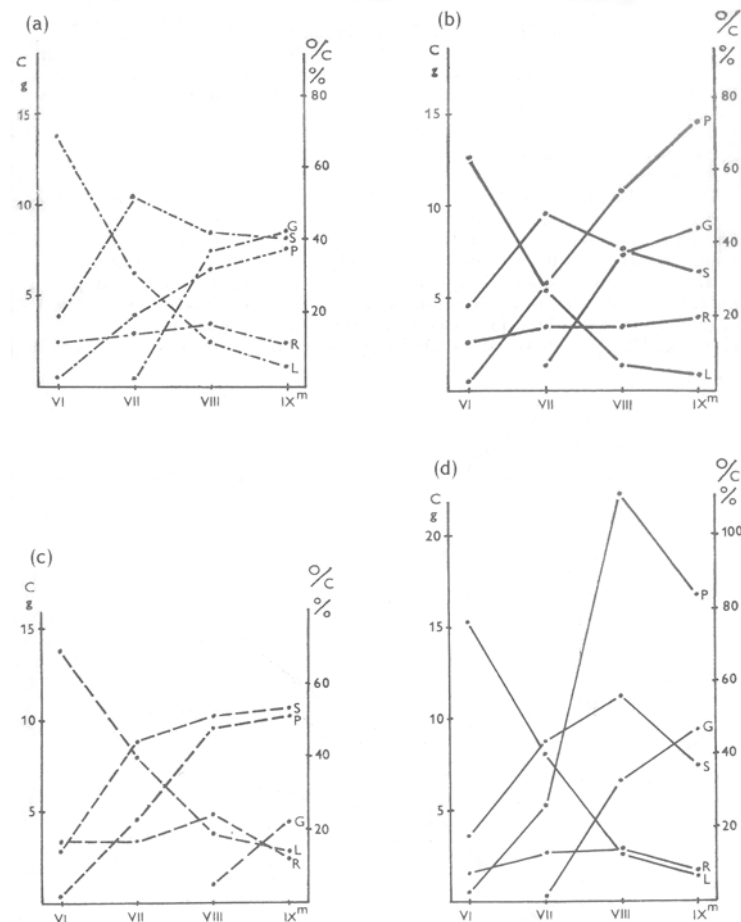
Pokud budeme rostliny posuzovat z hlediska jejich zdatnosti resp. úspěšnosti, pak o jednoletých rostlinách můžeme říci, že mají řadu **předností**: (1) brzy se reprodukují, protože mají potenciál pro velmi vysokou rychlost růstu a (2) mohou přežít nepříznivé podmínky jako dormantní semena v půdě. Pokud proti tomu vážíme také **omezení**, jsou dvě: (1) je pro ně obtížné narůst do dostatečné velikosti za sezónu natolik, aby mohly konkurovat vysokovzrůstným trvalkám, a (2) jejich existence je závislá na tom, jestli se v prostředí objeví dostatek mikroprostředí pro každou generaci - pokud ne, nedojde k obnově. Rovnováha mezi

oběma protistojnými silami je určena drsností nepříznivého období, hustotou konkurující vegetace a četností narušení.

Formálně vzato, když F je průměrná plodnost rostlin přežívajících do reprodukce a S je frakce semen, jež přežívá do reprodukce, pak roční rychlost růstu populace je $\Lambda = S \cdot F$.

Když Λ je menší než 1, populace se zmenšuje, když je Λ větší než 1, populace exponenciálně roste. Statická populace je, když Λ se rovná 1.

Bylo by však chybou automaticky považovat jednoletky za rostliny s r -selekčním demografickým chováním a to v případě, že má jednoletka extrémně malou rychlost růstu populace. Ta totiž může záviset na tom, jestli je každoročně k dispozici v ekosystému vhodné mikrostanoviště. Pokud ne, pak druh přežívá pouze v podobě semenné banky a také v ní je jistá nestabilita, která musí být vzata v úvahu. Např. jestliže k obnově dochází každý druhý rok a počet semen, jež v roce přežila, je B , pak $S \cdot B \cdot F$ jedinců v populaci je produkováno každé dva roky, čili roční rychlost růstu bude nižší: $\Lambda = (S \cdot B \cdot F)^{1/2}$. Jestliže se mezery v porostu vhodné pro růst druhu objeví jednou za x let, pak $\Lambda = (S \cdot B^{x-1} \cdot F)^{1/x}$. Čili limitace je významná, pokud existuje v čase snížená frekvence výskytu otevřených stanovišť a stupeň přežití v semenné bance je nízký.



Obr. 6: Procentické rozložení biomasy jednotlivých orgánů během růstu blízce příbuzných druhů rodu merlík (*Chenopodium*). (a) - *Chenopodium album*, (b) - *C. ficifolium*, (c) - *C. strictum*, (d) - *C. suecicum*. C - hmotnost celé rostliny, O/C - podíl hmotnosti orgánu na hmotnosti celé rostliny, R - kořen, S - lodyha, L - listy, G - generativní orgány. (podle Dostálka et al. 1997, upraveno)

Na stanovištích charakterizovaných vlhkými zimami a suchými léty mnoho jednoletek klíčí už na podzim a vytváří růžice s přezimujícími listy (tzv. **ozimé jednoletky**). Rychlý růst pak začíná každoročně v časném jaru s kvetením brzy v létě a semena dozrávají ještě před pozdně-letním suchým obdobím. Tento typ životního vzorce je běžný u společenstev v mírném pásmu např. na dunách nebo u zahradních plevelů (*Lamium purpureum*, *Poa annua* aj.). Fenologie ozimých jednoletek jim zajišťuje, že jejich vegetativní části unikají pozornosti většiny herbivorů - ovšem s výjimkou drobných býložravců, kteří se živí i přes zimu (králíci, hraboši). Letní jednoletky přezimují jako dormantní semena, klíčí na jaře a rychle rostou, aby jejich semena dozrála v létě nebo v časném podzimu. Některé z letních jednoletek jsou schopny za sezónu vytvořit díky rychlému růstu uzavřené, monospecifické porosty (např. *Impatiens glandulifera* na bahnitém říčním pobřeží). Jiné, jako *Galium aparine*, dokáží persistovat v husté vegetaci, dokonce pod stromovým zápojem a to díky časně klíčícím velkým semenům, rychlému a popínavému růstu.

Monokarpické (semelparní) víceleté rostliny

Rostliny, které stráví jeden nebo více roků ve vegetativním stadiu před tím než vykvetou, aby ihned po dozrání semen zanikly, se nazývají "**big bang**" **stratégové**. Na jednom pólu jsou dvouleté rostliny, jako třeba *Melilotus alba*, na druhém pólu dlouhověké rostliny, např. *Puya raimondii* z Bolívijských And nemusí kvést do svých sta let. Mezi těmito dvěma extrémy je řada druhů rostlin, které jsou více či méně dlouhověké v závislosti na příležitostech k růstu a na historii ztrát listů apod.

Jestliže rostlina stráví x let ve vegetačním stadiu před kvetením, průměrná roční rychlost populačního růstu je

$\Lambda = (S \cdot F)^{1/x}$, kde S je počet ročně přeživších jedinců. Pro danou plodnost F rychlost růstu rapidně klesá s tím, jak roste odklad reprodukce x . Vážíme-li proti tomu výhodnost "big bang" reprodukce, pak: (1) plodnost větších rostlin může být účinně vysoká na to, aby kompenzovala odklad reprodukce, nebo (2) velká úroda semen může nasytit místní predátory semen, takže obnova zbylými semeny může být zajištěna. Navíc, dlouhé časové prodlevy mezi semennými úrodami mohou snižovat mortalitu působenou semenožravými specialisty, protože tito herbivoři nemají šanci se namnožit během period bez semen.



Obr.7 : Rozdíly v architektuře (délka rhizomu, uspořádání větvení, vytrvalost listů) mezi *Aster* a *Solidago* (Bazzaz 1996, upraveno)

Vytrvalé byliny

Bylinné trvalky zahrnují extrémně diverzifikovanou skupinu co do různých růstových forem - každý typ má více či méně unikátní aspekty populační dynamiky a životního vzorce. Srovnáváme-li např. jednu jejich skupinu - "obnovující se trvalky", resp. kryptoftyty, se stromy, vyniknou jejich výhody či nevýhody. Obě skupiny ovládají svůj prostor, ale výhony kryptoftytů mizejí a přežití závisí na podzemních orgánech. Výhodou přitom je nezranitelnost suchem, chladem nebo jiným poškozením během nepříznivého období. Hlavní nevýhodou ve srovnání s dřevinami je, že jejich individuální postavení v rostlinném zápoji soupeřícím o světlo musí být každoročně znovuobnovováno. Další výhodou životního stylu těchto bylin, které se dělí s dřevinami o prostředí, je schopnost pohybu rhizomů, stolonů nebo zakořeňujících výběžků (Jeník 1956, 1975, 1976). Jsou proto schopné radiálního šíření do velkých klonálních porostů (např. *Holcus mollis*) nebo "přeskakování" bariér jinak neobyvatelného substrátu (*Potentilla reptans*) nebo pronikání do hustého porostu v okolí stylem "querilla" (*Trifolium repens*).

Achillovou patou těchto bylin jsou jejich perennující orgány (rhizomy, hlízy, cibule apod.). Ty musí být rezistentní vůči patogenům a herbivorům a musí být schopny přežít tvrdé podmínky nepříznivého období. Víme poměrně málo o těchto rostlinách, protože studovat podzemní části rostlin není snadné.

Stromy a stromovité rostliny

Aby získaly své místo na slunci (doslova), odkládají stromy investice do množení na dobu, kdy narostly do dostatečné velikosti k tomu, že mohou přežít nepříznivé období. Teprve potom věnují zdroje na reprodukci, pokud jsou dostupné (zvláště v letech s počasím výhodným pro opylení nebo v letech, kdy jsou vzácní herbivoři). Jedinci, kteří nejsou schopni zaujmout místo v zápoji, obvykle hynou. O populačním růstu stromů není dost dat pro jejich dlouhověkost (přesahuje výrazně délku života ekologů). Mnohé je postaveno na odhadech.

Část literatury o architektuře stromového zápoje věnuje pozornost paletě cest, jimiž stromy exploatují ovzdušné prostředí (Jeník 1973). Např. se rozlišují strategové "jedné vrstvy", kdy listy jsou rozprostřeny horizontálně v jedné vrstvě, a strategové "více vrstev" s distribucí listů do více, vertikálně separovaných vrstev. První mají vyšší intenzitu čisté fotosyntézy při nižších světelných intenzitách, zatímco druhá skupina je daleko více rezistentní vůči suchu. V obecnosti se dá o problému konstatovat, že (1) trojrozměrné uspořádání větvení je obtížné kvantifikovat, (2) je těžké odlišit u větvení podmíněnost mikroprostředím a genetikou, a (3) selekční výhoda rozdílů ve větvení mezi druhy a mezi stanovišti není jasná.

Produkční ekologie kulturního lesa má vypracovánu řadu metodik s ohledem na dřevinné dominanty a podmínky, v nichž rostou (tzv. výchovné seče) - jejich cílem je optimálně upravit využití fotosyntetického potenciálu ve vztahu k ozářenosti (Chroust 1997).

Fyziognomie rostlinných porostů

Fyziognomie porostu nebo společenstva (synmorfologie) je kombinací vnějšího vzhledu vegetace, její vertikální struktury (resp. architektury či rozvrstvení biomasy) a růstových forem převládajících druhů. Zajímavé na ní je mj. to, že nemůže být s větší přesností předpovězena z pouhého výčtu taxonů, jež jsou přítomny ve společenstvu (hlavní atributy zmíněné výše jsou proměnlivé v závislosti na vlivech interakcí s prostředím a s kombinací druhů spoluutvářejících formaci). Na druhé straně poznání ekologického optima v areálech rozšíření hlavních vegetačních typů umožnilo již A. von Humboldtovi v 18. století vymezit základní fyziognomické formace (dnes je můžeme také označit jako biomy) a umístit je do klimatických souřadnic (viz kap. 2).

Zápoj může být definován jako procento povrchu půdy, kryté vegetací při její svislé projekci. Indikuje míru zastínění půdního povrchu, ale nevypovídá o stupni (intenzitě) zástínu. Dva typy lesa mohou mít stejný zápoj (např. 100 %), ale u jednoho z nich je světelný požitek redukován mírně, zatímco u druhého povážlivě. Jestliže má určitý lesní porost převládající stromy s architekturou, která obnáší mnoho překrývajících se vrstev, je frakce zachyceného slunečního záření vyšší než u jednoduchého (jednopatrového) zápoje - méně světla tedy pronikne až k půdnímu povrchu. Abychom mohli kvantifikovat množství překrývajících se listoví, je třeba změřit index listové plochy (**leaf area index, LAI**).

$$\text{LAI} = \frac{\text{celková plocha listoví (pouze jedna strana povrchu)}}{\text{plocha povrchu půdy}}$$

Zpravidla se zjišťuje plocha listoví sebraného ze série menších vzorků, vztažených např. na 1 m² povrchu půdy, přičemž se změří jejich kumulativní plocha povrchu. LAI se vypočte z uvedeného vztahu a zjistí se průměrná hodnota vypovídající o charakteru daného porostu.

Řada polních plodin, např. kukuřice, má hodnotu LAI kolem 4, což znamená, že na každý m² půdy připadají 4 m² kukuřičného listoví (Kovář 1986, 1988). Z přirozených typů vegetace se uvádí LAI pro tundru 1-2, travinný biom 5-8, opadavý listnatý les 5-8, tajgu 9-11, tropický deštný les 10-11 (Larcher 1995).

Druhová bohatost a floristické složení spolu s pokryvností a dominancí, závislémi na prostorových resp. níkových příležitostech metabolických typů rostlin, jsou samozřejmě rovněž důležitými charakteristikami vegetace (viz kap. 6, 9, 10). Potřeba vytvářet ne-fylogenetické klasifikace organismů vyvstala při poznávání struktur a funkcí ekosystémů dávno v historii, možná bychom ji mohli stopovat až k Theofrastovi, ale teprve v průběhu 20. století dospěla k formulaci tzv. **funkčních typů** anebo **guild**. Root (1967) zavedl ekologický koncept guildy jako "skupiny druhů využívajících týchž zdrojů v prostředí podobným způsobem" nebo "druhů, jež se významně překrývají ve svých níkových požadavcích". Guilda bývá nejčastěji spojována s dělbou o potravní zdroj. Cummins (1974) diskutoval funkční seskupování organismů, které vyžaduje "...důraz na důležité ekologické otázky orientované na procesy". Smyslem je nalezení poměrně malého počtu funkčních typů a tyto nové skupiny pak mají dovolit uvažovat o významných mezipopulačních vztazích. Návazným termínem je charakteristický (nebo adaptivní) syndrom, který popisuje určité rysy, jež nemohou být zanedbány, protože určují především společnou funkční roli, někdy i společný fylogenetický původ (Stebbins 1974). Nejnovější snahou je předpovídat odpověď funkčních typů na široké spektrum podmínek prostředí pod tlakem globálních změn (Smith et al. 1998).

Literatura

Bazzaz F.A. (1996): Plants in changing environments. – Cambridge.

Begon M., Harper J.L. et C.R. Townsend (1997): Ekologie. Jedinci, populace a společenstva. - Olomouc.

Crawley M.J. [ed.](1986): Plant ecology. - Oxford.

Dostálek J., Koblíhová H., Kovář P., Frantík T. et Stejskalová H. (1987): K biologii vybraných druhů z okruhu *Chenopodium album* agg. - Preslia, 59: 315-340.

Cummins K.W. (1974): Structure and function of stream ecosystems. - BioScience, 24: 631-641.

Herben T., Krahulec F., Kovářová M. et Hadincová V. (1990): Fine scale dynamics in a mountain grassland. - In: Krahulec F., Agnew A.D.Q., Agnew S. et Willems H.J. [eds.]: Spatial Processes in Plant Communities, The Hague, p. 173-184.

Chroust L. (1997): Ekologie výchovy lesních porostů. - Opočno.

Jeník J. (1956): Ekologický význam větru pro vegetaci Předních Měďodolů v Belanských Tatrách. - Preslia, 28: 225-239.

Kovář P. (1988): A comparison of different life strategies and morphological types of plants with respect to seasonal particle deposition. - Sci. Total Environ., 73: 203-216.

Larcher W. (1995): Physiological plant ecology. - New York.

Lovett Doust J. et Lovett Doust L. [eds.](1988): Plant reproductive ecology. Patterns and strategies. - New York - Oxford.

Raunkiaer C. (1934): The life forms of plants and statistical plant geography. - Oxford.

Root R.B. (1967): The niche exploration pattern of a blue grey gnatcatcher. - Ecological Monographs, 37: 317-330.

Smith T.M., Shugart H.H. et Woodward F.I. [eds.](1998): Plant functional types. - Cambridge.

Stebbins G.L. (1974): Flowering plants: Evolution above the species level. - Massachusetts.

Popularizační literatura

Jeník J. (1973): Tropický deštný les I.-VI. - Živa, 21(1): 2-5, (2): 42-45, (3): 82-85, (4): 122-126, (5): 162-165, (6): 202-206.

Jeník J. (1975): Život tropických savan I.-V. - Živa, 23:(1): 2-5, (2): 42-46, (3): 84-88, (4): 163-167, (5): 202-205.

Jeník J. (1976): Život tropických savan VI. - Živa, 24(1): 2-5.

Kirschner J. et Štěpánek J. (1989): Biosystematika - integrující a integrovaná součást botaniky. - Vesmír, 68(2): 97-104.

Kovář P. (1986): Jak pěstovat plodiny ve znečištěném prostředí? - Vesmír, 65(11): 634-637.

Kovář P. et Sklenář P. (1996): V Ekvádoru za školou: napříč vegetací tropických ekosystémů (I). Živa, 44(1): 8-10.

Sklenář P. et Kovář P. (1996): V Ekvádoru za školou: napříč vegetací tropických ekosystémů (II). Živa, 44(2): 56-59.

6. Výběr prostředí

Velmi častý výrok, že rostlinstvo je vyjádřením (výsledkem) součinnosti ekologických faktorů - je "vykrytalizovaným" prostředím, se dá vyjádřit ještě jinak: **rostliny indikují** nebo reflektují svým výskytem a vitalitou působení faktorů na daném stanovišti. Protože řadu z těchto faktorů nelze snadno měřit přímo - ať už proto, že příliš kolísají (fluktuační meteorologické nebo hydrologické a jejich dopad na změny parametrů v půdním profilu) nebo jejich měření nedosáhne dostatečné přesnosti (formy základních živin v půdě), může díky tomu vegetace resp. její složky významně pomoci při **mapování faktorů prostředí** (např. O'Neill et al. 1977, Spellerberg 1991, Suchara et Sucharová 1998, Sucharová et Suchara 1998). Lze ji využít samu o sobě (nezávisle) anebo ve spojení s jinými průzkumy (pedologickými, klimatickými, topografickými, hydrologickými).

Empiricky byly odvozeny některé zákony dávající do vztahu rostliny nebo vegetaci a prostředí:

(a) zákon Beierinka a Baasbeckinga:

"Vše je všude, ale prostředí selektuje." Toto pravidlo platí striktně pouze pro organismy s velmi malými diasporami, jež mohou snést transport ve stratosféře (bakterie, řasy, mnohé mechorosty atd.). Výskyt na určitých místech zemského povrchu je pro ně determinován jen faktory prostředí, které jim dovolí změnit se v dospělé jedince a uskutečnit životní cykly.

(b) zákon relativity Mitscherlicha a Lundegaarda (a Liebiga):

"Faktor, který dosahuje minima (ve vztahu k jiným faktorům ovlivňujícím organismus) se při změně projeví relativně významněji ve svém vlivu na růst organismu." Jinak řečeno: čím dominantnějším se faktor stává, tím menší účinek má jeho změna na organismus. V extrémní podobě (podle Liebiga) zákon zní: Faktor, který je v minimu, determinuje podmínky růstu.

(c) zákon rozdílného ekologického a fyziologického optima druhů (Ellenbergův):

"Aktuální ekologická amplituda (rozpětí, valence) rostlinného druhu je jiná (obvykle užší) než potenciální (fyziologická) amplituda."

Většina organismů má jisté rozpětí ve vztahu k fyzikálním a chemickým faktorům, při nichž jsou schopny růst. Někde v jeho rámci leží optimum. **Amplituda i optimum** mohou být studovány experimentálně. V mnoha případech se ukázalo, že reakce na dané faktory se mění, jakmile rostlina žije v kontaktu s jinými rostlinami. Je možné, že právě na optimálním stanovišti jistého druhu roste úspěšnější jednotlivec jiného druhu. Proto méně úspěšný jedinec se musí spokojit s méně příznivým místem, aby se vyhnul konkurenčnímu jedinci úspěšného druhu. A tento rys určuje rozdíl mezi potenciální a aktuální amplitudou. Zároveň to ukazuje, že odpověď na jeden faktor prostředí se může měnit, pokud do hry vstupují další rostliny. Popsaná situace je také argumentem proti využití jednotlivých druhů jako indikátorů, ve prospěch spíše vegetace (tedy celých společenstev) jako ukazatele podmínek. V tomto ohledu jsou důležité termíny:

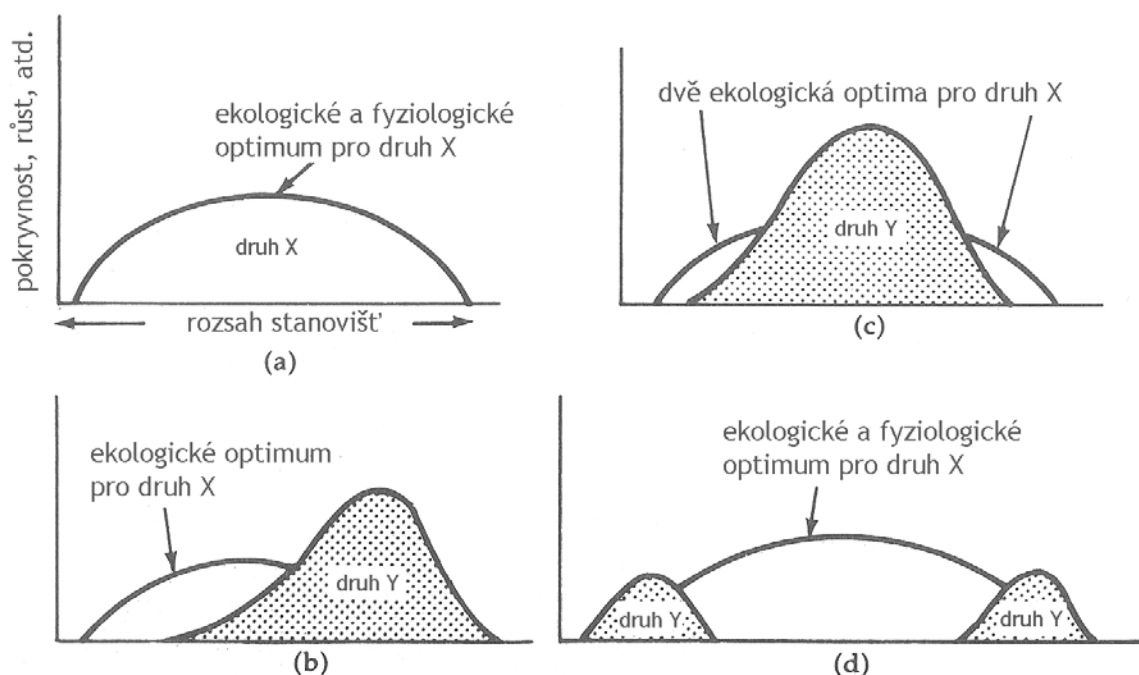
upřednostnění (preference)

snášlivost (tolerance)

vyhnutí (avoidance)

Aktuální optimum může být na místě, které je tolerováno, nikoli skutečně preferováno, co se týče abiotického prostředí. Jestliže jisté stanoviště nikdy není osídleno jistým druhem, nemusí to vždy znamenat, že se tento druh vyhýbá daným podmínkám panujících abiotických

faktorů. Proto **potenciální ekologická amplituda** (optimum ap.) je používána pouze ve vztahu k abiotickým stanovištním faktorům. **Aktuální amplituda** (optimum ap.) je výsledkem abiotických i biotických sil dohromady.



Obr. 8: Příklady, jak se může ekologické optimum lišit od fyziologického optima díky konkurenci. V případě (a) roste druh X sám a laboratorní pokusy odhalují, že fyziologické optimum leží uprostřed křivky. V přírodě je druh vystaven konkurenci s jinými druhy, které ho vytlačují ze stanoviště, v němž by mohl růst sám, v důsledku čehož je jeho ekologické optimum posunuto, respektive zúženo (Walter 1985, upraveno)

Ekologická amplituda patří mezi ty proměnné v ekologii, které jsou **hierarchizovány** - podle objektu, kterého se týkají: rostliny, populace, společenstva, ekosystémy.

Příklady:

- **rostlinný druh** specializovaný na zvláštní prostředí (např. hadcové půdy - *Asplenium adulterinum*, druh stenotopní) má mnohem užší ekologickou amplitudu než druh rozšířený na celé škále půdních a klimatických podmínek (např. *Pteridium aquilinum*, druh eurytopní). Extrémním případem velké ekologické plasticity jsou ubiquisti. Zájemem oboru je poznat mechanismy, jakými se druhy vyrovnávají se selekcí prostředím, a proč se v různých geografických okresech mohou tytéž druhy chovat různě resp. vyskytovat se na nestejných stanovištích.

- **rostlinné společenstvo** pramenišť na karbonátových horninách (např. asociace Pellio-Cratoneuretum commutati) má užší ekologickou amplitudu než asociace Tilio cordatae-Fagetum ze silikátových podkladů submontánního až horského stupně).

- **ekosystém** (biom) mangrovů má užší ekologickou amplitudu (brakické vody při pobřeží tropických moří) než mezofilní listnatý či smíšený les mírného klimatického pásu.

Ekologické faktory - kromě toho, že ovlivňují život rostlin izolovaně (zejména extrémními hodnotami) - působí ještě mocněji **simultánností** resp. **synchronií** (např. účinek zátěže znečištěním ovzduší se u jehličnatých dřevin násobí při nízkých teplotách pod bodem mrazu). Dlouhodobé projevy na vegetaci jsou pak dány časovými režimy různého měřítka

(cirkadiánními, sezónními, celoročními, víceletými, geohistorickými), resp. **dynamikou ekologických faktorů** (Jeník 1958, Kubát 1971, Pickett et White 1985, Bazzaz 1996).

Příklady **ekologických režimů** (dynamik):

hydrologický režim, režim narušování (disturbance), tepelný režim, režim atmosférických plynů, světelný režim, živinový režim atd.

Ve vztahu k jednotlivým faktorům prostředí se někdy rostliny třídí na **eko-elementy** - podle stupně pragmatičnosti nebo probádanosti je odstupňovanost na celkové škále toho kterého faktoru různě početná, zpravidla jde jen o několik málo stupňů.

Příklady:

vztah k přítomnosti vody v prostředí: hygromfyty - mesofyty - xerofyty

vztah k teplotě: termofyty - psychrofyty

vztah ke světlu: heliofyty - sciiofyty

Tato třídění jsou další, která jdou napříč taxonomickým tříděním rostlin a která kladou důraz na **funkční hledisko**. Každý rostlinný druh je průsečíkem funkční klasifikace podle svého vztahu k různým faktorům prostředí - může tedy patřit zároveň k různým eko-elementům (podrobněji viz Jeník 1972).

Světlo

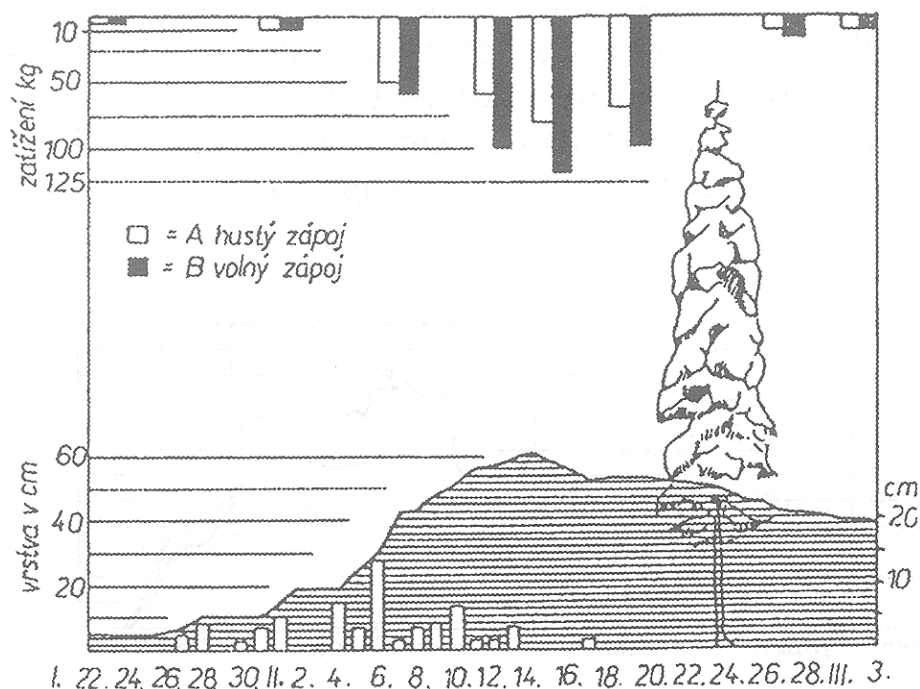
Variace fotosyntézy (metabolické typy)

Fixace CO_2 redukčním pentózovým (Calvinovým) cyklem se vyskytuje u většiny rostlin mírného pásma: **C_3 typ fotosyntézy**. Některé rostliny zvyšují účinnost asimilace potlačením fotorespirace (C_4 typ: vysoce produktivní druhy trav tropického pásma) nebo opětným využitím vydýchaného CO_2 (CAM typ: sukulentní rostliny). Nejčastější varianta je **C_4 fotosyntéza**, protože iniciálním produktem fixace CO_2 jsou čtyřuhlíkaté kyseliny proti obvyklému tříuhlíkatému produktu 3-PGA (3-fosfoglycerát). Karboxylujícím enzymem při C_4 fotosyntéze je PEP (fosfoenolpyruvát karboxyláza). C_4 rostliny mají specializované buňky, které obklopují jejich cévní svazky ve formě pochev (tzv. Kranzova anatomie), zatímco u C_3 rostlin chloroplasty operují bez nich. Čtyřuhlíkaté produkty počáteční fixace CO_2 jsou transportovány z okolních buněk mesofylu do pochevních buněk kolem cévních svazků, kde se CO_2 uvolňuje a je pak fixován C_3 cestou. Re-fixace CO_2 v pochevních buňkách působí jako "pumpa CO_2 " a překonává oxygenační reakci RuP_2 (karboxyláza - oxygenáza). Ekologický význam tohoto metabolismu spočívá v tom, že C_4 rostliny jsou schopny saturovat čistou fotosyntézu při nižších vnitřních koncentracích CO_2 než je tomu u C_3 rostlin. Znamená to, že stresem navozené uzavírání průduchů má hlubší účinek u C_3 rostlin než u C_4 rostlin. A tím také: zatímco fotosyntéza C_3 a C_4 rostlin je rozdílně ovlivňovaná stomatálním uzavíráním, transpirace nikoli. Jiným důležitým rozdílem mezi C_3 a C_4 rostlinami je odlišná **účinnost fixování C** při různých teplotách, když je intenzita světla nízká. C_4 rostliny jsou zvýhodněny při vyšších teplotách, protože neztrácejí energii fotorespirací, zatímco C_3 rostliny redukují čistou fotosyntézu, protože předtím fixovaný CO_2 je ztracen. Při stejné **listové vodivosti** (konduktanci) ztrácejí C_3 i C_4 stejně vody, ale C_4 fixují více C a tím vykazují větší účinnost (produkci).

Jiná fotosyntetická cesta, označovaná jako Crassulacean acid metabolism (**CAM**) se vyskytuje u pouštních rostlin a tropických epifytů. Je podobná C_4 fotosyntéze, s výjimkou oddělených karboxylací, které zde probíhají ve stejných buňkách - nejsou tedy odděleny v prostoru, ale v čase. U typických CAM rostlin jsou stomata otevřena v noci a nikoli za horka ve dne. CO_2 difunduje do listu v noci a je fixován ve čtyřuhlíkatých organických kyselinách s pomocí zásobní energie. Ve dne, zatímco průduchy jsou zavřené, zásobní CO_2 je refixován přes C_3 cestu za využití světelné energie. Význačným rysem této cesty je **sukulence** resp. výskyt velkých vakuol, v nichž mohou být organické kyseliny prakticky nepřetržitě v zásobě (např. kaktusy). Jiné CAM rostliny, např. listové sukulenty z čeledi *Crassulaceae*, vykazují určitou flexibilitu v podobě fotosyntézy. Během vlhkých období fixují uhlík přes C_3 modifikaci ve dne, zatímco v noci využívají modifikaci CAM. Když nastane suché období, posunou se zcela k CAM metabolismu. Ekologický význam tkví ve větší efektivnosti ve využívání vody ve srovnání s C_3 i C_4 rostlinami, protože u CAM se otvírají průduchy v noci, kdy je ztráta **evaporací** (odpařováním) minimální (Gloser 1999).

Podle fyziologických a ekologických vlastností rostlin s různým fotosyntetickým metabolismem se dá očekávat jejich **odlišné rozšíření**. Je to pravda do určité míry: C_4 rostliny převládají v tropických a subtropických travinných formacích - tam, kde je hodně slunce a kde je zároveň důležité účinné hospodaření s vodou (*Digittaria*, *Cynodon* aj.). C_4 keře jsou obvyklé v pouštních a slaništných podmínkách. Sluší se poznamenat, že C_4 metabolismus je relativně mladá evoluční inovace, běžná u bylin, občasná u keřů a téměř nikdy se nevyskytující u stromů. CAM rostliny jsou běžné v extrémně suchých oblastech, kde světlo není limitujícím faktorem růstu a kde je minimální nadzemní konkurence. V takových podmínkách jsou pomalu rostoucí rostliny úspěšné. Pokud se CAM rostliny nalézají coby epifyty v stromovém patře v tropech, je to proto, že zde je dostatečná vlhkost ovzduší na podporu metabolismu, ačkoli rostliny nemají kořenový systém. Dalším případem je výskyt CAM ponořených rostlin v jezerech, kde intenzivní denní fotosyntéza jiných rostlin vyčerpává rozpuštěný CO_2 (využití CO_2 v noci, kdy ho je dostatek). C_3 se vyskytují téměř po celém světě s maximem v mírném klimatickém pásmu. Kromě tohoto územního vymezení v širším měřítku může být společenstvo rozděleno **fenologicky** mezi např. v prériích Severní Ameriky mezi C_3 trávy, jež jsou aktivní na jaře, a C_4 trávy, které převládají v teplých letních měsících s dlouhým dnem.

Obecněji o ekologickém významu přímého slunečního ozáření pojednali např. Jeník et Rejmánek (1969), kromě vegetační sezóny může být činitelem limitujícím dostupnost světla pro rostliny sněhová pokrývka (Hadač et Smola 1962, Štursa et al. 1973, Cudlín et al. 1973, Münzbergová 2001).



Obr. 9: Výška sněhu a zatížení korun sněhem v průběhu zimního období ve smrkové tyčkovině u stromů z plného a volného zápoje (podle Chrousta 1997)

Z celkové sluneční radiace i odraženého záření dopadajících na list je to pouze část ležící v rozmezí 400 - 700 nm, jež je **fotosynteticky aktivní (PAR)**. Rychlost fotosyntézy v listech roste s rostoucím PAR. Maximální rychlost fotosyntézy dosahovaná při maximálním ozáření je silně ovlivňována **stomatální rezistencí**. Nízké světelné intenzity snižují příjem CO_2 a proto se mohou také lišit rychlostí fotosyntézy u různých listů na téže rostlině. Mechanismy podporující takové rozdíly mohou být jak morfologického, tak biochemického rázu. Více osluněné listy mají obecně řidší hustotu průduchů a díky tomu menší rezistenci vůči přenosu plynů. Dále mají větší schopnost přenášet fotochemické elektrony, vyšší respirační rychlosti a vyšší obsah (i aktivitu) karboxylačních enzymů než zastíněné listy. Když se zastíněné listy dostanou do přímého slunečního osvětlení, může to způsobit poškození jejich fotosyntetického systému (**fotoinhibice**), protože zachycená světelná energie nemůže být přímo použita k fotosyntéze díky nedostatečné karboxylační kapacitě listu. V průběhu několika dnů je však list schopný přizpůsobit se zvýšené radiaci navýšením obsahu fotosyntetického enzymu, který podpoří schopnost využít větší množství světla.

Zastínění

Vliv intenzity světla obecně už byl výše probírán. Jaké rysy vykazují rostliny, žijí-li více méně permanentně ve stínu? V opadavých lesích mírného pásma je typickým projevem stíněných rostlin "**fenologický únik**". Spočívá v tom, že rychle rostou a kvetou na jaře ještě před olistěním stromového patra (např. *Anemone nemorosa*). Mají některé morfologické zvláštnosti pro toleranci stínu (Krekule et Macháčková 2000) a jejich listy odumírají, jakmile se lesní zápoj uzavře letním olistěním. Je zajímavé, že rostliny s tímto životním vzorcem chybějí v opadavých lesích na velmi chudých půdách, kde přízemní (bylinné) patro má tendenci fungovat spíše jako stabilní společenstvo pomalu rostoucích, vždyzelených bylin.

Rostliny žijící ve stálém stínu zahrnují mnoho kapradin, mechů a lišejníků stejně jako (obvykle vždyzelených) cévnatých rostlin u tvrdolistých lesů. Tyto druhy musí maximalizovat svůj fotosyntetický zisk při nízkých hladinách energie, kterou dostávají, a to tím, že

- (1) redukují rychlost respirace - mohou pak udržet pozitivní rychlost čisté fotosyntézy při nižších světelných intenzitách,
- (2) zvyšují jednotkovou rychlost fotosyntézy v listu (fotosyntetická rychlost na jednotku energie, na jednotku listové plochy),
- (3) zvyšují obsah chlorofylu na jednotku listové hmotnosti,
- (4) zvyšují listovou plochu na jednotku hmotnosti tím, že investují do biomasy výhonů (mají tenší listy anebo je aranžují do plochých vrstev tak, aby se minimalizovalo zastínění).

Zajímavý případ byl popsán u celíku (*Solidago virgaurea*), kde se našly světломilné i stínomilné ekotypy (Björkman 1968) anebo u violek, kde reciproké transplantační pokusy pro 3 druhy zjistily odlišné stupně tolerance k zastínění (Solbrig 1981).

Morfologie listů je vysoce plastická a mnoho druhů stromů v tropech má velké, tenké stinné listy v období juvenilním, ale malé ztlustlé listy se objevují nahoře v zápoji, když dojde k ozáření. Jiné rozdíly zahrnují (1) jednovrstevnou horní a spodní epidermis u mladých listů, ale vícevrstevnou u osluněných, (2) krátké a široké palisádové buňky u zastíněných listů, ale dlouhé tenké u listů dospělých stromů, (3) řídká, velká stomata u zastíněných listů mladých jedinců, (4) téměř hladké (bez trichomů) listy ve stínu, ale s hustým pokryvem na slunci, (5) nízké frekvence cévních pochev ve stínu, ale vysoké u listů dospělých exemplářů.

Sucho

Dostupnost vody v půdě je primární podmínkou určující strukturu společenstev. Tam, kde jí je málo (např. když evaporace vysoce převyšuje aktuální evapotranspiraci), dominují zpravidla rostliny vykazující jednu nebo více **adaptací na toleranci k suchu** ("xeromorfní" rysy) anebo převládají **jednoletky**, které se nejhoršímu suchu vyhnou dormantními semeny v půdě (životní cyklus uskuteční v krátkém období po dešti).

Sucho tolerující rostliny mají **vylepšený vztah k vodě** (Rychnovská 2000) jednak zvýšením účinnosti extrahovat vodu a mít ji v zásobě, jednak snížením rychlosti ztrácení vody prostřednictvím evapotranspirace. Příjem vody může být zlepšen modifikacemi v kořenovém systému anebo u dlouhověkých rostlin mohou kořeny dosahovat velkých hloubek (např. u *Prosopis juliflora* - až 12 m). Mladí, mělce kořenicí jedinci, jsou náchylní k odumírání při přeschnutí půdy, což někdy kompenzují ziskem vody přes listy (semenáčky *Prosopis*). Jindy, když jde o prostředí, v němž je hladina podzemní vody pod hranicí dosahu hlavních kořenů a vláhá se vyskytuje v podobě krátkých přepršek, dominují často druhy s rychle rostoucími, ale mělce uloženými kořeny (např. saquaro, *Carnegia gigantea*).

Vodní ztráty přes listy jsou **redukovány** škálou mechanismů: (1) zmenšenou plochou listoví, (2) opadem listů v suchém období, (3) změnami průduchů (posazeny hluboko v pokožce), (4) tvorbou silné voskové kutikuly, (5) umístěním průduchů na vnitřních povrhu stočených listů, (6) vertikální orientací listů, aby se omezil přímý dopad záření anebo (7) potažením povrchu listů trichomy.

Je také známo, že rostliny, které jsou normálně hladké, vyvíjejí na suchých místech vyšší stupeň ochlupení (např. *Ranunculus bulbosus*) kromě dalších fyziologických změn ve vztahu k vodnímu provozu.

Další problém rostlin vystavených slunnému, aridnímu prostředí, je **přehřívání** (Hadač 1985, Záruba 1993). Pokud nejsou schopny ochlazovat povrch listů zvýšenou transpirací, předvádějí řadu morfologických a fyziologických adaptací ve prospěch anulování vyšších teplot. **Vyhnou se jim** (1) zvětšením povrchu, ale tak, aby se teplo rozložilo do prostoru, (2) ochranou povrchu před přímým ozářením, (3) zvýšením odrazivosti povrchu. Všechny tyto

parametry jsou obvykle splněny vývinem hustého ochlupení - to současně zachycuje vzdušnou vlhkost a snižuje evapotranspiraci. Ne všechny xerofytní rostliny jsou chlupaté, ty hladké mají ochranu voskem anebo modifikace v epidermálních buňkách. Zachycování vzdušných (horizontálních) srážek za chladného počasí může naopak na rostliny působit jako stres nebo dokonce disturbance - formou námrazy s důsledky nekrotizace nebo lámání větví (Jeník 1961, Bureš et Burešová 1972).

Nedostatek vody se nevyskytuje pouze v pouštních oblastech (Vašků 1985). **Xeromorfní rysy** nalézáme také u rostlin na stanovištích, kde je voda obtížně dostupná, protože je zmrzlá anebo příliš slaná ("fyziologické sucho"). V temperátním prostředí může řada rostlin trpět suchem v letních měsících a v tropech mají některé druhy xeromorfní adaptace - svrchní hodně osluněná vrstvu zápoje.

Zamokření

Nadměrný obsah vody v půdě - většinou v souvislosti se záplavami - je běžný po velkých deštích nebo jarním tání sněhu (Kovář 1996). Má vliv na rostliny jak přímým působením na kořenový systém rostlin, tak nepřímo přes půdní strukturu a funkci. Mění fyzikální parametry půdy (výměna plynů - vyčerpává se molekulární kyslík, kumulují se půdní plyny jako N₂, CO₂, CH₄, H₂), termální efekty spočívají ve změně pohlcování a odražení záření, vedení tepla apod. Strukturovanost půdy se snižuje, roste její plasticita, přemísťují se koloidní částice - zvyšuje se obsah jílu, dochází k modifikacím v dekompozici organického opadu a uvolňování chemických prvků (Kovářová 1984).

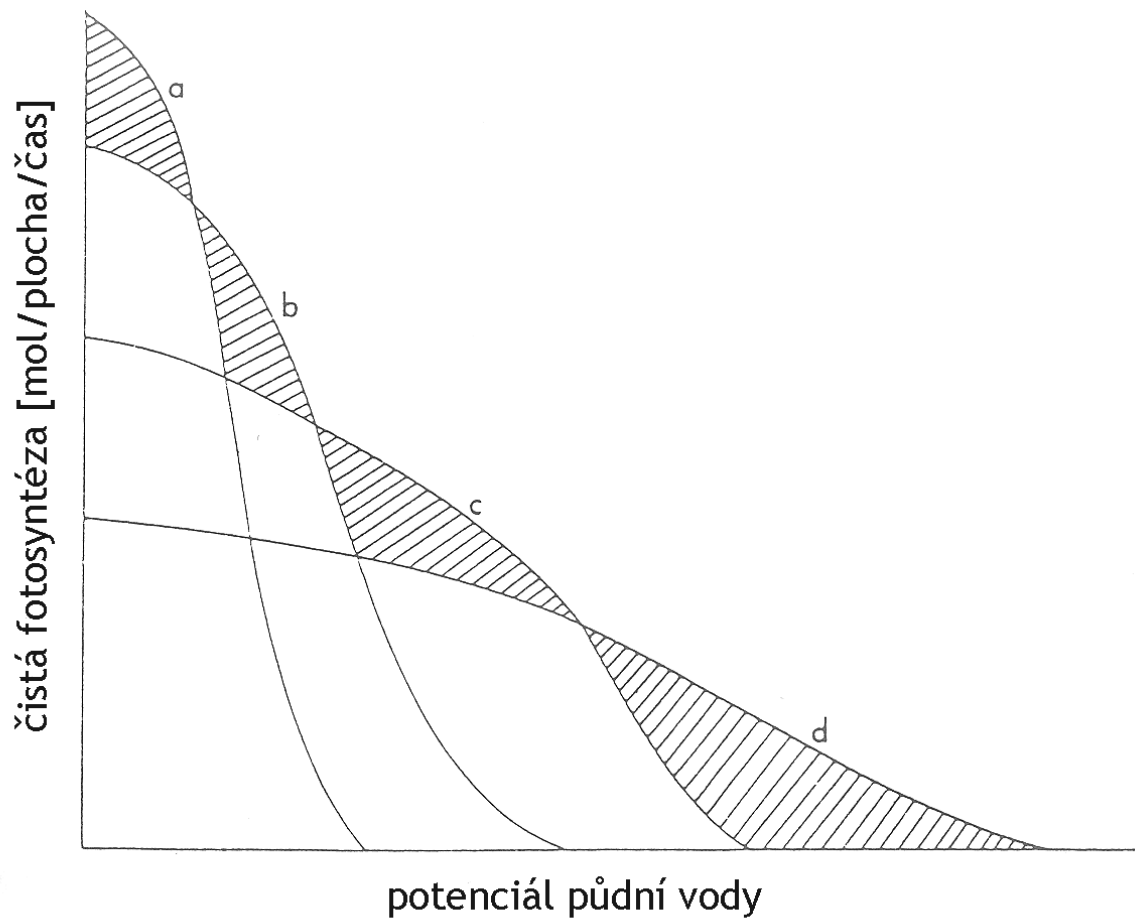
Tab. 3: Tolerance pH u hlavních skupin půdních mikroorganismů (podle Killhama 1996)

	10 .	mohou tolerovat rostoucí alkaličnost
některé aktinomycety	.	
většina půdních bakterií	7 .	pH
většina půdních hub	.	
chemoautotrofní S-oxidující bakterie	.	
	2 .	mohou tolerovat rostoucí aciditu

V řádu hodin se při záplavě aerobní půdní organismy nahradí fakultativními **anaeroby**. Při delším trvání jsou i tito nahrazeni obligátními anaeroby. Např. houby a aktinomycety dominují v lehce drénovaných, aerobních půdách, ale při přeplavení je nahradí bakterie, což vede ke snížení rychlosti dekompozice - rozkladu organické hmoty). Ne všechny zaplavené půdy se stanou anaerobními, protože řada cévnatých rostlin přivádí aerenchymem (speciálními buňkami, které vedou vzduch - např. u rákosu) kyslík. Zátopa má účinky také na elektrochemii půdního roztoku - mění se redoxpotenciál a často vzrůstá pH.

Mnohé rostliny mohou být usmrceny i při krátkém zaplavení. Jiné jsou schopny řady **odpovědí**, které jim umožní přežít (Votrubová et Soukup 1999). Nejčastější reakce je zesílení (ztluštění) báze stonku (hypertrofie), snížený růst listů, odumření části kořenů apod. Výsledkem bývá změněná distribuce růstových hormonů v rostlině - s rostoucí úrovní etylénu nebo auxinu ve výhonech a pokles gibberelinů a cytokininů. Někdy se zvýší náchylnost k

nemocem a dojde k omezení plodnosti (dozrává jen část plodů). Rostliny adaptované na mokré prostředí mají (1) anatomické rysy dovolující transportovat kyslík ke kořenům, (2) schopnost vylučovat nebo tolerovat půdní toxiny jako dvojmocné Fe a sirovodík, a (3) biochemické vlastnosti dovolující fermentaci (anaerobní glykolýzu) v kořenech.



Obr. 10: Hypotetický vztah mezi dostupností půdní vody (potenciál půdní vody) a čistou fotosyntetickou produkcí pro čtyři různé druhy rostlin. Pokud se křivky protínají, každý druh je konkurenčně zvýhodněn v jedné části gradientu půdní vlhkosti (vyznačeno šrafováním). Inverzní vztah mezi maximální fotosyntetickou produkcí a půdní vlhkostí se vztahuje ke stomatálním a listovým charakteristikám. (Schulze et Mooney 1994, upraveno)

Chemismus geo-pedologického prostředí

Obecně můžeme označovat prostředí, v němž je rostlina zakotvena a z kterého vyrůstá: **substrát** (holá rozpukaná skála, navátý písek, organické rašelinné vrstvy, kamenitá suť, kůra stromů, dno vodní nádrže nebo řeky, dlouhodobě se vyvíjející půda). V užším slova smyslu hovoříme o **půdě**, která je systémem pevných částic - fyzikálně a chemicky definovaných, kapalin a plynů. Tento systém má svou genezi spočívající v procesu zvětvávání matečné horniny, v transportu materiálu - sedimentaci i denudaci, a v biologických, zejména rozkladných procesech týkajících se odumřelé organické hmoty.

Půda je jedním ze **zdrojů** - hlavně vody, živin a stopových prvků (iontů). Zároveň působí jako **selekční faktor** - nedostatkem či přebytkem uvedených zdrojových substancí, fyzikálními a chemickými vlastnostmi (Russell 1921). Zpravidla přímý kontakt s rostlinami je přes kořeny resp. obecněji podzemní části (oddenky, cibule, hlízy, semennou banku apod.). Podzemními orgány je rostlina stabilizována ve svém biotopu, realizuje svou typickou, tj. přisedlou (sesilní) životní formu. Půda je zpravidla strukturována do vrstev - horizontů, a ta její část, v níž se nacházejí převážně kořeny rostlin, se nazývá **rhizosféra** (Ložek 1985).

Narozdíl od atmosférického prostředí, které působí na rostliny řádově vyšší proměnlivostí (přes meteorologické a klimatické situace), **integruje** v sobě půda dlouhodobější vývoj lokality i jejího okolí - reliéfových vlastností, hydrologického a mikroklimatického režimu, vegetačního krytu. Náchylnost půd k větrné či vodní erozi se stupňuje se zvyšující se svažítostí terénu a exponovaností vůči meteorologickým vlivům, jakož i s ohledem na vlastnosti půdotvorných hornin a zapojenosti vegetačního krytu; zásahy člověka (odlesnění, orba ap.) proces narušení půd podporují a ničí tudíž též "historický zápis" vývoje lokality (Vašků 1985). Navíc se v kulturní krajině do půdy nekomplexněji promítají různé typy a druhy znečištění (např. Yaron et al. 1996, Kovář et al. 1997).

Matečná hornina je výchozím (surovým) minerálním materiálem, který je obnažen na zemském povrchu a postupně se mění (zvětvává) vlivem ekologických faktorů. Dává vznik půdě, která podle podmínek klimatu a aktivity živé složky ekosystému nabývá typické struktury - dané hlavně horizonty. Každý z nich je charakterizován mikrostrukturou, zrnitostí, barvou, prokořeněním atp. Půdy se stejným sledem horizontů a stupněm vyvinutosti tvoří **půdní typy**. Vliv klimatu a rostlinstva je nejnápadnější u zralých, dobře vyvinutých půd, které v určité klimatické zóně vykazují jen omezenou variabilitu - tzv. klimazonální půdní typy (boreální tajga - podzoly, subaridní stepi - černozemě apod.). Kombinační zvláštnosti v souhře vlivů podloží, reliéfových vlastností a chodu meteorologických proměnných způsobují charakteristické jevy projevující se v biodiverzitě a utváření vegetace - někdy označované jako vegetační (eko)fenomény - hadcový, dolomitový aj. (např. Kučera 1999).

Základní **typy hornin**, které určují elementární vlastnosti půd a přes ně působí jako selekční faktor na vegetaci:

- (1) silikátové horniny (kyselé, často vyvěřeliny, příp. přeměněné, z usazenin např. pískovce)
- (2) neutrální
- (3) bazické (se zvýšeným obsahem CaO, příp. MgO) - vápenec, dolomit, čedič, opuka, slínovec

Textura půdy: skladba podle velikostních kategorií částic.

Krajní případy: pevná matečná hornina - substrát petrofytů

zvětralý půdní skelet (>2 mm) a jemnozem (<2 mm)

Frakce jemnozeme podle mezinárodního třídění (1927):

hrubý písek 2 - 0,2 mm, jemný písek 0,2 - 0,02 mm, prach 0,02 - 0,002 mm, jíł < 0,002 mm

Druhy snášeřící ulehlou jílovitou půdu: pelofyty, druhy písků: psamofyty.

Jíl - nejvýznamnější z hlediska půdních procesů: hrubý, fyzikální a koloidní jíł.

Přechod od ekotopů skalních k půdním představují kamenité a štěrkové sutě. Vegetace adaptovaných druhů snášeřící pohyb zvětralin - drobné byliny (např. lomikameny) nebo keřičky (např. pěnišníky) v horách; suťové lesy pod horskou lesní hranicí.

Textura půdy významně ovlivňuje **pórovitost**: ta je určena přítomností volných meziprostorů (jejich objem určujeme v % objemu půdy). Důležité je dělení na kapilární póry (se světlostí <0,2 mm) - ve vlhku vždy nasycené vodou (pohyblivou), nekapilární póry (> 0,2 mm, viditelné) - tzv. gravitační voda (nevystupuje nahoru).

Humus

Zbytky odumřelých rostlin a živočichů a jimi vylučované látky: **neživá organická hmota** (detritus) nejrůznější velikosti primárních složek, struktury a disperze (Češka 1963). Hromadí se při povrchu půdy - může (či nemusí) převládat nad složkou minerální, je tmavé barvy. Humus je velmi komplikovanou komponentou ekosystému - je zásobníkem biologicky významných látek a mezičlánkem v koloběhu hmoty a energie (např. Kovářová 1984). Jeho hlavní část vzniká **rozkladem** (dekompozicí) rostlinného opadu a dalších organických zbytků - (mikro)biologická část procesu spočívá v narušení původní struktury živou složkou půdy (drobnými členovci, houbami, bakteriemi). Po mechanickém rozlámání na jemnější frakce následované tlením, hnitím, kvašením (za dostatku či nedostatku kyslíku) pokračuje chemická část procesu - štěpení složitějších látek na jednodušší nebo i syntéza jednodušších na složitější (Rusek 2000).

Kvalita humusu - kategorie:

surový humus (mör) - vzniká vysrážením listových bílkovin pod vlivem fenolických látek uvolňovaných z opadu (ty brání rozkladu celulózy), např. u opadu z jehličnanů

mull - příznivá forma, listový opad lip, javorů, jilmů; rychlý rozklad

Humolit - silná vrstva převážně nerozložené organické hmoty (rašeliny apod.). Ve vztahu k výskytu na něm se rostliny mohou označovat jako druhy humikolní; pokud se zdůrazní živinové hledisko, vytvoříme škálu druhů eutrofních až dystrofních.

Tab. 4: Distribuce uhlíku v různých ekosystémech (upraveno podle Whittakera 1975)

ekosystém	čistá primární produkce C (t ha ⁻¹ rok ⁻¹)	C v biomase (t ha ⁻¹)	zásoba půdního organického C (t ha ⁻¹)
tropický deštný les	11	11	80
les mírné klimatické zóny	6	6	100
trávník mírné klimatické zóny	3	0,4	150
poušť	0,05	0,01	1

Humus je především **zásobníkem uhlíku** a konečným produktem aerobního rozkladu opadu v půdě je CO₂. Před globálním nárůstem jeho koncentrace v ovzduší z antropogenních zdrojů, tedy zhruba před více než 100 lety, byla jeho produkce z rozkladu vyrovnávána autotrofní fixací a výsledkem byla udržovaná rovnováha (Killham 1996). Ve vysoce produktivních ekosystémech je obrat organického uhlíku v půdě velmi rychlý (Tab. 4). Zatímco v tropických deštných lesích je zásoba C v půdě přibližně pětinasobkem roční čisté primární produkce a pětinasobkem aktuální biomasy, u méně produktivních lesů mírné klimatické zóny je to už desetinásobek. U travinných porostů téže zóny, které mají ještě nižší produkci, je půdní uhlíková rezerva dokonce třicetkrát vyšší než čistá primární produkce a dvěstěkrát vyšší než biomasa (Whittaker 1975). Je tedy zjevný trend poklesu v rychlosti obratu půdního uhlíku od produktivních k méně produktivním ekosystémům.

Hospodaření vegetace živinami

Obsah **dostupných živin** v prostředí (půdě) patří k vnějším faktorům, které limitují množství biomasy - může působit jako stres, rostliny mohou o ně vzájemně konkurovat (Grime 1979).

Toto schéma poněkud rozpracoval Chapin (1980), který - podle **adaptací** - vylíčil dvě krajní skupiny rostlin:

- (1) rostliny adaptované na nízké hladiny dostupných živin (odpovídají stres-tolerátorům),
- (2) rostliny adaptované na vysoké nebo střední hladiny dostupných živin (strategie ruderální a kompetitivní).

Fyziologické vlastnosti 1. skupiny: nízká růstová rychlost, investice do obrany proti herbivorům (syntéza ochranných látek), konstantně nízká kořenová absorpční kapacita, vysoký a ustálený poměr nadzemní a podzemní biomasy, malá růstová reakce na přidání živin, vysoká účinnost využívání živin, ukládání zásobních látek, přítomnost mykorhiz, vyšší pravděpodobnost přežití při živinovém stresu, prodloužená životnost nadzemních i podzemních částí, plasticita kořenového systému, vysoký stupeň translokace látek v rámci rostliny.

Fyziologické vlastnosti 2. skupiny: reciproční.

Ztráty z ekosystému podmíněné rychlejším **obratem živin** na bohatých stanovištích jsou vyšší než na chudých stanovištích, kde je obrat živin pomalejší. Díky uvedeným adaptacím mohou při nízké dostupnosti živin druhy rostoucí pomalu **roční produkcí** převyšit druhy rostoucí rychle.

Druhy adaptované na nízký obsah dostupných živin sice nemají trvale zvýšenou schopnost je přijímat, ale při periodických zvýšeních např. fosforu v prostředí je mohou doplnit "do zásoby". Protože jeho koncentrace je v době např. zvýšeného rozkladu organických zbytků (jaro, podzim) zvýšená, postačuje k příjmu i nízká absorpční kapacita kořenů, jakou tyto rostliny disponují (Kovářová 1988). Rostliny z půd bohatých živinami tuto schopnost "nabírat do zásoby" nemají, neboť zpravidla přijaté živiny ihned **investují** do růstových a reprodukčních procesů. Pokud u této skupiny (rychle rostoucích rostlin) dojde ke snížení živin (P) v prostředí, zvýší absorpční schopnost kořenového systému (až 10x) vyprodukováním nové kořenové hmoty. Druhy adaptované na nízký obsah živin nemění množství kořenové hmoty nebo jen málo (také životnost kořenů je u nich vyšší, navíc s častou mykorhizou).

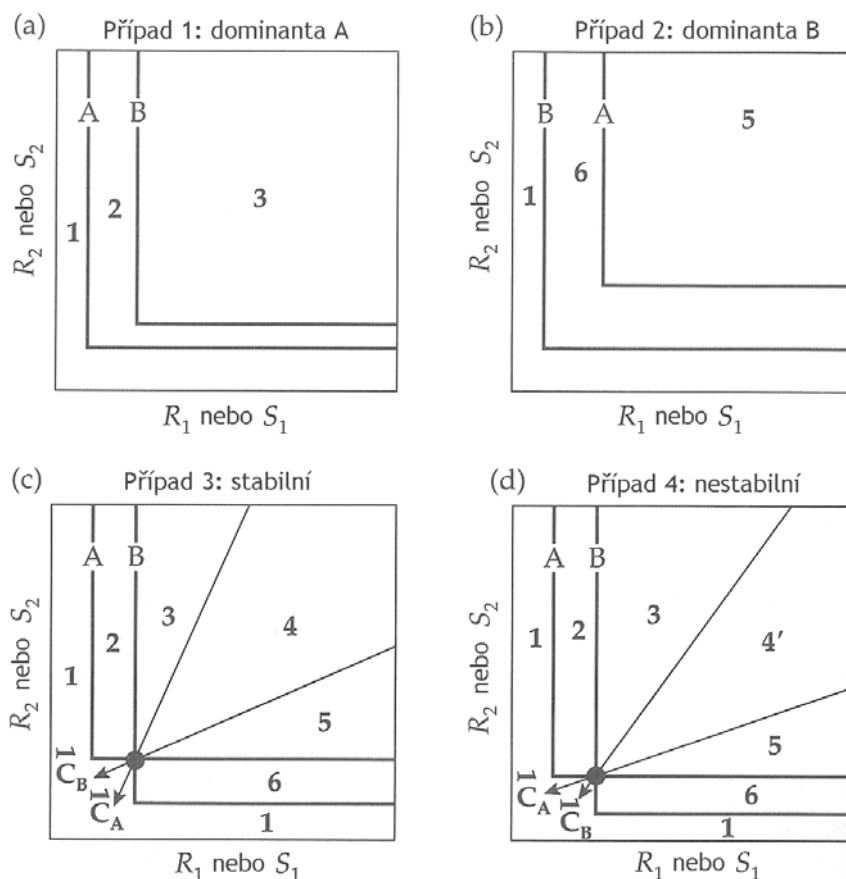
Chapinova představa akcentující "dva póly" živinového gradientu se nezabývá širokým spektrem rostlinných typů mezi nimi. Byla však v některých aspektech rozpracována až na úroveň celých společenstev (se spoluautory Vitouskem a VanClevem 1986).

Za dvě nejužitečnější **měřítko limitace živinami** v rostlinných společenstvech autoři považují (1) velikost zásoby živin a (2) zvýšení primární produkce jako reakci na velké přídavky limitující živiny.

V rámci určitého společenstva (s jednou dominantou, např. lesní dřevinou) je živinová limitace společenstva určována především zásobou živin, protože individua dominanty na chudších stanovištích více reagují na přídavek živin než individua stejného druhu na živinami bohatších stanovištích.

Díváme-li se na limitaci živinami z hlediska **potenciální produkční schopnosti stanoviště**, pak bude nejvýraznější limitace živinami na stanovištích s jejich nízkou

dostupností (hnojení nepomůže u druhů s omezeným růstovým potenciálem, produkce na stanovišti se zvýší pouze výměnou druhů).



Obr. 11: Čtyři různé případy konkurence o zdroje. Případ 1: Izoklina nulového čistého růstu (plné čáry) pro druh A je na nižší hladině zásobování zdrojem (R) než u druhu B. Výsledkem je, že A bude snižovat hladiny zdroje na nižší úroveň, než si žádá přežití B a konkurenčně vyloučí B na jakémkoli stanovišti, aby mohl rozvíjet svůj vlastní růst (zóny 2 a 3). Případ 2: Je opačný k případu 1: B vítězí v konkurenční interakci a vytlačuje A. Případ 3: Izoklina prochází bodem rovnovážného stavu mezi dvěma druhy. Tento průsečík je stabilní, protože každý druh konzumuje relativně více zdroje než je limitující hodnota pro jeho růst v rovnováze. V tomto případě stanoviště s poměrem zásoby zdrojů v zónách 2 a 3 bude mít za výsledek dominanci druhu A. Podobně na stanovištích v zónách 5 a 6 bude převládat druh B. Stanoviště se zásobou zdroje v zóně 4 bude rezultovat ve stabilní koexistenci obou druhů. Případ 4: Je podobný případu 3 s výjimkou, že bod rovnováhy je nestabilní, protože každý druh využívá více zdroje, než jsou primární limity druhého druhu. Výstup z této konkurenční interakce (s výjimkou zóny 1, kde žádný druh neexistuje) vyústí v dominanci buď druhu A nebo B v závislosti na počátečních podmínkách. (Tilman 1982, upraveno).

Tilman (1982, 1985) přišel s odlišnou představou, silně generalizovanou, v níž se pokusil nalézt nejpodstatnější faktory ovlivňující výskyt (a konkurenční schopnosti) jednotlivých druhů. Rozlišuje **dva typy stresu z nedostatku limitujícího zdroje** - jeden způsobený nedostatkem světla při povrchu půdy, druhý způsobený nízkou hladinou limitujícího půdního zdroje (vody a živin). Jeho ústřední **koncept poměru zdrojů** (resource-ratio hypothesis) předpokládá, že (1) existuje přirozený gradient tvořený různým poměrem (opačně zastoupených) limitujících zdrojů (např. světla a dusíku), (2) všechny druhy konkurují o limitující zdroje, (3) různé rostlinné druhy se liší ve svých požadavcích na množství

jednotlivých limitujících zdrojů, a odtud, že (4) každá rostlina zaujímá určité místo podél gradientu půdního zdroje a světla, ve kterém je nejsilnějším konkurentem. Takový gradient může být hlavní osou, podél níž dochází k diferenciaci a evoluci terestrických rostlin; může vysvětlit směnu dominant v sukcesi - neboť vychází z předpokladu, že složení společenstva se změní, kdykoliv se změní relativní dostupnost dvou či více limitujících zdrojů. Ilustrace na Obr. 11 má ukázat, že relativní poměr limitujících zdrojů teoreticky může kontrolovat posloupnost dominantních druhů. Neznamená to však, že půdní zdroje mají stejný účinek. Limitace fosforem vede k dominanci naprosto odlišných druhových souborů (bez vikvovitých) než limitace dusíkem (dokladováno dlouhodobými pokusy s hnojením v Rothamsted Experimental Station). Tilmanův koncept lze extrapolovat i na vyšší hierarchické úrovně po geografickou, kde se vegetace dělí podle klimatu a půdních typů.

Tab. 5: Procenta zásoby celkového půdního dusíku spotřebovávaného vegetací různých ekosystémů (podle Killhama 1996)

ekosystém	přibližný podíl půdního N ročně odebíraného vegetací	přibližné celkové množství půdního N (kg N ha ⁻¹)
tundra	0,4 %	10.000
vrchoviště mírného klimatu	0,5 %	10.000
jehličnatý les mírného klimatu	0,75 %	20.000
opadavý les mírného klimatu	0,7 %	7.500
tropický deštný les	1 - 2 %	9.000
obilné pole mírného klimatu	5 %	1.000

Nejzajímavější **přizpůsobení na nedostatek živin** představují masožravé rostliny. Vyvinuly různé adaptace - aktivní pohyb pastí (*Dionaea*), jednocestné lapače (*Nepenthes*), lepkavé listy (*Pinguicula*), speciální trichomy s lepkavým výměškem - tentakule (*Drosera*). Pokusy s radioizotově značenými aminokyselinami prokázaly, že tyto rostliny je mohou skutečně přijímat z lapané kořisti a ta může být také významným dodavatelem fosforu.

Půdní acidita (kyselost)

Některé procesy přispívají k **okyselování půdy**: (1) minerální zvětrávání, (2) humifikace rostlinného opadu, (3) respirace kořeny a půdními organismy vedoucí k produkci CO₂, který okyseluje půdní roztok, (4) příjem určitých živin jako kationtů, což vede k nárůstu vodíkových iontů v půdě (např. amoniakálního dusíku). Změny pH v půdním profilu reflektují rovnováhu mezi vyplavováním a akumulací. Protože pH se často měří, je hodně studií korelujících rozšíření rostlin s půdní aciditou. Nicméně interpretace je složitější, protože rostliny častěji reagují (spíše než na samotné pH) na důsledky působení pH na půdu či horninu - uvolňují kovy z vázaných forem, ovlivňují dostupnost živin nebo vápníku, zvýhodňují některé druhy v konkurenci.

Často zjišťujeme, že nízké pH je spojeno s **toxicitou** (vysoké koncentrace Al a Fe), vysoké pH naopak s deficiencí Fe, ale také P - na druhé straně vede ke zvýšení rychlosti fixace dusíku symbiotickými bakteriemi. Změna pH také může způsobit změnu v dostupnosti amonného dusíku (při nízkém pH) k nitrátovému dusíku (vysoké pH). Ionty H mají dvojitý efekt na příjem živin: přímo - zastupitelností (výměnou) za kationty, a nepřímo - upřednostňováním bikarbonátových iontů, jež konkurují s fosfátovými ionty. Rozpustnost iontů kovů varíruje s pH (např. *Avenella flexuosa* toleruje toxicitu Al^{3+} při nízkém pH a stává se konkurenčně úspěšnější).

Navíc, **struktura půdy** je ovlivňována pH - soudržnost, poréznost, aerace, vododržná kapacita, maloměřitková heterogenita. Je známa koincidence mezi substráty deficientními na vápník a nízkým pH. Avšak je těžké rozhodnout, které rostliny aktuálně vyžadují hodně vápníku a které jednoduše nejsou schopny konkurence na půdách s nízkým pH.

Tab. 6 : Schéma působení půdního pH na dostupnost živin pro kořenové systémy rostlin (podle Killhama 1996)

půdní pH						
3	4	5	6	7	8	9
<-----			----->			
pokles dostupnosti P			pokles dostupnosti P			
<-----			----->			
nárůst toxicity Al a Mn			pokles dostupnosti Mn			

Většina ekologických účinků vápníku na život rostlin se zdá být nepřímá: (1) Ca modifikuje dostupnost živin a odtud konkurenci druhů o ně, a může přispívat k nedostatku Fe, Mg a stopových prvků (vápníkem indukovaná chloróza), (2) Ca může způsobit nedostupnost kyseliny fosforečné, takže rostliny s velkými požadavky na P vypadají jako kalcifobní, (3) vápníkem bohaté půdy bývají porézní a tudíž mají nízký obsah vody, ale dobré provzdušnění a proteplení (*Bromus erectus* je ve vlhké části Evropy omezen na vápnité půdy, ale v teplé části E. na nevápnité).

Případ vřesovišť na **vápencovém podkladu** ("chalk heath") - *Calluna vulgaris* společně s např. *Asperula cynanchica*. Klasické vysvětlení tohoto jevu je založeno na údajné stratifikaci (rozvrstvení) kořenového systému; kalcifobní rostliny by měly být mělce kořenující - v kyselé nadložní vrstvě, překrývající kalcitové podloží, zatímco kalcifilní jsou hlouběji kořenicí druhy v kontaktu s podložím. Tato hypotéza však nevysvětluje, jak se uchycují semenáčky vápnomilných rostlin v kyselé svrchní vrstvě, navíc se zjistilo, že mnohé z těchto druhů mají také mělce uložené kořeny. Grubb et al. (1969) se soustředili na dynamiku obnovy společenstva a byli schopni ukázat, že oba druhy rostlin formují zdravé kořenové systémy při pH 5 - 6 a že půdy s tímto pH jsou relativně časté v mozaice více kyselých a více bazických plošek. Nicméně, bez silné pastvy udržující v meziprostorách rostoucí trávy a okyselující keřiky v mezích, nebyly by vápnomilné druhy schopné regenerovat. V krátkosti, co znevýhodňuje kalcifilní rostliny: (1) jejich intolerance vůči $pH < 5$, (2) určitá adaptace na sušší podmínky, a (3) určitý stupeň citlivosti na kompetici s vysokými travami. V téže oblasti - když myxomatóza vyhubila králíky, snížilo se pH porostů, protože keře *Calluna vulgaris* a

Ulex europaeus produkují silně okyselující opad (pH svrchní vrstvičky půdy bylo mezi 4-5 po 10 letech). Tento příklad ilustruje to, že rostliny mohou ovlivňovat pH stejně jako může pH ovlivňovat rostliny.

Půdní vlhkost

Je určena (a) obsahem vody v půdě (zdrojem může být podzemní voda nebo srážky, evapotranspirační tok), (b) stanovištním vodním režimem (Grootjans et Klooster 1980, Kovář 1981, 1996, 1998). Rostliny jsou jak produktem, tak aktivním činitelem ve vodním režimu.

Bilance vlhkostních poměrů zahrnuje: (1) přísun vody srážkové - z nich část se odpaří, část steče jinam, část prosákne na vodonosný horizont, část zůstane v kapilárách; (2) vztlínání podzemní vody; (3) přivádění a odvádění vody částmi rostlin.

V oblastech, kde je velmi málo srážek, jsou pro rostliny důležitá stanoviště s dostupnou hladinou **podzemní vody**. Naopak tam, kde je velmi nízko položená hladina podzemní vody a srážky jsou nepravidelné, rostlinstvo musí mít adaptace na delší období sucha.

Voda je v půdě obsažena ve skupenství plynném, kapalném i pevném s vazbou na částice půdy nebo jejich agregáty. Rozlišují se formy: (1) voda hygroskopická (fyzikálně vázaná na jemné půdní částice tlakem větším než 50 atm.)

(2) voda obalová (filmová) - 0,5 - 50 atm.

(3) voda kapilární (zadržovaná v pórech pod 0,2 mm světlosti)

(4) voda gravitační (volně prosakující - mimo kapiláry)

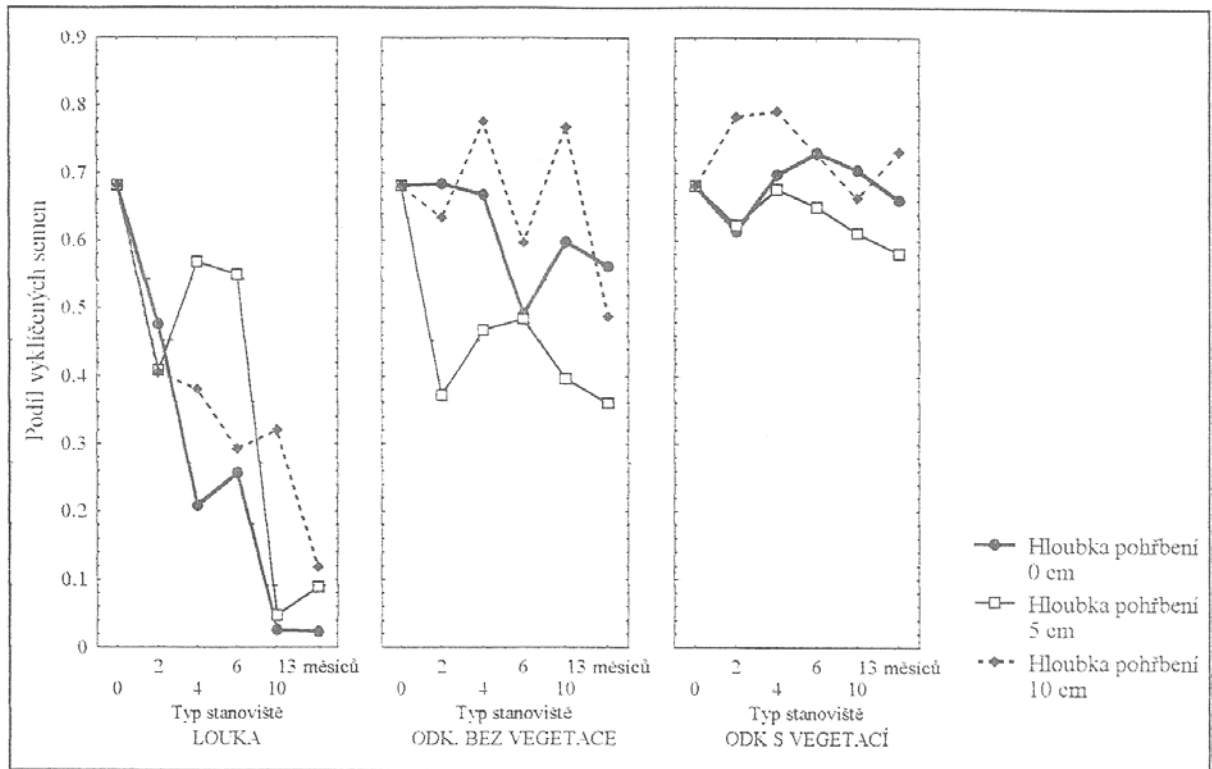
(5) voda podzemní (nahromaděná na nepropustném podloží, se souvislou hladinou)

(6) voda chemicky vázaná (v krystalech půdních minerálů)

Množství a vzájemný poměr uvedených forem se spolupodílí na pohybu vody v půdním profilu. Hlavní směr pohybu je dán **klimatem**: v oblastech humidních - s převažujícími srážkami nad výparem převládá směr dolů (prosakování - vymývání svrchních vrstev), v oblastech aridních - převažuje výpar nad srážkami (vzlínání, odpařování) - zasolování svrchních vrstev. Rychlost závisí na zrnitosti půd - u jílovitých je nízká, u písčitých vysoká.

Salinita a těžké kovy v půdě

Hlavní **efekt zasolení** se odehrává přes změnu osmotické rovnováhy. Nízký vnější osmotický potenciál (např. 20 barů pro mořskou vodu se zhruba 3 % NaCl) znamená, že pokud má rostlina přijímat vodu, musí ve svých buňkách dosáhnout nižšího intracelulárního osmotického potenciálu, což může vést ke (1) sníženému růstu, (2) potlačené transpirační rychlosti, (3) sníženého vedení vody, (4) akumulaci iontů a redukovanému příjmu esenciálních minerálních živin (Crawley 1986).



Obr. 12: Přežívání obilek třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos*) na třech biotopech (louka, plátó opuštěného rudního odkaliště ve Chvaleticích - stanoviště bez vegetace a stanoviště s mladým vegetačním stadiem sukcese s mechy, lišejníky, travami, semenáči břízy a osiky): vývoj přežívání neměl přímý směr poklesu s přibývajícím dobou pohřbení a na extrémních stanovištích odkaliště s toxickým substrátem si obilky ve srovnání s loukou udržely klíčivost déle (podle Dostála 1997)

Rostliny tolerující zasolení mají tendenci využívat následujících mechanismů: (1) iontové selekce (např. absorbují přednostně ionty K za přítomnosti vysokých koncentrací Na ve vnějším prostředí), (2) zbavování se iontů (např. specializovanými anatomickými útvary jako má mořský makrofyt *Spartina* nebo keř *Malvaviscus*, často využívaný v aridních oblastech severní Afriky do živých plotů - na jeho listech lze najít krystalky vyloučených solí), (3) hromadění iontů v pletivech - mimo místa stěžejní metabolické aktivity (např. *Agropyron elongatum* akumuluje chloridy v kořenech, kde - podobně jako u většiny trav dochází každoročně k odvrhování části kořenů, jež jsou nahrazovány novými), (4) iontové ředění (u sukulentních halofytů, např. z čeledi *Asteraceae* obnáší sukulence efekt narůstajícího ředění tím, že se zvětšuje poměr objem/povrch rostliny).

Obecně lze rostliny dělit na **halofilní** (k zasolení adaptované) - obligátní halofyty, **halo-tolerantní** (k zasolení odolné, ale nevyžadující je) - fakultativní halofyty, a **halofobní** (vyhýbající se zasolení). Územní vazba halofytů na prostředí je lokalizovatelná na (1) pobřeží moře, (2) aridní (zpravidla kontinentální) podmínky s výparem převažujícím nad srážkami, (3) okolí vývěrů minerálních vod a (4) člověkem stvořená stanoviště typu skládek těžebních nebo průmyslových odpadů, kde dochází k druhotnému zasolení.

Termínem **těžké kovy** se často označuje pestré spektrum prvků jako jsou olovo, kadmium, zinek a měď (zpravidla se počítají mezi znečištěniny prostředí), a navíc jiné jako je nikl, chróm nebo rtuť, jež nejsou tak významnými polutanty, ale mohou mít důležité účinky na růst rostlin. Protože jde o tak širokou paletu chemických elementů, lze zůstat u zobecnění,

jež se týkají odpovědi rostlin na těžké kovy jako skupinu prvků. Vlivy kovů na rostliny se uskutečňují třemi způsoby:

- (1) přímou toxicitou vedoucí k brzdění růstu a k chloróze
- (2) antagonismem s jinými živinami, což vede často k symptomu deficiencie železa
- (3) inhibicí prorůstání kořenů substrátem a tím k blokadě růstu

Není pochyb o tom, že vysoké koncentrace těžkých kovů mohou působit přírodní **selekcí** a tam, kde jsou přirozeně velké obsahy v půdách, může vznikat specifická, vůči kovům tolerantní flóra (např. v někdejších rhodéských oblastech těžby kovů ve střední Africe je známa "měděná rostlina" *Becium homblei*, Howard-Williams 1970). Jsou známy případy u mechorostů (Soldán 2000). Přizpůsobení k **stres-toleranci na zvýšenou koncentraci kovů** v prostředí jsou různá: (1) kovy mohou být odblokovány mechanismy snižujícími jejich příjem kořeny rostlin, (2) uvnitř rostliny mohou být chemicky přeměněny do komplexů, kde jsou inaktivní, (3) mohou být degradovány do neškodných vedlejších produktů látkové výměny, (4) rostliny se zvýšené hladině kovů brání produkcí rezistentních enzymů (Bradshaw 1976).

U druhů vykazujících **polymorfismus** co do tolerance ke kovům se snášenlivé genotypy obvykle zdatností málo liší od normálních typů rostoucích na běžných půdách (např. *Agrostis capillaris*). Jsou však výjimky (vůči zinku tolerantní *Anthoxanthum odoratum* má výrazně nižší atributy zdatnosti než normální genotypy). Různě se vyrovnávají se zátěží kontaminace soubory rostlin reprezentující stadia primární sukcese na antropogenních stanovištích jako jsou např. sešlapávaná městská rumišť (Hadač et al. 1983), opuštěná rudní odkaliště (Kovář 1999a) nebo ve vodním prostředí makrofyta na diferencovaně zatíženém profilu znečištěné řeky (Kovář 1999b).

Oheň

Je důležitým faktorem u řady společenstev ve světě. Pravděpodobnost ohně je determinována tím, jak **vysoké teploty** jsou v území dosahovány a jak mnoho **paliva** je přítomno. Množství paliva závisí na době uplynulé od posledního požáru a na jeho hořlavosti - jak v živé, tak v odumřelé podobě. K důležitým podmínkám situace před požárem patří dále půdní tepelná vodivost, hydrologické a erozní poměry na lokalitě (stupeň vododržnosti vegetace) a v místě dosahovaná rychlost větru (Whelan 1997). Společenstva se liší intenzitou požárů, jejich četností a příznivostí podmínek v období mezi požáry (Verweij 1995, Kovář 1999c, 2001). Např. některá společenstva mohou trpět četností povrchových sežehnutí (travniného krytu), zatímco jinde jsou méně často, ale více devastující požáry, které spálí lesní pokryv (někdy se hovoří o korunových požárech). Některé rašeliny absolvují "zemní požáry", při nichž hoří povrchová vrstva humolitu, což postihuje semennou banku a podpovrchové perenující orgány.

Výsledkem požárů bývá: (1) uvolnění živin z nahromaděné stojící mrtvé biomasy, (2) odstranění hydrofobního rostlinného opadu, což vede ke zlepšení zvlhčitelnosti půdy a uvolnění mikrostanovišť pro uchycení semenáčů, (3) zlomení dormance u mnoha rostlin adaptovaných na oheň, (4) odstranění chemikálií inhibujících růst rostlin (včetně alelopatických látek). Dopad ohně je určen také **obdobím**, v němž k němu dojde (protože fenologicky oddálené druhy jsou různě odolné či adaptované). Většina druhů požár nepřezijí dokonce i při jeho střední intenzitě a časté ohně vysoce omezují zásobu druhů schopných perzistence ve společenstvu (Trabaud 1987).

Jsou 4 hlavní druhy **adaptací na oheň**:

- (1) rezistence (odolná kůra - např. *Pinus resinosa*), (2) regenerace odnožováním z kořenových základů přeživších kmenů (*Populus*, *Betula*), (3) vytváření speciálních podzemních orgánů

jako jsou dřevnaté hlízy u některých eukalyptů, (4) specializované, dlouhověké plody, které rostlina hromadí po řadu let a uvolní je po požáru (*Pinus banksiana*).

Jsou **kontrastující životní vzorce** pod různými selekčními tlaky, které představuje oheň, např. u borovic. Semenače většiny borovic jsou usmrceny požárem travinného podrostu, ale např. *P. montezumae*, má semenačky podobné travám, které neprodukují dřevité výhony po řadu let. Místo toho mají bylinné graminoidní olistění, které odumírá každý rok a semenač si mezitím buduje podzemní rezervu dřevitých kořenů. Když je rezerva dost velká, rostlina rychle vyžene vysoké, již dřevnaté výhony během jedné sezóny, aby unikla z dosahu přízemního požáru.

V kontrastu s tím *P. monticola* tvoří hustý lesní zápoj, v němž je dominantou. Roste třeba 60 let, přičemž na větvích hromadí uzavřené šištice. Jakmile dojde ke korunovému požáru, nahromaděná semena za 40 a více let reprodukce jsou naseta do popela naráz a tam pak bez obtíží mezidruhové konkurence vyklíčí.

Literatura

Bazzaz F.A. (1996): Plants in changing environments. – Cambridge.

Björkman O. (1968): Further studies on differentiation of photosynthetic properties in sun and shade ecotypes of *Solidago virgaurea*. - Physiologia Plantarum, 21: 84-99.

Bradshaw A.D. (1976): Pollution and evolution. - In: Mansfeld T.A. [ed.]: Effects of Air Pollutants on Plants, Cambridge, p. 135-159.

Bureš L. et Burešová Z. (1972): Příspěvek k poznání ekologického vlivu námrazy v podhůří Hrubého Jeseníku. - Campanula, 3: 75-79.

Crawley M.J. [ed.](1986): Plant ecology. - Oxford.

Cudlín P. et al. (1973): Sněhová pokrývka závěru Kotliny Volského potoka v Hrubém Jeseníku (zima 1972/73). - Campanula, 4: 225-229.

Češka A. (1963): Půdní výbrusy pro geobotanické studium (s použitím pryskyřic ChS Epoxy). - Preslia, 35: 244-245.

Dostál P. (1997): Sukcese na opuštěném rudním odkališti ve Chvaleticích (JV Polabí). - Ms. [Dipl. pr., depon. in knih. kat. bot. PřF UK, Praha].

Grime J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. - Chichester.

Grootjans A.P. et Klooster W.Ph. (1980): Changes of ground water regime in wet meadows. - Acta Bot. Neerl., 29(5/6): 541-545.

Grubb P.J., Green H.E. et Merrifield R.C.J. (1969): The ecology of chalk heath: its relevance to the calcicole-calcifuge and soil acidification problems. - J. Ecol., 57: 175-211.

Hadač E. et Smola J. (1962): Struktura sněhové pokrývky některých lesních a vysokohorských společenstev Doliny Sedmich prameňov v Belanských Tatrách. - Biológia, 17(4): 253-262.

Hadač E., Rambousková H. et Valach R. (1983): Notes on the syntaxonomy and synecology of some ruderal plant communities in Praha-Holešovice with special attention to winter-salted habitats. - *Preslia*, 55: 63-81.

Howard-Williams C. (1970): The ecology of *Becium homblei* in central Africa with special reference to metalliferous soils. - *J. Ecol.*, 58: 745-763.

Chapin III. F.S. (1980): The mineral nutrition of wild plants. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 11: 233-260.

Chapin III. F.S., Vitousek P.M. et VanCleve K. (1986): The nature of nutrient limitation in plant communities. - *Amer. Natur.*, 127: 48-58.

Chroust L. (1997): Ekologie výchovy lesních porostů. - Opočno.

Jeník J. (1958): Geobotanická studie lavinového pole v Modrém dole v Krkonoších. - *Acta Univ. Carol. - Biol.*, 5(1): 49-95.

Jeník J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. - Praha.

Jeník J. (1972): Obecná geobotanika. Úvod do nauky o rostlinstvu. - Učební texty vysokých škol, PřF UK, SPN Praha.

Jeník J. et Rejmánek M. (1969): Interpretation of direct solar irradiation in ecology. - *Arch. Met. Geoph. Biokl., Ser. B*, 17: 413-428.

Killham K. (1996): Soil ecology. - Cambridge.

Kovář P. (1983): The grassland communities of the southeastern basin of the Labe river. 2. Synecology. - *Folia Geobot. Phytotax.*, 18: 161-187.

Kovář P. (1996): Polabské aluviální louky a hydrodynamika jejich stanovišť jako základ obnovy. - In: Straškrabová J. et al. [eds.]: Aluviální louky - jejich současný stav a možnosti obnovy. *Příroda - Sborn. Pr. Ochr. Přír.*, Svazek 4, 109-117.

Kovář P. (1999a): Biotic interactions and restoration ecology of abandoned sedimentation ponds of toxic materials. - In: Kovář P. [ed.]: *Nature and Culture in Landscape Ecology (Experiences for the 3rd Millennium)*, The Karolinum Press, Praha, p. 290-302.

Kovář P. (1999b): Distribution of heavy metals in stands of macrophytes along a cross-section gradient in the Elbe River lowland (near Poděbrady, Czech Republic). - *Preslia*, 71: 249-256.

Kovář P. (2001): Effects of burning on *Espeletia pycnophylla* stands in the páramo of Volcán Chiles, Ecuador – a short-term case study. - In: Ramsay P.M. [ed.]: *The Ecology of Volcán Chiles: high-altitude Ecosystems on the Ecuador-Colombia border*, Plymouth: Pebble&Shell., p. 9-14.

Kovář P., Kovářová M., Bunce R., Ineson P. et Brabec E. (1997): Role of hedgerows as nitrogen sink in agricultural landscape of Wensleydale, Northern England. - *Preslia*, 68(3/1996): 273-284.

Kovářová M. (1984): Changes of several characteristics of native litter during its exposure in periodically flooded biotopes. - *Folia Geobot. Phytotax.*, 19: 257-277.

- Kovářová M. (1988): Současné představy o hospodaření vegetace živinami. - *Preslia*, 60: 167-175.
- Kubát K. (1971): Ledové jámy a exhalace v Českém Středohoří II. - *Vlastivěd. Sborn. Litoměřicko*, 8: 67-89.
- O'Neill R.V., Ausmus B.S., Jackson D.R., Van Hook R.I., Van Yoris P., Washburne C. et Watson A.P. (1977): Monitoring terrestrial ecosystems by analysis of nutrient export. - *Water, Air Soil Pollut.*, 8: 271-277.
- Pickett S.T.A. et White P.S. (1985): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. – San Diego.
- Russell E.J. (1921): Soil conditions and plant growth. - London.
- Solbrig O.T. (1981): Studies on the population biology of the genus *Viola* II. The effect of plant size on fitness in *Viola sororia*. - *Evolution*, 62: 473-486.
- Spellerberg I.F. (1991): Monitoring ecological change. - Cambridge.
- Sucharová J. et Suchara U. (1998): Atmospheric deposition levels of chosen elements in the Czech Republic determined in the framework of the International Bryomonitoring Program 1995. *Sci. Total Environ.*, 223: 37-52.
- Štursa J. et al. (1973): Sněhová pokrývka západních Krkonoš v abnormální zimě 1969/1970 a její ekologický význam. - *Opera Corcontica*, 10: 111-146.
- Tilman D. (1982): Resource competition and community structure. - Princeton.
- Tilman D. (1985): The resource-ratio hypothesis of plant succession. - *Am. Nat.*, 125: 827-852
- Trabaud L. [ed.] (1987): The role of fire in ecological systems. - The Hague.
- Verweij P.A. (1995): Spatial and temporal modelling of vegetation patterns. Burning and grazing in the paramos of Los Nevados National Park, Columbia. - Enschede.
- Whelan R.J. (1997): The ecology of fire. - Cambridge.
- Yaron B., Calvet R. et Prost R. (1996): Soil pollution. Processes and dynamics. - Berlin.
- Walter H. (1985): Vegetation of the Earth and ecological systems of the geo-biosphere. 3rd Ed. - Berlin.

Popularizační literatura

- Hadač E. (1985): Proč se šíří pouště? - *Vesmír*, 64(10): 545-546.
- Gloser J. (1999): Fyziologické adaptace sukulentních rostlin. I., II., III., IV., V. - *Živa*, 47(2): 57-60, (3): 105-108, (4): 153-155, (5): 201-203, (6): 249-251.
- Kovář P. (1998): Vodní režim a travinná vegetace říčních niv: souvislost změn. - *Živa*, 46(1): 12-13.
- Kovář P. (1999c): Oheň ve vysokohorských stepích And a ekvádorské espelécie. - *Živa*, 47(6): 262-264.

- Krekule J. et Macháčková I. (2000): Fotomorfogeneze - přizpůsobení rostlin světelným podmínkám. - *Živa*, 48(4): 159-162.
- Kučera T. (1999): Ekologické fenomény a biodiverzita. - *Živa*, 47(3): 111-113.
- Ložek V. (1985): Z čeho se rodí půda. - *Vesmír*, 64(1): 17-23.
- Münzbergová Z. (2001): Kurzy zimní ekologie. - *Živa*, 49(2): 89.
- Rusek J. (2000): Živá půda. (1), (2), (3), (4), (5), (6). - *Živa*, 48(1): 25-27, (2): 73-76, (3): 121-124, (4): 169-172, (5): 217-221, (6): 267-270.
- Rychnovská M. (2000): Funkční přístup ke studiu vegetace. - *Živa*, 48(3): 105-108.
- Schulze E.-D. et Mooney H.A. [eds.](1994): Biodiversity and ecosystem function. - Berlin.
- Soldán Z. (2000): Tajemství mechorostů: 6. Měděné mechorosty. - *Živa*, 48(2): 57-58.
- Suchara I. et Sucharová J. (1998): Mechorosty a monitorování (1), (2). - *Živa*, 46(5): 201-202, (6): 246-248.
- Vašků Z. (1985): Eroze půdy - problém stále závažnější. - *Vesmír*, 64(7): 377-382.
- Votrubová O. et Soukup A. (1999): Proč mohou mokřadní rostliny žít v zaplavené půdě. - *Živa*, 47(1): 12-15.
- Whittaker R.H. (1975): Communities and ecosystems. - New York.
- Záruba B. (1993): Voda a poušť. - *Vesmír*, 72(4): 197-204.

7. Výběr biotickými interakcemi

Biologie organismů uskutečňujících svůj vývin (ontogenezi) v izolaci není totéž, co společný růst s jinými populacemi a druhy, jak tomu převážně ve volné přírodě je (viz kap. 6, Ellenbergův zákon). Navíc, rostlinné populace ve společenstvech jsou ovlivňovány nerostlinnými populacemi - jako jsou rozkladači (baktérie a houby), paraziti, patogeny, opylovači a herbivoři. Mnoho ekologů má za to, že organismy asociované ve společenstvu jsou různými způsoby navzájem závislé. Tento náhled dovedl do krajnosti Clements (1916), když položil rovnítko mezi společenstvem klimaxu a superorganismem (podrobněji viz kap. 8), zatímco stoupenci opačného extrému (Gleason 1917) považují společenstva za zcela umělé konstrukce lidské mysli - příroda sestává ze směsí druhů, jež svedla dohromady historická náhoda a fyziologické parametry, umožňující jim při interakcích přežít. Spor, který zaměštnával rostlinné ekology přes půl století, posunul názorové pole kamsi doprostřed mezi obě krajnosti a vyústil v trend populačních studií za využití několika druhů (např. Zobel et al. 1994, Krahulec et al. 1995). Tento přístup měl vystavět čistě mechanistické porozumění struktuře společenstva cestou "odspodu" a přispět k rozhodování ležícímu mezi krajnostmi, že společenstvo je buď otevřený systém náhodných směsí dostupných druhů bez vnitřních regulačních mechanismů anebo jde o funkčně regulovaný systém druhových individuí či populací.

Jednoduché interakce

Vyvinula se jednoduchá terminologie, popisující účinek působení jednoho druhu na jiný v dvoudruhových interakcích. Například v konkurenci jde o oboustranně záporný vliv (-,-), při mutualismu o oboustranně kladný (+,+). Vypočítáme-li kombinace možných alternativ kladných, záporných a nulových interakcí, vznikne přehledná tabulka:

Tab. 7: Párové druhové interakce s vyznačením efektu působení (upraveno podle Barbour et al. 1999)

		Působení druhu 2 na druh 1			
		+	0	-	
Působení druhu 1 na druh 2	+	mutualismus	komensalismus	predace	
	.			parazitismus	
	.			herbivorie	
	.			patogenicita	
	0	komensalismus	neutralismus	amensalismus	
	.				
	.	predace,			
	.	parazitismus	amensalismus	kompetice (konkurence)	
.	herbivorie				
.	patogenicita				

Přehled probíraných vztahů

Detritovorie

Mutualismus

Parazitismus

Predace (kořistění) - speciální případ: herbivorie

Konkurence (kompetice)

Rozkladači a detritovorní organismy

Predátoři a konzumenti také spotřebovávají už mrtvou organickou hmotu (zabitá těla kořisti, utržené listy rostlin) - regulují tím míru dostupnosti zdrojů resp. rychlost jejich regenerace.

Rozkladači (bakterie, houby) a detritofágové (živočišní konzumenti mrtvé hmoty, mrchožrouti) žádnou regulaci nevykonávají. Jsou závislí na spontánním uvolňování (odumírání živých) zdrojů. Někdy se tato závislost označuje jako "vztah řízený dárce": dárce (kořist) reguluje výskyt příjemce (predátora), ne naopak.

Zatímco při tvorbě organické hmoty, zejména rostlinné, dochází k fixování - imobilizaci látek, při rozkladu se naopak uvolňuje energie a chemické látky se mineralizují (přeměna z organické na anorganickou formu, např. Tesařová 1976, Úlehlová 1979, Kovářová 1983). Rozklad je definován jako dezintegrace mrtvé organické hmoty působením jak fyzikálně-chemických, tak biologických činitelů (viz též kap. 6). Mezi rozkladači a detritovory najdeme specialisty - houby zaměřené na dekompozici peří a rohoviny, členovce specializované na svléknutou kůži, pancířníky orientované na pokročilá stadia rozkladu listů i s houbovou složkou mikroflóry, celulólytické bakterie a mikromycety. Mrtvý organický materiál je vystaven sukcesi - sledu různých skupin rozkladačů: plísňe rozkládají jednoduché cukry, houby vřeckovýtrusé, stopkovýtrusé a aktinomycety mají specializovanější metabolismus. Na dekompozici posledních zbytků se podílí stále menší množství organismů (Rusek 2000).

Tab. 8: Rozložení biomasy hlavních složek půdní bioty v typickém travinném ekosystému mírné klimatické zóny (upraveno podle Killhama 1996)

složka půdní bioty	biomasa (t ha ⁻¹)
kořeny rostlin	do 90, obvykle však kolem 20
bakterie	1 - 2
aktinomycety	0 - 2
houby a řasy	2 - 5
Protozoa	0 - 0,5
Nematoda	0 - 0.2
červi (Oligochaetes)	0 - 2,5
jiní půdní živočichové (Arthropoda, Mollusca aj.)	0 - 0,5
viry	zanedbatelné

Shrnutí:

1. Početnost a aktivita rozkladačů a detritivorů je nízká při nízkých teplotách, špatné dostupnosti kyslíku, při nedostatku půdní vody a při nízkém pH.
2. Struktura a poréznost substrátu má rozhodující roli v dostupnosti odumřelé organické hmoty pro její konzumenty a také ovlivňuje podmínky uvedené v bodě 1 (viz též kap. 6).
3. Činnost obou skupin (mrchožroutů a rozkladačů) je synchronní a je proto obtížné kvantifikovat podíly jednotlivých skupin na odbourávání organické hmoty.
4. Řada detritivorů a rozkladačů jsou specialisté, často následující po sobě v sukcesi. Celý proces odbourávání organické hmoty je výsledkem činnosti biologicky velmi heterogenní skupiny organismů.
5. Jednotlivé částičky organické hmoty procházejí v průběhu rozkladu a mineralizace více cykly dezintegrace v trávicím ústrojí organismů i mimo ně.
6. Aktivitou rozkladačů se uvolňují minerální zdroje (např. N, P) a CO₂ (který může být použit jako míra intenzity rozkladu - tzv. dýchání půdy). Rychlost uvolňování určuje rychlost, jakou se zdroje stávají dostupné pro růst rostlin.
7. Odumřelá organická hmota může v prostoru a čase vytvářet nepravidelné rozmístění a tudíž nalezení a osídlení rozkladači a detritivory je náhodné. Jeho studium se může podobat přístupu "ostrovni biogeografie"(viz kap. 12).
8. Důležité jsou překážky, které brání rozkladu a které umožňují společenstvům zachovat strukturu (lesy existují díky tomu, že organismy nejsou schopny dřevo efektivně a rychle rozkládat, totéž se týká rašeliny, ložisek uhlí a ropy).

Mutualismus (vstřícnost, vzájemnost)

Je to vztah mezi druhy, přinášející jim **vzájemný užitek** (+/+). Užitek, který každý z partnerů získá, vyváží vynaložené náklady. Na mutualismu závisí produkce převážné části světové biomasy (např. mykorhiza, soužití kořenových hub s rostlinami, je obecný jev).

V posledních 10-20 letech probíhá exploze zájmu o ekologii mutualismu. Téměř všechny druhy mutualismu se staly objektem zájmu ekologů, od velmi **těsné symbiomy** jako je tomu v případě řas a hub u podvojných organismů lišejníků až po volný **fakultativní mutualismus**, jaký představuje šíření plodů živočichy a stimulace klíčení. Existuje řada nepřehlédnutelných případů mutualismu: opylování rostlinných druhů specializovanými druhy hmyzu (orchideje - včely a čmeláci - koincidence areálů); nodulace kořenů vikvovitých hlízkovými bakteriemi; mykorhizní symbiomy; obrana rostlin mravenci (Kovář 1995a, b, Slavíková 1986).

Kořenové nodulace bakteriemi rodu *Rhizobium* se vyskytuje u většiny druhů z čeledi vikvovitých, ale je známa ještě u 158 druhů 14 rodů ne-vikvovitých včetně rodu *Alnus*, *Myrica*, *Dryas*, *Casuarina* nebo *Hippophae* (např. Kubíková 1967). Není překvapující, že k nodulaci dochází převážně na půdách chudých dusíkem a během iniciálních stadií sukcese. Naopak, hnojení dusíkem přispívá k redukci tvorby nodulárních formací.

Rozvoj **mykorhiz** je běžný na většině typů stanovišť a u většiny rostlinných druhů. Mykorhiza může být klasifikována do tří hlavních typů:

(1) ektotrofní mykorhiza (obalová, u většiny stromů, zvláště rostoucích v podmínkách nízké diverzity nebo v monospecifických porostech), (2) vesiculo-arbuskulární (endotrofní, měchýřkovitě-keříčková) mykorhiza (u většiny bylin), (3) erikoidní mykorhiza u vřesovcovitých a orchideoidní u vstavačovitých. U mykorhizních symbióz získává houba

uhlovodíky z kořenového systému rostlin a rostlina získává živiny od houby (atypická výjimka je u klíčících semen orchidejovitých, kdy cévnatá rostlina parazituje příjmem uhlovodíků od houby). Často se zdůrazňuje podpůrný efekt mykorrhizy pro **hospodaření fosforem** a také **dušíkem**.

Mravenci a rostliny. Středoamerická kapinice (*Acacia cornigera*) žije v mutualistickém vztahu s mravencem *Pseudomyrmex ferruginea*. Má duté trny, které mravenci využívají jako hnízda. Zároveň sbírají tzv. Beltova tělíška na konci jemně zpeřených listů hostitele, jež jsou bohaté na proteiny, navíc se jim nabízejí medníky na vegetativních částech rostliny vylučující cukr. Usuzuje se, že mravenci chrání rostliny před ničivým hmyzem.

Jiný příklad: modrásek *Lycaena avion* klade vajíčka na pupeny mateřídoušky a jeho larvy jsou velmi podobné květům, kterými se živí. Po dvaceti dnech vývinu larvy opouštějí rostlinu a dále se už nekrmí rostlinnou hmotou. Mají medovou žlázu, která je atraktivní pro mravence r. *Myrmica*. Mravenec larvu odvede do hnízda, kde stráví 11 měsíců, z toho část v hibernujícím stadiu. Po zbytek pobytu se však živí larvami mravence. V červnu dokončí životní cyklus a vylétá. Tato specializace v životním vzorci modráška ho ohrožuje, protože vlivem člověka mizejí jak vápencové pastviny s mateřídouškou i s potřebnými druhy mravenců.

Myrmekochorie (roznos rostlinných diaspor mravenci) je poměrně často zmiňovaným jevem také v podmínkách mírné klimatické zóny (Kovář 1995a, b, Kovář et Kovářová 1998, Kovář et al. 2001, Dean et al. 1997). Zvláště rostliny se semeny nebo plody opatřenými lákavými (živinami bohatými) tělísky - elaiosómy jsou mravenci cíleně vyhledávány a roznášeny (např. rod *Viola* nebo *Corydalis*).

Mravenci a houby: tropičtí mravenci r. *Atta* pěstují mycelium speciálních hub na ostříhaných listech v dutinách stromů, kde mají hnízda. Houba z tohoto soužití získává to, že je živena a šířena. Odcházející mladá samička mravenců má ve výbavě inokulum houby v hrdelním váčku (Hölldobler et Wilson 1997).

Parazitismus

Těsné spojení organismu, který získává živiny od jiného organismu, jenž je tím poškozován jako hostitel. (Pokud, i přes těsnost vztahu, k poškození nedochází, jde o komensálismus.)

Více než polovina všech druhů žijících na Zemi, jsou paraziti nebo patogeny (např. Špak 2001).

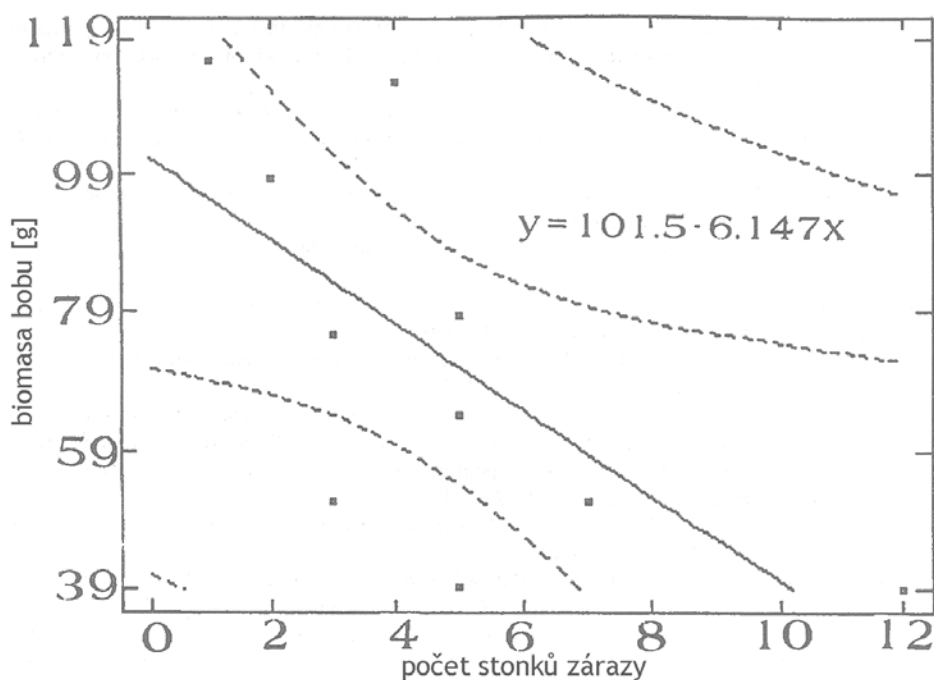
Mikroparaziti - rozmnožují se v buňkách hostitele.

Makroparaziti - v hostiteli rostou, ale rozmnožují se vytvářením nakažlivých stadií, která jsou z těla hostitele uvolňována a infikují nového.

Houboví paraziti - např. padlí, k nákaze dochází kontaktem povrchu listu se spórou šířenou větrem. Následuje průnik houby do hostitelské buňky, kde roste a kolonizuje další pletivo. Parazitovaný prostor se stane místem zrání spór a nakonec se stává mrtvou zónou.

Samostatnou skupinou jsou parazitické kvetoucí rostliny. Platí, že čím silnější je závislost parazitů na hostitelích, tím menší je počet hostitelských druhů, zároveň tím početnější je množství semen parazita a ta jsou tím menší. **Holoparaziti** - bez chlorofylu, zcela závislí na hostitelské rostlině - např. *Rafflesia arnoldii* s největším známým květem v tropech, jejíž celá vegetativní část je sítí uvnitř hostitele. *Zárazy (Orobanche)* jsou významnými hospodářskými

škůdci - jako polní plevelé parazitují na vikvovitých nebo lilkovitých (Kovář et al. 1997, Končalová et Kropáč 1997, Joel 2000, Kovář 2000).



Obr. 13: Závislost mezi počtem stonků zárazy (*Orobanche crenata*) parazitující na jedinci bobu (*Vicia faba*) a nadzemní biomasou hostitelské rostliny (podle Kováře et al. 1997)

Hemiparaziti - jsou schopni autotrofie, ovšem bez hostitele krní (*Scrophulariaceae* - *Rhinanthus minor*, *Euphrasia* sp., *Odontites rubra* aj.). Hostitelů pro jeden druh hemiparazita může být víc. Na dřevinách známými poloparazity jsou jmelí - *Viscum album*, *V. laxum* - prokazatelně snižují vitalitu hostitelů. Jejich rozmnožování se zpravidla uskutečňuje velkými semeny, jež rozšiřují ptáci.

Herbivorie

Spásání rostlin býložravci může mít na jejich růst malý nebo odstupňovaný vliv až po zastavení růstu. Záleží na načasování - když probíhá listová obnova najednou, např. na jaře, může 75 % odstranění listů vést k poklesu sezónní produkce hmoty na 50 %. Naopak při průběžném dorůstání listů může okus stimulovat kompenzaci růstem listů nových. Nejdolnější k okusu jsou trávy - jejich nejčastější životní forma (hemikryptofyty) s pupeny těsně při povrchu půdy jim chrání nejdůležitější bod potenciální obnovy. Ze zásob je pak podporován vznik nových listů nebo odnoží.

Vliv na plodnost: nejčastěji - **odklad kvetení** (u sezónně závislých reprodukčních cyklů se zvyšuje riziko příchodu mrazů a tudíž v daném roce rostlina neuskuteční reprodukci); u semelparních druhů může dojít k oddálení i o víc let - zvyšuje se **dlohověkost**, protože k uhynutí dochází až po reprodukci (nesmrtelná *Poa annua* na udržovaných hřištích). Zničení květů, plodů či semen má přímý vliv na rozmnožování (spíše než při defoliaci).

Mnohé případy býložravosti jsou mutualismem - mají prospěch jak herbivoři, tak rostliny (přenos pylu jeho konzumenty, přenos plodů). Horší to je s hmyzem, který konzumuje asimilační orgány (Šafránková 1996, Urban 1999a, b) nebo plody - ničí je (nanejvýš může být

příznivé při roznosu semen mravenci, pokud část se jich "ztratí" - mohou pak vyklíčit, Kovář 1996b). Obratlovci si někdy dělají zásoby (veverky - oříšky, křečci - obilky).

Shlukování býložravců: např. druhy býložravého hmyzu - mohou se shlukovat tam, kde je cílová rostlina v menších hustotách, vybírají rostliny podle svého vnímání nejpřínosnější (s nejlepším růstem). Shlukování na výnosných místech vede ke konkurenci konzumentů a tudíž ke snižování rychlosti spotřeby na jedince (snižuje se kvalita resp. výnosnost místa a dá se očekávat přerozdělení hustoty konzumentů). Nejen pastvou (disturbancí), ale i obohacením živinami na místě, kde se dočasně shlukovali, ovlivňují býložravci stanoviště (porost).

Konkurence

Zjednodušeně je to interakce, při níž jeden organismus konzumuje zdroj, jež mohl získat a spotřebovat organismus jiný. Čili: jeden organismus zbavuje zdrojů jiný organismus, který v důsledku toho roste pomaleji, má méně potomstva, anebo je jeho život vystaven nebezpečí. Takovou újmu si mohou působit příslušníci téhož druhu nebo druhů různých (konkurence vnitrodruhová nebo mezidruhová).

Jinak řečeno: jde o reciproční negativní interakci mezi dvěma organismy. [označ. -/-; když 0/-, pak jde o amensalismus: 61-66 % případů; když 0/+, pak jde o komensalismus].

Od dob Darwina uvažována jako jedna z hlavních sil, které ovlivňují růstovou formu a životní vzorec rostlin, jakož i strukturu a dynamiku rostlinných společenstev. Pro svůj význam v životě rostlin byla konkurence sledována z mnoha různých pohledů či perspektiv, každý směr má vlastní slovník, cíle, empirii i teorii.

Konkurence mezi rostlinami byla pravděpodobně objevena prvními farmáři za neolitického zemědělství. V novodobé vědecké literatuře je důležité rozlišovat dvě odlišné definice konkurence (např. Kovář et Frantík 1989). **První definice** odlišuje celkový konkurenční účinek jednoho druhu nebo společenstva na jiný druh. Je založena na rozdílu mezi biomasou coby cílem, jehož rostlina dosahuje při absenci sousedů ve srovnání s biomasou dosaženou za přítomnosti sousedů. **Rozdíl v biomase**, když jsou odstraněni sousedé, je považován za **efekt kompetice**. Tato definice nezohledňuje rozdíly v biomase odstraněných sousedů a tudíž neměří intenzitu konkurence vztahem na jednotku biomasy sousedů. Její využití spočívá v komentování toho, zda se kompetice vyskytuje nebo nevyskytuje. Zamlčeně se předpokládá přímá, ne-li lineární závislost efektu kompetice na množství biomasy odstraněných sousedů.

Druhá definice konkurence pracuje s intenzitou kompetice na jednotku biomasy. Celkový účinek všech sousedů je rozdělen množstvím odstraněné biomasy, aby se získala **míra konkurenční síly**. Užívá se ke srovnání jak uvnitř společenstva, tak mezi společenstvy. To umožňuje ptát se, zda intenzita konkurence na jednotku biomasy souseda závisí na druhu souseda, na produktivitě stanoviště nebo na režimu disturbance na stanovišti.

Efekt konkurenční interakce může vznikat v jemnějším podrozdělení přímou interferencí a nepřímou exploatací stejných zdrojů. Navíc k těmto dvěma typům ovlivnění mohou přistupovat ještě další dva, oba nepřímé. První probíhá prostřednictvím jednoho nebo více společných nepřátel (predátorů) a konkurence se odehrává mezi nimi, druhý nastává, když se vyskytuje třetí aktér (téže trofické úrovně), s nímž jeden z dvojice druhů nekonkuruje, zatímco druhý ano.

Experimentální metody a interpretace

Přímá pozorování často nejsou schopna demonstrovat mechanismy konkurence, zatímco polní pokusy jsou v tom účinnější (Zimdahl 1980, Rejmánek et al. 1989, Grace et Tilman 1990). I tak však řada pokusů v minulosti ukázala pouze existenci konkurence, ale už ne její mechanismy.

1. Přímá interference (případ 1): zahrnuje přímé poškození jednotlivce sousedem různými způsoby (včetně allelopatie, abraze větvemi, vytlačováním přerůstáním ap.). Kontrola: odstraněním konkurujících částí souseda nebo laboratorní testy na toxické exudáty.
2. Exploativní konkurence (případ 2): nepřímá soutěž v dělení o zdroje. Jakkoli jde o procesy pozorovatelné, pokusy jsou možné - částečné nebo úplné odstranění souseda, manipulace se zdroji - i v terénu.
3. Zjevná konkurence přes přirozené nepřátele (herbivoři, paraziti, patogeny; případ 3): řízená reprodukce nepřítelů ovlivní parametry rostlinné populace.
4. Zjevná konkurence přes pozitivní interakce mezi druhy (případ 4): předpokládá pozitivní interakci mezi dvěma druhy, z nichž jeden má negativní interakci s třetím druhem. Manipulativní experimenty s různými proporcemi populací jednotlivých druhů.

Typy konkurence

(1) **Intra- a interspecifická** - u vnitrodruhové konkurence jsou vždy selektovány v daném prostředí adaptabilnější genotypy s výhodnými vlastnostmi pro přežití

- mezidruhová konkurence navazuje ve vyšší rovině na vnitrodruhovou a zpravidla se stupňuje mezi druhy nejpříbuznějšími a nejpodobnějšími (využívajícími blízké nebo totožné niky), např. trávy: plodiny a plevele

(2) **Interferentní a explorativní** (přímá a nepřímá; Birch 1957) - v prvním případě si konkurenti brání přímo v čerpání zdrojů (někdy se sem řadí allelopatie a agrese)

(3) **Soutěživá (contest) a dravá (scramble)** (Nicholson 1954) - u soutěživé využívají organismy konečné množství daného zdroje a nevyžadují další; při dravé se snaží absorbovat ze zdroje, co je možné, a to, co se nezužítkuje, se stane odpadem nepoužitelným pro další konkurenty

(4) **Ecesivní (preemptive) a interakční (interactive)** (Ellenberg 1956) - 1. případ: při obsazování nového prostoru (u semenáčků schopnost daná schopností šíření druhu a schopností rychlého klíčení resp. uchycení); 2. případ - odehrává se mezi již vyvinutými jedinci: uplatní se délka života, periodicitu životních pochodů, rychlost klíčení a růstu, způsob rozmnožování a schopnost regenerace, různé druhy adaptací atd.

Základní modely konkurence:

(1) **Lotka-Volterrov model** - úspěšně postihuje časovou kontinuitu růstu populací, je však obtížně aplikovatelný u typů rostlin, které nemají jasně vymezená individua (polokeře, graminoidy). Vychází z diferenciálního počtu, odpovídá na otázku konkurenčního potlačování a vzájemné koexistence populací v čase; tento **model růstu populace** byl zobecněn pro mnohadruhová společenstva.

Vychází z popisu růstu jednotlivých populací (Lotka 1932) - velikost populace N v čase t exponenciálně roste podle vztahu:

$$dN/dt = rN, \text{ kde } r = b - d$$

r - specifická rychlost růstu populace daná rozdílem mezi tempem množivosti (b) a úmrtností (d); tato rovnice popisuje exponenciální růstovou křivku (ve tvaru J) - když je počet jedinců na ose y vyjádřen logaritmičticky, změní se závislost na lineární, kde směrnice přímky je hodnotou koeficientu r.

Ve věkově vyvážené populaci a v prostředí, jež neomezuje růst populace, je hodnota r jediným ukazatelem růstové schopnosti populace. Maximální hodnota r (r max.) se nazývá biotický (reprodukční) potenciál. V přírodě však většinou nacházíme rozdíl mezi r max. a r aktuálním a ten se pokládá za měřítko limitujícího vlivu prostředí.

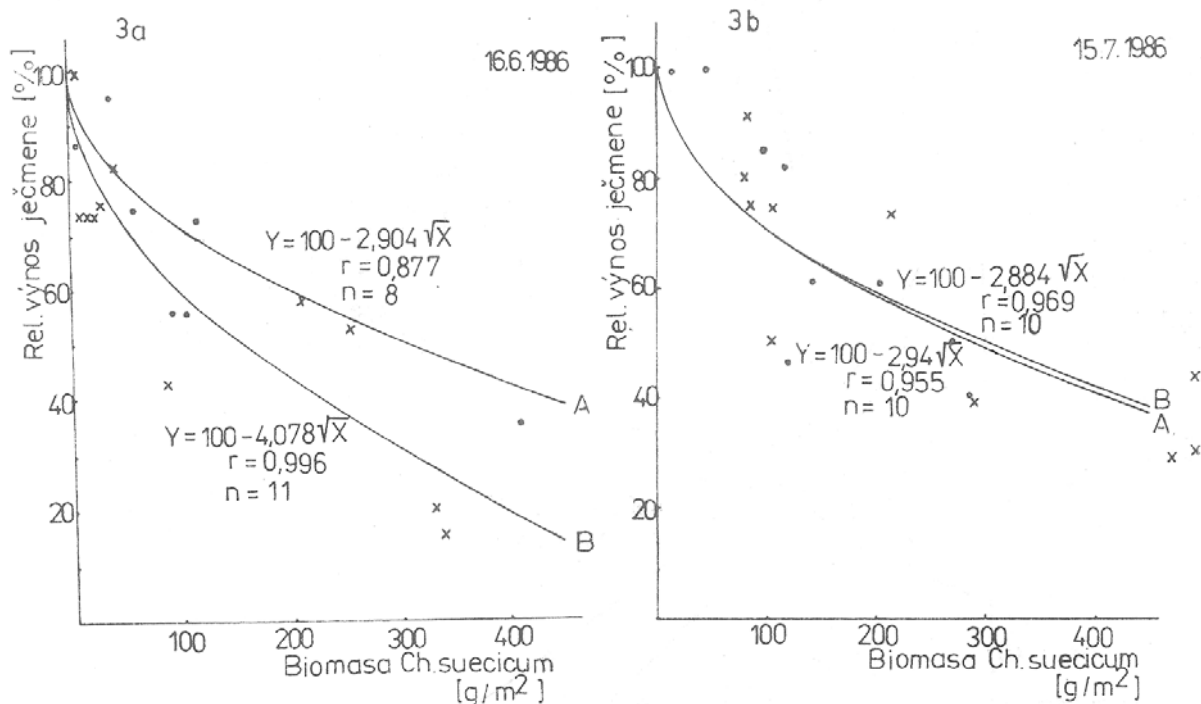
Růst populace však není nekonečný, je limitován rozsahem abiotických zdrojů, což popisuje rovnice logistického růstu:

$$dN/dt = rN - aN^2 \quad [dN/dt = rN(K - N)/K]$$

kde a zpravidla odpovídá poměru r/K (K - nosná kapacita prostředí, představovaná obvykle nejvyšší hustotou populace); růstová křivka populace je pak sigmoidního (S) tvaru. Populace při dosažení tohoto počtu jedinců vyčerpá živiny, jež jsou v daném prostoru a čase k dispozici, případně omezený prostor zcela vyplní. Limitující konstanta K nezávisí pouze na vlastnostech stanoviště, nýbrž mění se podle druhu rostliny - každý druh rostliny má na témže stanovišti jinou hodnotu K.

Nosná kapacita prostředí není jediným limitujícím prvkem růstu populací v ekosystému (jde dále o interakce s dalšími populacemi - to je popsáno soustavami diferenciálních rovnic podle toho, jak přibývá konkurentů). Tento model se stal vhodnou pomůckou ekologického myšlení, je však v mnoha případech nepoužitelný pro praktické potřeby. Nedostatky: (1) konstanty jako např. r, K apod. považuje za nezávislé na hustotě populace (N), (2) efekt konkurence linearizuje - graficky byly řešeny některé modely nelineárního charakteru (Ayala 1969, Pianka 1978), (3) počítá pouze s okamžitou reakcí organismů, (4) považuje prostředí za homogenní a (5) považuje všechny jedince za identické. Důsledkem zpoždění růstové reakce na změny hustoty populace, může populace někdy přerůst horní asymptotu (K) a vykazují pak výkyvy kolem ní (oscilace).

Koeficienty r a K daly vznik konceptu r/k selekce (kontinua) - viz kap. 4 - umožnily vymezit dvě extrémní skupiny faktorů, jimiž byly rostliny během fylogeneze selektovány. V selekci typu r se uplatní populace s vysokou hodnotou r (tj. specifickou rychlostí růstu) - obsadí co nejrychleji volný prostor (počtem jedinců, biomasou apod.), mají vysoký reprodukční potenciál (množství klíčivých semen) a jejich vývoj probíhá v exponenciální části růstové křivky (často nedosahují nosné kapacity prostředí). Naopak, v situacích s uplatněním vysoké konkurence, tj. při velkých hustotách jedinců nebo při omezené nosné kapacitě prostředí (K) se uplatňují rostliny selektované na K strategii: s pomalým vývinem, menší rychlostí růstu, trvalky, jsou adaptovány na setrvání a reprodukci ve stabilních společenstvech, kde využívají plně nosnou kapacitu prostředí.



Obr. 14 : Závislost relativního výnosu nadzemní biomasy a biomasy klasů ječmene na biomase merlíku švédského (*Chenopodium suecicum*). A - ekologicky příznivá odběrová plocha, B - ekologicky nepříznivá odběrová plocha. Relativní výnos ječmene je vyjádřen v % maximálního výnosu nadzemní biomasy - 3a a biomasy klasů - 3b (podle Kováře et al. 1988).

(2) **De Witův model** - představa časově diskontinuitní (poměrná hustota jednotlivých populací kultury je určující pro výsledný výnos - de Wit 1960).

Relativní výnos rostliny (RY) je dán poměrem:

$$RY = \frac{\text{výnos vesměsi}}{\text{výnos v čisté kultuře}}$$

Protože měřítkem konkurence je obsazení prostoru, bývá tento model někdy nazýván prostorovým vzorcem (spacing formula). Byl vytvořen pro popis experimentů se dvěma druhy v tzv. dosazovacích řadách (replacement series), kdy celkový počet jedinců zůstává konstantní a mění se procentuální zastoupení druhů. V porovnání s předchozím modelem zachycuje populace pouze ve fázi stacionárního růstu.

Pro dva konkurující druhy platí:

$$O_1 = b_1 z_1 M_1 / (b_1 z_1 + b_2 z_2)$$

$$O_2 = b_2 z_2 M_2 / (b_1 z_1 + b_2 z_2)$$

O - výnos ve smíšené kultuře (odpovídá N u Lotka-Volterrova modelu), M - výnos v monokultuře (odpovídá K u L.-V. modelu), z - hustota výsevu druhů 1 a 2; ve většině případů pak koeficienty nahroučení b (crowding coefficient) jsou nahrazovány koeficientem $k_{12} = b_1/b_2$ (koef. a_{12} u L.-V. rovnic). Relativní koeficient k v modelu potom popisuje zakřivení u těchto hyperbolických křivek: $k > 1$ představuje konvexní křivku, $k = 1$ přímkou a $k < 1$ konkávní křivku. Je-li $k_{12}k_{21} = 1$, pak oba druhy obsazují tutéž niku; je-li součin větší než 1, pak se předpokládá diferenciace nik.

Pro popis a chování jedné populace odvodil de Wit (1960) vzorec na základě konkurence mezi populací a prázdným prostorem:

$$O = \frac{BZ}{1 + BZ} O_m$$

Proti Lotka-Volterrově modelu, jehož aplikace je přínosná z hlediska stanovení ekologické stability společenstev, má de Witův model větší význam pro pochopení ekofyziologie procesu. [K tomuto pohledu lze s výhodou použít dvě kritéria: (i) součin relativních koeficientů zastoupení $k = k_{12}k_{21}$ a (ii) hodnotu celkového poměrného výnosu - relative yield total (RYT). Sečteme-li hodnoty RYT pro dvě rostliny ve směsi, získáme RYT této směsi (Harper 1977): $RYT = O_1/M_1 + O_2/M_2$ pro směsnou kulturu 1 : 1]. Platí, že:

RYT = 2 rostliny si nekonkurují, jsou na sobě nezávislé

RYT < 2 oba druhy čerpají aspoň část z jednoho zdroje (částečně nebo zcela konkurují)

RYT = 1 oba druhy mají podobné požadavky na prostředí, není zjevná výhoda pěstování ve směsi

RYT < 1 druhy se vzájemně potlačují

Substituční uspořádání pokusu (spacing experiment; replacement series podle de Wita) - dosazovací resp, nahrazovací řady, konstantní celková hustota, mění se poměr obou druhů - výsledkem je de Witův diagram (např. Kovář et Frantík 1989, Frantík et al. 1990).

Obecně je problematika dobře demonstrovatelná na interakcích polních plodin a plevelů (Zimdahl 1980, Radosevich et Holt 1984, Cousens et Mortimer 1995). Je např. známo, že změna termínu výsevu či množství vyseté plodiny může způsobit změnu dominanty v systému plevel-plodina (Frantík et al. 1989). Časový faktor je u konkurenčně silných plodin velmi důležitý (Koblihová et al. 1987) - při zpoždění setí plodiny klesá výnos o mnoho procent (až do 85 %). V intencích rozvoje biologické či integrované ochrany polních kultur, které stimulovaly výzkum mezidruhových interakcí, vznikla řada termínů, z nichž alespoň některé jsou uvedeny níže:

relative time of emergence - časový úsek mezi vzejitím 2 druhů

relative reproductive rate (alfa) - relativní rychlost reprodukce (poměr hmotností jedinců dvou druhů ve směsi)

threshold level (economic threshold) - práh (škodlivosti plevelu), minimální hustota zaplevelení, při které již dochází ke statisticky významnému snížení výnosu

yield loss - ztráta na výnosu (způsobená zaplevelením).

Aditivní uspořádání pokusu - přírodní podmínky jsou simulovány přirozeněji: hustota jednoho druhu (plodiny) je konstantní, testován je efekt různých hustot druhého konkurenta - např. plevelu, Kovář et al. 1988); jde o model invaze.

Ani u jednoho z obou typů pokusů nelze uspokojivě odlišit podíl mezidruhové a vnitrodruhové kompetice (u substitučního uspořádání je to o něco lepší). Pokouší se to řešit tzv. inverzní lineární model, když se týchž dat ze substitučních pokusů využije v reciprokém modelu výnosu.

Systematický design pokusu - způsob uspořádání, kdy celková hustota porostu roste kontinuálně v prostoru beze změny prostorové struktury. Byl původně navržen pro studium vnitrodruhové konkurence (single species experiments, Nelder 1962). Později byly činěny

pokusy rozšířit je na systémy dvoudruhových interakcí, zejména u plodin, které se kultivují v řádcích při jejich střídání v prostoru (tzv. intercropping systém, Huxley et Maingu 1978).

Vnitrodruhová konkurence

Intraspecifická kompetice se odehrává mezi jedinci téhož druhu (dochází k ní stejně jako u interspecifické tehdy, když není dostatek nějakého zdroje, tj. když je nadměrná hustota populace a růst jedinců; proporce mezi konkurencí intraspecifickou a interspecifickou jeví v závislosti na hustotě jednotlivých populací reciproční závislost - např. Norris et al. 2001). Rozdíl je v tom, že nedochází k úplnému potlačení populace (u mezidruhové může potlačit jedna populace druhou).

Plasticita v reakci na stres (na rozdíl od živočichů) - nemusí jít vždy o mortalitu, ale o ovlivnění růstu, odumření některých částí nebo o kompenzační projevy (etiologizace, zmnožení stinných listů, prodlužování stonků apod.). Protože jde o blízkou nebo totožnou ekologickou niku, bývá konkurence velmi intenzivní (na rozdíl od mezidruhové).

Hlavní důsledky:

- (1) vzájemné ovlivnění, hlavně omezením růstu jedinců
- (2) odtud velikostní diference jedinců v populaci
- (3) odtud odumírání některých jedinců a snížení hustoty populace

Zákon o konstantním konečném výnosu porostu: při zvyšující se hustotě jedinců v populaci vzrůstá celková hmotnost biomasy celé populace na jednotku plochy jen do určité hustoty. Při jejím překročení dochází k vnitrodruhové konkurenci, jež se projevuje snížením průměrné biomasy jedince. Ta je však kompenzována zvýšenou hustotou populace, takže celková biomasa porostu zůstane nezměněna.

Za daných podmínek prostředí je tedy biomasa na hustotě nezávislou veličinou. Konečné hodnoty biomasy může být u populace dosaženo buď menším počtem velkých jedinců (růst trvá déle, do dosažení K) anebo velkým počtem drobných jedinců (limitu prostředí je dosaženo dříve).

Zákon reciproční biomasy: Při zvyšujícím se počtu jedinců rostlin se snižuje průměrná hmotnost jedince. Lze vyjádřit (kromě hyperboly) také jako lineární závislost mezi obrácenou hodnotou průměrné biomasy jedince ($1/W$) a počáteční hustotou populace (h); A a B jsou koeficienty lineární rovnice (A - směrnice přímky).

$$1/W = Ah + B$$

Počet vyklíčených jedinců populace (hustota) je pravidelně vyšší než představuje K a implikuje tedy budoucí snížení na úroveň K (regulace mortalitou). Rychlost úhynu se stává funkcí rychlosti růstu přežívajících jedinců.

Během růstu vnitrodruhově si konkurujících jedinců hustota současně ovlivňuje: (1) růst a vývin jedinců, (2) výnos resp. celkovou biomasu populace, a (3) mortalitu populace.

Zákon třípolovinové mocninné funkce samoředění: příčinou toho, že někteří jedinci rostou rychleji než jiní, je exponenciální charakter růstu, tj. že přírůstek biomasy W jedince je lineárně úměrný biomase v každém časovém okamžiku: $dW/dt = rW$. Každé zvýhodnění některých jedinců mikroprostředím nebo genetickou konstitucí zesiluje rozdíly v růstu mezi nimi a vede k mortalitě, jež je úměrná počáteční hustotě. To je označováno jako samozředování populace. Empiricky bylo zjištěno, že průměrná hmotnost biomasy jedince (W_t) v čase t je funkcí hustoty přeživších jedinců (d):

$$W_t = Cd_t^{-a}$$

kde C je druhově specifický koeficient úměrnosti a d je hustota populace v čase t (nikoli počáteční). Záporný exponent a vyjadřuje konkurenční ovlivnění biomasy průměrného jedince hustotou (je výrazem intenzity konkurence) a v drtivé většině zjištěných případů se rovná 3/2. Tedy:

$$W_t = Cd_t^{-3/2}$$

Znamená to, že stoupne-li hustota dvakrát, klesne průměrná hmotnost biomasy jedince třikrát.

[Teoretické zdůvodnění: platí, že (1) plocha, kterou pokrývá jedna rostlina (s), je nepřímo úměrná hustotě (d), (2) zároveň je úměrná druhé mocnině lineárního rozměru rostliny, např. délce listu, zatímco (3) hmotnost biomasy jedné rostliny (W) je úměrná třetí mocnině lineárního rozměru rostliny. Z tvrzení (2) a (3) vyplývá, že plocha (s) je úměrná $W^{2/3}$, a protože platí tvrzení (1), pak W je úměrné $d^{-3/2}$, může tedy platit, že $W = Cd^{-3/2}$.]

Vnitrodruhová konkurence vede k vytváření velikostních tříd, jejichž zastoupení se v průběhu růstu porostu mění (později se zvyšuje frekvence tříd s nižší biomasou). V zemědělské praxi - význam jednocení: co největší biomasa jedinců při maximálně možné hustotě.

Allelopatie

Označuje vztah mezi dvěma rostlinnými populacemi, kdy jedna z nich je ovlivňována ve svém růstu a vývinu **chemickými látkami vylučovanými rostlinami** druhé populace (viz též kap. 6). Někdy může jít také o autoallelopatické (autoinhibiční) působení, kdy přílišné nahromadění látek vylučovaných jednou populací působí na ni samu (vylučované toxiny mohou blokovat klíčení vlastních semen v dosahu mateřské rostliny, dekompozice opadu může bránit růstu výhonů apod.) a to může vyvolat i její nahrazení populacemi jiných druhů v rámci sukcese (viz kap. 12).

Většinou působí zmíněné látky inhibičně, mohou však (při nízkých koncentracích) jevit vliv i stimulační. Jejich množství v půdě se mění v závislosti na stáří jedinců, jež je produkují, na ekologických poměrech stanoviště, na čase (v rámci dne, roku apod.).

Povaha těchto látek je různá (fenoly, alkaloidy, terpeny, silice atd.) - jsou převážně druhově specifické a o mechanismu působení se ví poměrně málo.

Jejich **zdrojem** mohou být:

- (1) kořenové exsudáty - jsou ředěny a mixovány v půdním roztoku a s ním přijímány kořeny rostlin,
- (2) výluh z nadzemních částí rostlin (větve, listy, květy, plody a jejich rozkládající se produkty) - se dostává do půdy, kde je opět s půdním roztokem přijímán kořeny
- (3) aromatické těkavé látky - se dostávají z nadzemních částí do vzduchu - ovlivňují sousedy buď přímo nebo jako rozpuštěné v půdním roztoku (pouze v aridním klimatu, kde vysoké teploty umožňují odpařování resp. sublimaci těchto látek)

Předpokládané **mechanismy** allelopatické inhibice:

- (1) zpomalení, příp. zastavení klíčení semen sousedících druhů
- (2) zpomalení, degenerace nebo znemožnění růstu již usazených jedinců sousedících druhů

Tyto mechanismy umožňují invazi, příp. expanzi takto agresivního druhu do původního společenstva.

Pokusy, které prokazují allelopatické působení, se snadněji provádějí s vodními kulturami rostlin (laboratorní experimenty). V terestrickém prostředí jsou poměry složitější (část toxinů je příliš zředěna - ztrácí účinnost, část je inaktivována vlastnostmi půdy - např. adsorpcí na koloidy). V terénních podmínkách je těžko rozlišitelné, kdy se jedná o allelopatii a kdy o kompetici (např. o půdní zdroj).

Allelopatické účinky jsou více známy u nižších rostlin (antibiotika získávaná z mikromycetů). U vyšších rostlin se látky působící inhibičně na mikroorganismy nazývají fytoncidy. Případy vzájemného allelopatického působení u cévnatých rostlin jsou známy např. u blahovičníků nebo akátu, u merlíků nebo pelyňků, zástupců čeledi složnokvětých (bodlák, slunečnice), hluchavkovitých nebo trav (pýr). Allelopatie - podobně jako konkurence o zdroje - vede v přírodě ke snižování druhové diverzity (a zvyšování jejího protějšku: dominance - viz kap. 9). Primární účinek je spojen buď s vyplavováním toxických látek vodou z rostlinných orgánů nebo s dezintegrací opadu působením mikrobů při rozkladu mrtvé organické hmoty v půdě (Radosevich et Holt 1984).

Literatura

- Ayala F.J. (1969): Experimental invalidation of the principle of competitive exclusion. - Nature, 224: 1076-1079.
- Barbour M.G., Burk J.H., Pitts W.D., Gilliam F.S. et Schwartz M.W. (1999): Terrestrial plant ecology. - Menlo Park.
- Birch L.C. (1957): The genetic factor in population ecology. - Am. Nat., 94: 5-24.
- Clements F.E. (1916): Plant succession. An analysis of the development of vegetation. - In: Carnegie Inst. of Washington, Publ. 242.
- Cousens R. et Mortimer M. (1995): Dynamics of plant populations. - Cambridge.
- Dean W.R.J., Milton S.J. et Klotz S. (1997): The role of ant nest-mounds in maintaining small-scale patchiness in dry grasslands in Central Germany. - Biodiversity and Conservation, 6: 1293-1307.
- Ellenberg H. (1956): Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. - In: Walter H. [ed.]: Einführung in der Phytologie. Stuttgart.
- Frantík T., Koblíhová H., Kovář P. et Stejskalová H. (1989): Vliv hustoty a termínu výsevu na interakci některých druhů plevelů s pšenicí jarní. - Rostl. Výroba, 35: 59-64.
- Frantík T., Kovář P., Dostálek J., Koblíhová H. et Stejskalová H. (1990): Interactions of two species of the genus *Chenopodium* with two production plants - sugar beet and spring wheat. - Folia Geobot. Phytotax., 25: 137-144.
- Gleason H.A. (1917): The structure and development of the plant association. - Bull. Torrey Bot. Club, 44: 463-481.
- Harper J.L. (1977): Population biology of plants. - London.
- Huxley P.A. et Maingu Z. (1978): Use of systematic spacing design as an aid to the study of inter-cropping: some general considerations. - Exp. Agric., 14: 49-56.
- Killham K. (1996): Soil ecology. - Cambridge.
- Koblíhová H., Frantík T., Kovář P., Dostálek J. et Stejskalová H. (1987): Interakce vybraných druhů rodu *Chenopodium* s jarní pšenicí. - Preslia, 59: 341-348.

- Kovář P., Frantík T., Dostálek J. et Koblihová H. (1988): Interakce plodina-plevel na příkladu jarního ječmene a merlíku švédského (*Chenopodium suecicum* J.Murr): terénní studie. - *Preslia*, 60: 315-320.
- Kovář P., Hassan E.A. et Brabec E. (1997): Is *Vicia faba* population affected by parasitism from *Orobancha crenata* more then by competition from non-parasitic weeds? - *Preslia*, 69(2): 185-190.
- Kovář P. et Kovářová M. (1998): Ant herbivory - a significant factor in population dynamics of *Veronica* and other temperate plant species? - *Thaiszia-J.Bot.*, 8: 141-146.
- Kovář P., Kovářová M., Herben T. et Dostál P. (2001): Successional differentiation of ant-hills in a mountain grassland: Does history of the mound came a difference? – *Plant Ecology*, (in press).
- Kovářová M. (1983): Dekompozice rostlinného opadu na Mokřých Lukách. - In: Jeník J. et Květ J. [eds.]: Studie zaplavovaných ekosystémů u Třeboně. Studie ČSAV, p. 118-122.
- Krahulec F., Goldberg D.E. et Willems J.H. [eds.](1995): Species coexistence in temperate grasslands. - *Special Features in Vegetation Science* 8, Uppsala.
- Kubíková J. (1967): Contribution to the classification of root systems of woody plants. – *Preslia*, 39: 236-243.
- Lotka A.J. (1932): The growth of mixed populations: two species competing for a common food supply. – *J.Washington Acad. Sci.*, 22: 461-469.
- Nelder J.A. (1962): New kinds of systematic designs for spacing studies. – *Biometrics*, 18: 283-307.
- Nicholson A.J. (1954): An outline of the dynamics of animal populations. - *Aust. J. Zool.*, 2: 9-65.
- Norris R.F., Elmore C.L., Rejmánek M. et Akey W.C. (2001): Spatial arrangement, density, and competition between barnyardgrass and tomato: I. Crop growth and yield. - *Weed Sci.*, 49: 61-68.
- Pianka E.R. (1978): *Evolutionary ecology*. 2nd edition. - New York.
- Radosevich S.R. et Holt J.S. (1984): *Weed ecology*. - New York.
- Rejmánek M., Robinson G.R. et Rejmánková E. (1989): Weed-crop competition: experimental designs and models for data analyses. - *Weed Sci.*, 37: 276-289.
- Slavíková J. (1986): *Ekologie rostlin*. – Praha.
- Tesařová M. (1976): Litter production and disappearance in some alluvial meadows. - *Folia Geobot. Phytotax.*, 11: 63-74.
- Úlehlová B. (1979): Release and uptake of mineral nutrients during the decomposition of plant litter in upland grasslands. - In: Novák B., Pokorná-Kozová J., Kunc F., Kubát J. et Damaška J. [eds.]: *Studies about humus. Transaction of the international symposium*, Brno, p. 466-471.
- Wit C.T. (1960): On competition. – *Versl. Landbouwk. Onderz.*, 66.8.
- Zimdahl R.L. (1980): *Weed-crop competition. A review*. - Corvallis.
- Zobel M., Palmer M.W., Kull K. et Herben T. [eds.](1994): *Vegetation structure and species coexistence*. - *Special Features in Vegetation Science* 5, Uppsala.

Popularizační literatura

Hölldobler B. et Wilson E.O. (1997): Cesta k mravencům. - Praha.

Joel D.M. (2000): Klíčení kořenových parazitů z čeledi rostlin zárazovitých a krtičníkovitých. - Živa, 48(2): 64-66.

Končalová M.N. et Kropáč Z. (1997): Jak vyzrát na zárazy? - Živa, 45(3): 105-106.

Kovář P. (1995a): Šíření semen mravenci: evoluce vztahu? - Živa, 43(1): 9-11.

Kovář P.(1995b): Rostlinstvo a mravenci: ekologické významy vztahu. - Živa, 43(2), 64-66.

Kovář P. (1999): Hody chroustů. - Živa, 47(5): 218-219.

Kovář P. (2000): Parazitické plevele a obdělávaná půda. - Živa, 48(2): 67-68.

Kovář P. et Frantík T. (1989): Rostlinné interakce v polních porostech. - Vesmír, 68(4): 216-223.

Koutek B. et Zahradník P. (1997): Dubové porosty a bělokaz. - Živa, 45(4): 148-150.

Rusek J. (2000): Živá půda. (1), (2), (3), (4), (5), (6). - Živa, 48(1): 25-27, (2): 73-76, (3): 121-124, (4): 169-172, (5): 217-221, (6): 267-270.

Struková S. (1997): Olše lepkavá - pohled na skrytou polovinu. - Živa, 45(4): 154-156.

Šafránková I. (1996): Nový druh klíněnky v ČR a kalamitní poškození jírovců. - Živa, 44(4): 172-173.

Špak J. (2001): Virové choroby rostlin. - Živa, 49(1): 6-8.

Urban J. (1999a): K biologii a významu mandelinky olšové. - Živa, 47(3): 123-125.

Urban J. (1999b): Bázlivec olšový - nejhojnější a nejvýznamnější mandelinka na olších. - Živa, 47(6): 268-269.

8. Rostlinné společenstvo, pojetí vegetace

„Co je rostlinné společenstvo?“ - představuje kardinální otázku pro toho, kdo si v přírodě všiml, že individua jako reprezentanti druhů se sdružují v celky. Jaké jsou základní přístupy k řešení této otázky, na níž je pak postavena celá další myšlenková konstrukce hodnocení vegetace?

V r. 1926 publikoval Aljechin práci "Was is eine Pflanzengesellschaft?" K problému se různí autoři v diskusních příspěvcích čas od času vracejí dodnes (z našich např. Krajina 1938, Deyl 1974, Herben 1986, Kovář et Lepš 1986, Moravec 1989, Krahulec et Lepš 1989, Chytrý 2000). V příručkách bývá této otázce věnována samostatná kapitola (např. Moravec et al. 1994). **Krajní polohy** jsou:

(1) rozeznávání "pravých" ("vlastních") společenstev a ještě jiných seskupení: např. u Aljechina jde o 3 skupiny:

Siedlungen - kolonie (osidlující)

Reinbestände - "smíšené porosty"

Gesellschaften - společenstva

Všeobecná shoda panuje v tom, že stanovit hranice je těžké. Z toho vyplývá druhý krajní přístup:

(2) všechna seskupení rostlin považována za společenstva (nejsou kladeny omezující podmínky).

Častěji však podmínky pro vymezení rostlinného společenstva existují - jsou různé. Aljechin (1926) považuje za základní znaky společenstva: **rozvrstvení** (v prostoru a v čase), **proměnlivost** a **stabilitu**.

Moravec (1975): jsou to soubory rostlin "...jejichž druhové složení a prostorová struktura jsou výsledkem výběru stanovištěm, případně i mezidruhovými vztahy (vyloučena je náhodnost), jež plus minus souvisle osidlují abiotické prostředí zemského povrchu a jež se zde samostatně reprodukuje." Dále se mohou dělit (podle převládnutí determinace prostředím či interakcemi: (1) fytoaglomerace, (2) fytocenózy.

Neuhäusl (1980): definuje společenstva jako "soubory rostlin, vznikající společným soužitím druhových populací v určitém prostředí. Výběr druhů a jejich populací ve fytocenóze je určován podmínkami prostředí, tj. souborem faktorů na fytocenózu působících, a vzájemnou konkurencí." Nepočítá mezi společenstva: "konzorcia, náhodné agregace rostlin (např. nálet semenáčů na volnou plochu), labilní vývojová stadia, uměle udržované "čisté" kultury a jiné primitivní formy vegetace."

Vzniká problém diskutabilního odlišení např. fytocenózy a agregace, a to existencí nebo naopak neexistencí nadzemního vzájemného ovlivňování - jiné vztahy se uskutečňují prostřednictvím allelopatie, jiné prostřednictvím mykorrhizy. Tendence je podřizovat definici klasifikovatelnosti v rámci syntaxonomického systému - tedy zužování objektu studia nebo rozměrového měřítka, kritériem je homogenita viditelná našima očima. Abychom rostlinné společenstvo nevyklučovali z jiného výzkumu než je syntaxonomický, je lepší širší pragmatická definice jakou najdeme např. u Mirkina (1985) nebo u Mueller-Domboise a Ellenberga (1974): říkají, že jakékoli strukturální ohraničení vnáší apriorní omezení do výzkumu vegetace. A proto, pro účel identifikace musí být koncept společenstva co nejméně restriktivní. Navrhují z tohoto důvodu identifikovat rostlinná společenstva na jakékoli geografické úrovni v mezích variací (odchylek), které jsou našim okem zachytitelné. Jak je budeme v daném případě nazývat (formace, asociace, synuzie atd.), je jiná otázka. Pro

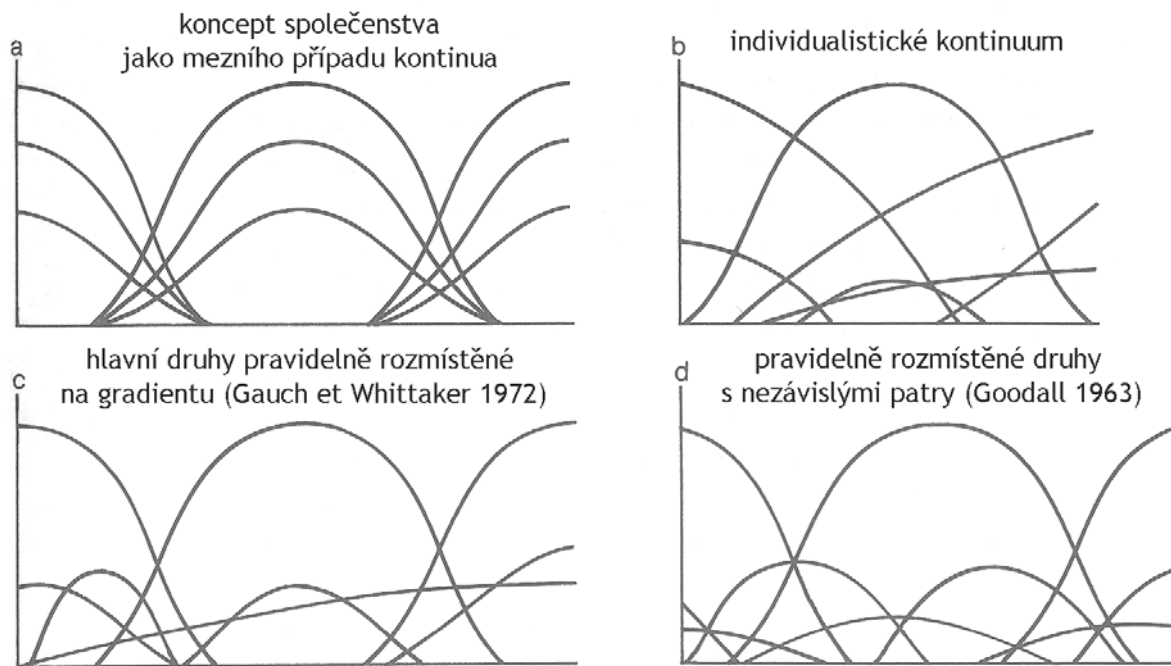
ekology je to užitečné stanovisko, protože zájem ze studia apriorně nevyklučuje některé objekty.

Středoevropská tradice bude patrně převažovat v pohledu na fytoocenózy, v poslední době dokonce expanduje mimo kontinent (např. Rieley et Page 1990, Rodwell et al. 1997) a pro mnoho případů bude mít opodstatnění, nelze však absolutizovat.

Někdy narazíme na problém, které taxonomické skupiny do fytoocenózy ještě započítávat: mechorosty, lišejníky, ale i mikroocenózy např. půdních organismů, parazitů apod. Hovoří se v této souvislosti o **taxocenózách** (např. Hadač 1980). Tradice pracuje přednostně se snadno definovatelnými vyššími rostlinami (plus mechové patro). Fytoцентриčnost je dána hlavně předpokladem, že vyšší rostliny jako primární producenti determinují ostatní složky biocenózy.

V literatuře najdeme ovšem i jiné názory. Např. rozlišování funkčních skupin organismů (guildy). V zoologické literatuře zase doklady o tom, že fytoocenózy a zoocenózy se nekryjí (determinovanost není, resp. je částečná, odstupňovaná). Vyšší trofické hladiny mohou výrazně ovlivňovat hladiny nižší.

Čili: širší vymezení pojmu rostlinné společenstvo zahrnuje celou škálu rostlinných uskupení, která se mohou vzájemně lišit kvalitativním a kvantitativním druhovým složením, mohou být určena dominancí některého druhu nebo převládající životní formou, může jít o iničiální stadia sukcese s náhodnými shluky druhů, ale i o složitě strukturovaný klimax.



Obr. 15: Alternativní typy uspořádání druhů, které mohou být spojovány s konceptem kontinua podél gradientu prostředí (Grace et Tilman 1990, upraveno).

Pojetí vegetace

Moravec (1989) rozlišuje organismální, individualistické a integrované pojetí vegetace.

Zastáncem **individualistického** pojetí (známější pod označením **vegetační kontinuum**) byl Gleason (1917) - na základě jeho prací řada autorů rozpracovala tuto koncepci a odpovídající metodologický aparát: metody ordinace jako přednostně vhodné pro studium

vegetace (Curtis 1955, Whittaker 1956 aj.; nezávisle formuloval podobné názory Ramenskij, 1910). V tomto pohledu je vegetace charakterizována jako nedělitelný celek, v kterém není možné rozlišit diskrétní a objektivně zachytitelné jednotky, neboť druhy se ve společenstvech prolínají více či méně plynule, tvoří kontinuum. Změny ve složení společenstev závisejí na gradientech faktorů prostředí. Příkladem může být struktura vegetace na gradientu voda - souš kolem rybníků.

Koncept lze ilustrovat grafem kvantitativního zastoupení populací hojnějších druhů podél transektu kopírujícího ekologický gradient (výsledek přímé gradientové analýzy vegetace), což demonstruje překrývajícími se křivkami - tzv. "**pravidlo kontinua vegetačního krytu**".

"Pravidlo ekologické individuality rostlinných druhů": každý druh je rozložen svým vlastním způsobem podél měnících se podmínek prostředí (neexistují dvě shodné křivky kvantitativního rozložení různých druhů, druhová specifická je výrazem fyziologické konstituce každého druhu).

"Pravidlo mnohorozměrnosti vegetačního krytu" vyjadřuje skutečnost, že proměnlivost vegetace nesleduje pouze jeden ekologický gradient, nýbrž "mnohorozměrný prostor": je více gradientů ekologických faktorů, které svými rozmanitými kombinacemi vytvářejí proměnlivost ekotopů.

Tato tři pravidla formulovaná Ramenským (1924) obecně (generalizovaně) umožňují na základě dostatečného fytocenologického materiálu postihnout nekonečnou rozmanitost vegetačního uskupení.

Organismální pojetí vegetace bylo vlastním podnětem, který způsobil kritiku Gleasona a formulování teorie vegetačního kontinua. Autorem tohoto přístupu je Frederick Clements (Clements 1907), i když označení sám nepoužil. Studoval sukcese a jednotlivé vegetační formace považoval za fyziognomicky odlišná ontogenetická stadia klimaxu, který považoval za "dospělý komplexní organismus".

Westhof (1970) označení "organismální pojetí" použil v širším smyslu - považuje za zastávce všechny autory, pro něž rostlinné společenstvo představuje organizovaný systém.

Integrované pojetí přijímané fytocenology curyšsko-montpelliérské školy staví na principech, které vyjádřil Westhof (1972):

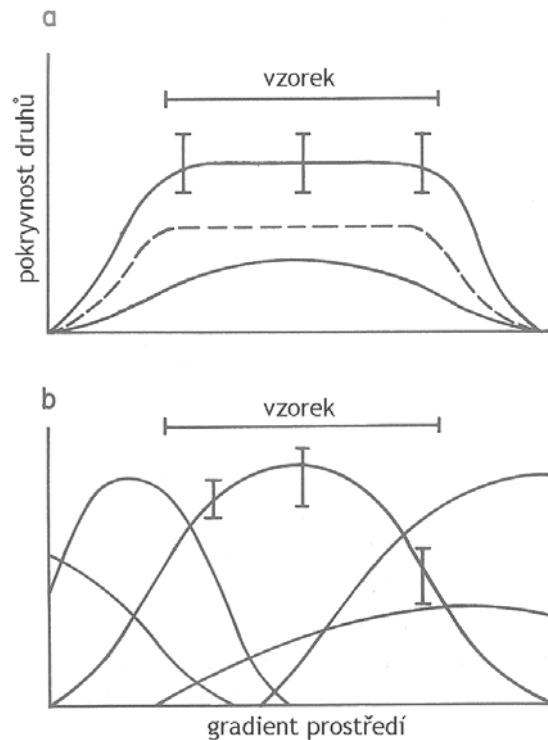
(1) Fytocenózy jsou funkčními celky, které představují víc než pouhou sumu jednotlivých složek vybraných abiotickým prostředím.

(2) Integrace fytocenózy je výsledkem vzájemných vztahů mezi jejími složkami a projevuje se především v její schopnosti autoregulace.

Opírá se tedy o jevy, které se v přírodě dají pozorovat (1. opakující se skupiny druhů na určitých typech stanovišť; 2. modifikace chování jednotlivých druhů společenstvem: ekologické amplitudy jsou užší než fyziologické, a ekologická optima posunuta od fyziologických; 3. omezení počtu druhů společenstvem ve srovnání s počtem druhů, které jsou schopny na daném stanovišti růst - vyplývá z mezidruhových interakcí).

Srovnáme-li protichůdná pojetí vegetace, vnučuje se otázka: kontinuum či jednotlivá společenstva? Dnes panuje tolerantnější přístup - přijímány jsou obě možnosti. Faktem je, že koncepce kontinua v sobě zahrnuje mezní případ diskontinua, zatímco opačně to neplatí. Do značné míry závislé na prostorovém měřítku, v němž se díváme na vegetaci, jak se manifestuje kontinuita či diskontinuita. Podle toho vybíráme pracovní metody. Co se nám z našeho časového horizontu (rozmezí lidského života) může jevit jako "společenské" resp.

společné chování druhů v lese, v dlouhodobější perspektivě se může zdát jako individualistické (překrytí migrací).



Obr. 16: Kontrast ve variabilitě vegetačních záznamů závisí na tom, která teorie vegetačního složení je korektní: (a) teorie společenstva jako diskrétní jednotky nebo (b) koncept kontinua (Grace et Tilman 1990, upraveno).

Cílem moderní nauky o vegetaci není jen popis a zařazení rostlinných společenstev do jednotného systému, ale zejména porozumění společenstvům. Přitom je nezbytné neomezovat se na jednu rozměrovou rovinu, v níž se na konkrétní vegetaci díváme - měli bychom se na ni podívat i z hlediska sousedních škál. Dále - začíná se prosazovat i v nauce o vegetaci **hypoteticko-deduktivní přístup** (formulace hypotéz, které můžeme testovat). Z tohoto pohledu se fytoecologie ve srovnání např. s populační ekologií jevila jako méně přitažlivá a výhodná. Pře mezi koncepcemi není rozhodnutelná, i když v určitých případech mohou být na hypotézy převoditelné anebo k nim alespoň inspirují (v tomto směru je průkopníkem H. Ellenberg). Je to důležité pro predikce, které dodnes převážně odvozujeme z pozorování a nikoli z cílevědomě sbíraných dat, která by odpovídala na položenou otázku.

Protože v naší oblasti má tradice a dosud převládá využívání metod tzv. švýcarské neboli curyšsko-montpelliérské školy třídění vegetace, bude užitečné se s ní seznámit se zápory i klady.

Předtím ještě krátký návrat do historie (viz např. Shimwell 1971): spory o povaze vegetace ze začátku století byly ve 30. - 40. letech překryty sporem mezi c./m. a uppsalskou fytoecologickou školou (ožily opět v 50. letech). Předchůdci a zakladatelé rostlinné sociologie: J.B. Wilse (1779 - 18 vegetačních oddělení podle stanovišť); A. Humboldt (1793 - vliv půdy a podnebí na strukturu porostů, popis "asociace", použití kritéria fyziognomie - životní formy); 1. polovina 19. stol. - němečtí fytoecografové Grisebach, Schimper, Rakušan - Drude, Švýcar - Schröter, Dán - Warming; znaky a kritéria pro třídění vegetace - (a) vnější utváření, fyziognomické hledisko, (b) vnitřní složení společenstev, floristické hledisko

(sociace/asociace), (3) znaky mimo vegetaci, ekologické hledisko (ekosociace; Ellenberg, Deyl, Zlatník - typologie).

Jednotky vymezované na základě různých kritérií zpřehlednil Deyl (1974) včetně hierarchie, do níž jsou zasazeny.

Základní jednotka severských škol, kde v 1. pol. 20. stol. dominoval G.E. Du Rietz (1921) (uppsalská škola), byla **sociace**, klasifikující vegetaci - s jednotným floristickým složením - podle dominant (jednoho či více druhů; konstantní dominanty je ve více než 90 % fytoecologických snímků). Původně zavedl estonský geobotanik Lippmaa "synuzie" - jako strukturně jednoduché abstraktní jednotky (definovány jako strukturní části fytoecenózy, zahrnující populace jednoho nebo více druhů rostlin téže životní formy - do třídění tak vstupuje též fyziognomické hledisko). Do severské školy patří Cajander (finská škola - 1903 - 1909) - vytvořil lesní typologii, na základě bylinného a mechového patra tabulkově zpracovaného pomocí frekvenční analýzy vymezil statisticky zjištěné sociace - lesní typy.

Třídění společenstev v c.-m. směru je založeno na přítomnosti (prezenci) určitých druhů ve společenstvu, doplněné o semikvantitativní odhad pokryvnosti (Kovář 1993). Klasifikační kategorie kterékoli úrovně v systému se nazývá syntaxon - abstraktní jednotka založená na konkrétních (v přírodě existujících) fytoecenózách. Jednotka bez určení ranku se někdy také označuje: cenon, fytoecenon, nodum. Základní jednotkou je **asociace** - etum (nadřazené jednotky: podsvaz - enion, svaz - ion, řád - etalia, třída - etea; podřazené jednotky: subasociace resp. ekologická odchylka - etosum, varianta - geografická nebo makroklimatická odchylka - osum, facie - podle jména druhu - kvantitativní odchylka resp. dominance).

Historie této metody je spjata s evropským kontinentem, rozšířila se v mimotropických oblastech, hojně ještě využita v Japonsku (některé práce z bylinných biomů - Afrika, Jižní Amerika, Korea, Mongolsko). Jako určitý mezník vývoje tohoto směru bylo přijetí definice základní klasifikační jednotky (asociace) na 3. mezinárodním botanickém kongresu v Bruselu v r. 1910 (navrhli ji Francouz Charles Flahault z Montpellier a Karl Schröter z Curychu; zeměpisný původ těchto dvou vědců se stal základem pro pojmenování celé syntaxonomické metody). Definice zní: "Asociace je rostlinné společenstvo určitého floristického složení, jednotných stanovištních podmínek a jednotné fyziognomie." není příliš konkrétní a poskytuje prostor pro subjektivitu. V r. 1921 vydal J. Braun-Blanquet první učebnici rostlinné sociologie, v níž rozvedl a propracoval klasifikační principy. Zpřesnil také definici asociace: "Asociace je rostlinné společenstvo charakterizované určitými floristickými a sociologickými (organizačními) znaky, které projevuje přítomností význačných druhů (věrných, pevných a preferujících) jistou samostatností." Asociace s tímto vymezením a charakterizací se stala základní jednotkou hierarchického systému této školy. Škola měla záhy mnoho žáků (Tüxen, Oberdorfer, Westhoff; u nás Schustler, Klika, Mikyška aj. - viz Kovář 1996). V Polsku Szafer, Pawlowski, v Maďarsku Soó, v Jugoslávii Horvatič, v Rumunsku Borza atd. U nás první učebnice - Klika (1948): Rostlinná sociologie (přepřacované vydání v r. 1955). Od vzniku prvních regionálních fytoecologických monografií se nahromadilo množství údajů, které dovolují srovnávat cenologickou diverzitu na různých úrovních (např. Kovář 1978).

Základní **pojmový aparát** odvozující se od floristického principu:

Charakteristické druhy (asociace, svazu, řádu, třídy) - druhy s optimálním výskytem v daném typu společenstev (syntaxonu).

Diferenciální druhy (zpravidla subasociace) indikují určité edafické a mikroklimatické podmínky stanoviště anebo chorologické okolnosti. Tímto způsobem druhy diferencují mezi dvěma nebo více příbuznými typy společenstev - výsledkem je vylišení odlišné subasociace.

Někdy bývají obě skupiny dohromady označovány shrnujícím termínem "indikační druhová skupina" nebo "diagnostické druhy"

Dominantní druhy - ty, jež vykazují největší relativní stupeň zápoje ve společenstvu nebo v jeho jednotlivých synuziích.

Edifikátory (také nazývané ekologické dominanty) - dominantní druhy, které mají rozhodující účinek na společenstvo a na jeho prostředí.

Lokálně převládající druhy - ty, které se stávají dominantami pouze ve specifických místních podmínkách.

Doprovodné druhy - podle B.-B. nemají žádnou diagnostickou hodnotu (Begleiters).

Význačná druhová kombinace - charakteristické plus konstantní druhy (IV. a V. třída stálosti) u svazů a asociací, kde bylo nutno opustit charakteristické druhy (zužování asociace, povyšování ranků). [H. Ellenberg hovořil o krizi charakteristických druhů; těžkosti zvláště pro velká území].

Syntaxonomická práce podle c.-m. školy se může rozložit do 5 postupných pracovních kroků (fází):

1. analytická fáze - sběr dat (pořizování snímků)
2. syntetická fáze - tabelární zpracování
3. syntaxonomická fáze - vymezení syntaxonu a určení ranku
4. určení jména syntaxonu - nomenklatorické vymezení
5. ověření výsledků syntaxonomické práce - zpětně v terénu na konkrétních fytoocenózách

Hrubá charakteristika analytické práce: spočívá ve sběru dat, tj. **fytoecologických snímků** (zápis o konkrétní vegetaci). Ty jsou pak tříděny při syntetickém zpracování. K základním údajům o stanovišti (lokalizace, geomorfologie, expozice/orientace, velikost plochy snímku, pokryvnost jednotlivých pater v %) se sepíše populace přítomných druhů a přiřadí se jim odhadnutá pokryvnost (plošné zastoupení populací). Stupnice abundance/dominance podle Braun-Blanqueta (7-členná) nebo Domina (11-členná; s drobnými modifikacemi se uvádějí také stupnice Domin-Krajinova - americký kontinent nebo Domin-Hadačova - střední Evropa, Kovář 1980; specifickou stupnicí používají také lukaři - viz tabulka níže, Blažková 1973). Dříve se zaznamenávala i sociabilita - stupeň shlukování 1 - 5, jednotlivci, koberce; nebo vitalita - označoval se druh mizející nebo invazní).

V následujícím srovnání jsou uvedeny srovnání tří stupnice (podle Blažkové 1973):

stupnice	Braun-Blanquet	Domin-Hadač	Blažková
jednotlivě (1-2 exempláře)	r	+	r
několik ex. - minimální pokryvnost	+	1	+
roztroušeně - malá pokryvnost		2	++
pokryvnost do 5 %	1	3	1
pokryvnost 5 - 14 %	2	4	2
pokryvnost 15 - 24 %	2	5	2+
pokryvnost 25 - 32 %	3	6	3
pokryvnost 33 - 49 %	3	7	3+
pokryvnost 50 - 74 %	4	8	4
pokryvnost 75 - 89 %	5	9	5
pokryvnost 90 - 100 %	5	10	(5+)

Subjektivita výběru snímkové plochy: záleží na cíli (pokud kritérium "objektivního" výběru, např. metodami znárodnění nebo pravidelnou sítí, pak musíme počítat se ztrátou informace o vzácných společenstvech) - empirický předvýběr na základě znalosti druhů (vybíráme ty plochy, kde se nápadně skupina druhů opakuje - pak je cílem zkoumání variability společenstva, na něž je tato skupina druhů vázána nebo které dokonce determinuje). Někdy dokonce fytoecologický snímek nemusí apriorně sloužit ke klasifikaci, ale k charakterizaci stanoviště, na němž byl objeven vzácný druh.

Velikost vybrané plochy - **minimální areál (minimiareál)**. Tvar různý podle konfigurace terénu - čtverec, obdélník, pás, kruh. Velikost by měla být taková, aby obsahovala základní soubor druhů, charakteristickou vertikální i horizontální strukturu. Empiricky ustálené:

les (různě starý) - 100 (200) - 500 m²

křovité až stepní formace - 25 (50) - 100 m²

louky - 10 - 25 m²

pastviny, ruderalní porosty - 4 (5) - 10 m²

Definice minimiareálu - nejmenší plocha, která je nutná pro zachycení všech druhů, které se ve společenstvu pravidelně vyskytují (podle Neuhauslových 1969).

Metodické vymezení (Moravec 1973) sporné - vyneseno přírůstek počtu druhů na postupně se zvětšující ploše. Závislost na pojetí autora, co pokládá za pravidelně se vyskytující druhy - výsledek je artefaktem měřítka, jaké jsme použili (Krahulec et Lepš 1989).

Vždy se musíme rozhodnout, co ve společenstvu má být (pomůcka: studium více čtverců v rámci společenstva - ovšem stejně je ovlivněno tím, co budeme subjektivně považovat za jedno společenstvo).

Hrubá charakteristika syntetické práce: převod druhů do řádků a snímků do sloupců maticové tabulky (část matice zůstane prázdná - nevyskyt druhu).

1. **hrubá tabulka** - stanovení konstante (stálosti) druhů

$$C_i = a_i/n \times 100 \quad (a_i - \text{počet snímků s výskytem druhu, } n - \text{celkový počet snímků})$$

- přepis snímků podle klesající konstante (předtím rozděleny do tříd)

2. **stálostní tabulka** - druhy se pak dělí na

(a) konstantní druhy od 50 % stálosti (tj. III. - V. třída)

(b) přídatné, akcesorické druhy, 25-50 % (tj. II. - III.)

(c) náhodné druhy, pod 25 % (tj. I. tř.)

Zvlášť (pod tabulku) se přepisují druhy, které se vyskytly jen v 1. snímku.

3. **dílčí tabulka** - v ní vyznačeny diferenciální druhy. Skládá se z druhů s nejvyšší stálostí a střední stálostí. Snímky s těmiž druhy seskupeny u sebe.

4. **diferencovaná tabulka** - bloky diferenciálních druhů vytvoří diagonální strukturu tabulky. Vyznačení skupin diferenciálních druhů rámečkem.

5. **synoptická tabulka** - umožňuje syntézu velkého množství snímků při úspoře místa. Jednotlivé snímkové soubory jsou v ní reprezentovány sloupci hodnot stálosti (s případným

doplněním rozmezí pokryvnosti v podobě indexu) - možno zahrnout jak vlastní snímky z terénu, tak zveřejněné v literatuře (a to i ty, které se vyskytly jen v podobě údajů o stálosti).

Synoptickým znakem je **homotonita** (stejnorodost) snímkového materiálu - zavedl Nordhagen.

Zahrnuje:

(1) počet druhů v jednotlivých snímcích

(2) na základě počtu druhů ve třídách stálosti vyhodnocení frekvence; platí, že průměrná floristická podobnost v souboru stoupá se stoupajícím počtem druhů s vysokou konstancí. Odpovídá Raunkiaerovu zákonu - tvar křivky stranově obrácené J: V > IV < III < II < I

Čím víc druhů je soustředěno ve dvou nejvyšších třídách, tím je porost homogennější; naopak velký počet druhů v prvních frekvenčních třídách je výrazem nejstejnorodosti společenstva.

(3) stejnorodost snímkového souboru je tím vyšší, čím vyšší je floristická podobnost mezi snímky. Proto se počítá hodnota indexu podobnosti pro všechny páry snímků v tabulce (anebo 1 vybrán jako standardní a s ním všechny ostatní porovnávány).

Koeficienty **similarity** (podobnosti) - počítány na základě přítomnosti nebo nepřítomnosti druhů.

$$\text{Jaccardův (1902)} \quad k_j = \frac{c}{a + b - c} \cdot 100$$

a - počet druhů v 1. snímku
b - počet druhů v 2. snímku
c - počet druhů společných

$$\text{Sørensenův (1948)} \quad k_s = \frac{2c}{a + b} \cdot 100$$

větší váhu mají společné druhy

Čím vyšší hodnoty koeficientů, tím větší podobnost snímků.

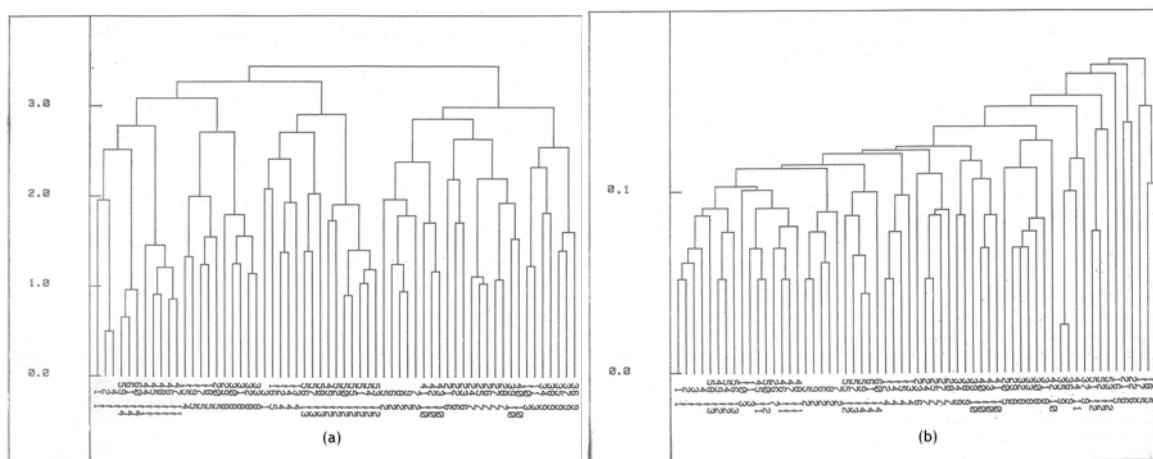
Následuje - na základě srovnání s literaturou - vymezení syntaxonu a určení ranku, případně pojmenování.

Výhody klasické fytocenologie

Standardizovaný sběr materiálu a jeho zpracování. Sběr je dobrým kompromisem mezi požadavky na reprezentativnost na jedné a podrobnost na druhé straně. Dobře zachycuje heterogenitu v krajinném až kontinentálním měřítku. Díky hierarchickému systému lze zobrazovat různé úrovně - vizualizace na mapách (aktuální, rekonstruované, potenciální vegetace). Využití: v územním plánování, ochraně přírody, rekonstrukci zeleně, bioindikaci.

Vady klasické fytocenologie

Zamlčené předpoklady (ekologická zkušenost) při sběru dat a výběru ploch (floristické kritérium ve skutečnosti druhotné); subjektivita při hodnocení vlastního porostu a předběžné třídění vegetace v terénu; vyřazování části materiálu z hodnocení (subjektivně); z korelací s ekologickými faktory (indikační funkce vegetace) nevyplývá kauzalita.



Obr. 17: (a) Výsledky shlukovací metody MINFO aplikované na transformovaná data pokryvnosti. Mírou nepodobnosti je "vzájemná informace"; je vynesena v logaritmickém měřítku (dekadické logaritmy). (b) Výsledky shlukovací metody průměrné cesty aplikované na data prezence - absence. Mírou nepodobnosti je chyba euklidovské distance. (podle Kováře a Lepše 1986)

Formalizace klasifikačních postupů

Dík nepříliš přesné a nejednoznačné definici v dílčích metodických postupech a uplatňování zamlčených předpokladů byla c.-m. klasifikace od samého počátku (Braun-Blanquet 1928) provázena kritikou narůstajícího spektra autorů. Zejména počítačové metody práce s daty (např. Bruehl et al. 1997) umožnily v nejnovější době vyšší stupeň formalizace při omezení kritérií na striktně floristický princip klasifikace (jiná kritéria jako strukturní parametry, stanovištní podmínky, areálové rozšíření druhů aj. jsou obtížně měřitelná a exaktně relativizovatelná z hlediska využití pro vegetační třídění). Formalizované přístupy si mj. vynutil velký, za desetiletí nahromaděný objem fytocenologických snímků, které dovolují zhodnotit vegetaci rozsáhlých území (např. Rodwell et al. 1997, Mucina et al. 1997), přičemž osobní zkušenost jednotlivce již nemůže obsáhnout proměnlivost vegetace v terénu a musí pracovat s daty získanými jinými autory (menší míra formalizace je ovšem spíše prospěšná a lépe vyhovující praktickým nárokům při klasifikaci porostů malého území, kdy lze s ohledem na konečný cíl určitý aspekt účelovou definicí mírně pod- či nadhodnotit). Nedokonale formalizované a rychle se vyvíjející formalizované (softwarové programy typu TURBOVEG nebo JUICE) klasifikační metody jsou vhodné pro rozdílné účely (základní/aplikovaný výzkum, Chytrý 2000), vždy však je určující podmínkou kvalita, kvantita a standardizovaný způsob sběru dat, který ve svém základu zahrnuje dobrou determinaci rostlin. Detailní metodologické seznámení ve stávajícím curriculum výuky geobotaniky je dostupné v přednášce Oborový software (J.Wild).

Numerické klasifikace

Výsledky podobné těm, ke kterým dospívá c.-m. klasifikace, jsou získatelné řadou numerických metod, které se zhruba od 60. let 20. století začaly šířit z anglosaské sféry. Třídí vegetaci na základě kompletních floristických dat (nikoli jen části druhové garnitury, jakou představují u c.-m. klasifikace diferenciální nebo charakteristické druhy) a vyhýbají se kombinování těchto dat s jinými klasifikačními kritérii (van der Maarel et al. 1980). Neznamena to však, že by výsledek musel nutně být radikálně odlišný, protože podstatný informační podíl je v datových souborech zpravidla spjat s omezenou částí druhů (např. když se srovnávaly různé aglomerativní polytetické klasifikace, relokační a divisivní polytetická klasifikace TWINSpan s tradiční c.-m. klasifikací více než 60 fytocenologických snímků

ruderální vegetace, pak - v závislosti na typu transformace primárních dat a na použití testu podobnosti výsledků - vycházely výsledky do různé, ale obecně značně vysoké míry podobné, Kovář et Lepš 1986). Svědčí to o tom, že ačkoli lidský subjektivní faktor nebude možné při „ošetření“ variability vegetace nikdy zcela vyloučit, kombinace několika užitých klasifikačních metod vyprodukuje jasnější analytický model než pouze jedna technika. K podrobnějšímu studiu jednotlivých numerických metod lze doporučit publikace: Kent et Coker (1992) nebo Moravec et al. (1994).

Ordinace vegetačních dat

Zatímco hierarchická povaha (seskupování vegetačních jednotek v linii: asociace, svaz, řád, třída) klasifikace vnucuje již tak poměrně nepřirozenému prvku - vymezení hranic mezi společenstvy - další stupeň nepřirozenosti (tj. rozdíly ve významnosti hranic), ordinační technika vycházející z předpokladu více či méně plynulých přechodů tento nepříjemný aspekt odstraňuje. Ordinace (řazení) vytváří systém uspořádání fytoocenóz (např. Krahulec et Rejmánek 1980) ve dvou- resp. mnohazměrném souřadnicovém prostoru na základě stupně podobnosti záznamů o vegetaci, aniž vysvětlovala její variabilitu vztahem k vlastnostem prostředí. Proto se hovoří o **nepřímé gradientové analýze**, kdy každý druh vytváří osu jednoho prostorového rozměru a jeho proporce v zastoupení pak měřítko dané osy (Whittaker 1967). Vzdálenosti mezi snímky v daném prostoru vyjadřují vzájemné vztahy mezi porosty jejich pozicí. Nejčastěji užívanou ordinační technikou je dnes patrně analýza hlavních komponent - PCA, která ukazuje směr největší variability souboru snímků. Metoda mnohonásobného průměrování - RA dociluje lepšího řazení snímků, další osy na rozdíl od PCA zde nemají smysl, a výhodou je též simultánní ordinace druhů i snímků do jednoho redukovaného prostoru (upravená verze RA - DECORANA byla rovněž testována při srovnávání metod ve výše citované práci, Kovář et Lepš 1986). Diskriminační analýza je statistickou metodou, která zjišťuje druhy, jež odlišují předem vystavené skupiny fytoecologických snímků. Umožňuje více než ordinační technika v úzkém slova smyslu: zjistit optimální kombinaci druhů k odlišení skupin, zjistit „nesprávně“ klasifikované snímky, zjistit meziskupinové diskontinuity a pomocí klasifikační funkce přiřazovat nové snímky k jednotlivým skupinám (Havránek 1993). **Přímá gradientová analýza** má význam při hledání vztahů mezi vegetací a ekologickými faktory prostředí, která pro tento účel máme k dispozici. Tato synchronně sbíraná data mohou pocházet buď z transektů různého rozměru volně kopírujících gradienty proměnných v prostředí anebo z náhodně rozmístěných studijních ploch. Testovány mohou být nejen hypotézy o závislosti druhů na změnách ekologických parametrů, ale též vzájemné vazby mezi druhy (např. Kershaw 1973). Kromě příruček citovaných v předchozí pasáži lze doporučit rozšiřující přednášku geobotanického curricula věnované též aspektům stručně zmíněným v této kapitole - Nauka o vegetaci (F. Krahulec).

Literatura

Aljechin V.V. (1926): Was ist eine Pflanzengesellschaft? Ihr Wesen und ihr Wert als Ausdruck des sozialen Lebens der Pflanzen. - Repert. Sp. Nov. Reg. Veg., Dahlem b. Berlin, Beih. 37: 1-50.

Blažková D. (1973): Louky severního a východního okraje Hrubého Jeseníku. - Campanula, 4: 125-141.

Braun-Blanquet J. (1921): Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. - Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Ges., St. Gallen, 57: 305-351.

- Braun-Blanquet J. (1928): Pflanzensozioologie. Grunzuge der Vegetationskunde. Ed. 1. - Berlin.
- Bruehlheide H. et Jandt U. (1997): Demarcation of communities in large databases. - *Phytocoenologia*, 27: 141-159.
- Clements F.E. (1907): Plant physiology and ecolo. - London.
- Curtis J.T. (1955): A prairie continuum in Wisconsin. - *Ecology*, 36: 558-566.
- Deyl M. (1974): Klasifikační metody v geobotanice. – *Preslia*, 46: 74-88.
- Du Rietz G.E. (1921): Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensozioologie. - Wien.
- Gauch H.G. et Whittaker R.H. (1972): Coenocline simulation. - *Ecology*, 53: 446-451.
- Goodall D.W. (1963): The continuum and the individualistic association. - *Vegetatio*, 11: 297-316.
- Grace J.B. et Tilman D. [eds.](1990): Perspectives on plant competition. - San Diego.
- Hadač E. (1980): Problémy klasifikace kryptogamických společenstev. - *Zpr. Čs. Bot. Společ.* 15, Mater. 1: 69-72.
- Havránek T. (1993): Statistika pro biologické a lékařské vědy. - Praha.
- Herben T. (1986): Problém využití fytoecenologických znalostí v ČSSR – pokus o rozbor. – *Preslia*, 58: 233-229.
- Chytrý M. (2000): Formalizované přístupy k fytoecenologické klasifikaci vegetace. - *Preslia*, 72: 1-29.
- Gleason H.A. (1917): The structure and development of the plant association. - *Bull. Torrey Bot.*, 44: 463-481.
- Kent M. et Coker P. (1992): Vegetation description and analysis. A practical approach. - London.
- Kershaw K.A. (1973): Quantitative and dynamic ecology. Ed. 2. - London.
- Klika J. (1948): Rostlinná sociologie (Fytoecenologie). - Praha.
- Kovář P. (1980): Rostlinná společenstva rybníků na Broumovsku. - *Práce a studie-přír.*, 12: 45-71.
- Kovář P. et Lepš J. (1986): Ruderal communities of the railway station Česká Třebová (Eastern Bohemia, Czechoslovakia) – remarks on the application of classical and numerical methods of classification. – *Preslia*, 58: 141-163.
- Krahulec F. et Rejmánek M. (1980): Ordinance a klasifikace fytoecenóz. - *Zpr. Čs. Bot. Společ.* 15, Mater. 1: 29-38.
- Krahulec F. et Lepš J. (1989): Fytoecenologie a současná věda o vegetaci. – *Preslia*, 61: 227-244.
- Krajina V. (1938): Úvod do nauky o rostlinných společenstvech. - *Věda přírodní*, 29(3): 1-8.
- Mirkin B.M. (1985): Teoretičeskije osnovy sovremennoj fitocenologii. - Moskva.

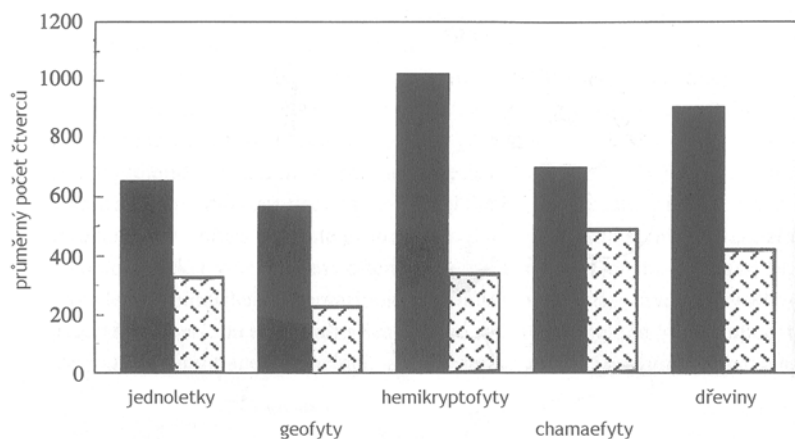
- Moravec J. (1973): The determination of the minimal area of phytocoenoses. - *Folia Geobot. Phytotax.*, 8: 23-47.
- Moravec J. (1975): Poznámky k vývoji a současnému stavu syntaxonomie. - *Preslia*, 47: 347-362.
- Moravec J. (1989): Organismální, individualistické a integrované pojetí vegetace. – *Preslia*, 61: 21-41.
- Moravec J. et al. (1994): *Fytocenologie (Nauka o vegetaci)*. - Praha.
- Mucina L., Pignatti S., Rodwell J.S., Schaminée J.H.J. et Chytrý M. [eds.](1997): *European vegetation survey: Case studies. - Special Features in Vegetation Science 14*, Uppsala.
- Mueller-Dombois D. et Ellenberg H. (1974): *Aims and methods of vegetation ecology*. - New York.
- Neuhäusl R. (1980): Teoretická povaha středoevropské fytocenologické klasifikace. - *Zpr. Čs. Bot. Společ.*, 15, Mater. 1: 13-20.
- Neuhäuslová-Novotná Z. et Neuhäusl R. (1969): Fytocenologická a ekologická terminologie. - *Zpr. Čs. Bot. Společ.*, 4 (Append. 1): 1-99.
- Ramenskij L.G. (1910): O sravnitelnom metode ekologičeskogo izučeniya rastitelnyh soobščestv. - *Dnevnik XII Sjezdu Russ. Jestevstvoispyt. i Vračej, Otd. II*, 9: 389-390, Moskva.
- Ramenskij L.G. (1924): Osnovnyje zakonomernosti rastitelnogo pokrova i ich izučenie. - *Vestn. Opytn. Dela*, p. 37-73, Voroněž.
- Rieley J. et Page S. (1990): *Ecology of plant communities. A phytosociological account of the British vegetation*. - London.
- Rodwell J.S., Mucina L., Pignatti S., Schaminée J.H.J. et Chytrý M. (1997): *European Vegetation Survey: the context of the case studies*. - *Folia Geobot. Phytotax.*, 32: 113-115.
- Shimwell D.W. (1971): *The description and classification of vegetation*. - London.
- van der Maarel E., Orlóci L. et Pignatti S. [eds.] (1980): *Data processing in phytosociology*. - The Hague.
- Westhoff V. (1970): *Vegetation study as a branch of biological science*. - In: Venema H.J., Doing H. et Zonneveld I.S. [eds.]: *Vegetationskunde als syntetische Wetenschap*. - *Miscel. Papers, Landbouwhogeschool Wageningen*, 5 (1970): 11-30.
- Westhoff V. (1972): *Die Stellung der Pflanzensoziologie im Rahmen der Biologischen Wissenschaften*. - In: Maarel E. van der et Tuxen R. [eds.]: *Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie*, *Ber. Int. Symp. IVV*, p. 1-12, Den Haag.
- Whittaker R.H. (1956): *Vegetation of the Great Smoky Mountains*. - *Ecol. Monogr.*, 26: 1-80.
- Whittaker R.H. (1967): *Gradient analysis of vegetation*. - *Biol. Rev.*, 42: 207-264.

Popularizační literatura

- Kovář P. (1978): *Vegetace v jihoevropských pohořích*. - *Vesmír*, 57: 266-267.
- Kovář P. (1993): *Ekologie z různých stran. Praktická ekologie - případové studie II. Popis vegetace*. - *Živa*, 41(2): 69-70.
- Kovář P. (1996): *Výročí v geobotanice*. - *Živa*, 44(2): 69.

9. Dominance a diverzita

Velmi častým a z praktického hlediska velmi důležitým jevem našeho století je dominance invazních druhů (ekologie invazí se studuje po celém světě s vynaložením značných prostředků - Pyšek 1996a, b, Rejmánek 2000, Richardson et al. 2000). Introdukovaný druh najde v novém prostředí neobsazený ekologický prostor nebo vykonkuruje jiné druhy a explozivně se rozvine (akát nebo křídlatky v Evropě - např. Kolbek et al. 1980, Pyšek et Mandák 1997, *Lythrum salicaria* v Kanadě, *Solidago canadensis* v Evropě - např. Kovář 1992, opuncie nebo eukalypty ve všech aridních zónách různých kontinentů, atd.). Druhy, které svou dominancí určují charakter společenstev, v nichž jsou ostatní složky potlačeny a tvoří fyziognomicky podružný podíl, patří buď mezi druhy ekologicky nevyhraněné (plastické) anebo naopak specializované. Takové porosty, často (neoprávněně) vyřazované z prospekčních průzkumů jako obtížně klasifikovatelné (viz kap. 8) je výhodné podřídít tzv. deduktivní metodě klasifikace společenstev (z našich autorů navržena jako koncept bazálních a odvozených společenstev - Kopecký et Hejný 1971, 1980, v zahraničí v podobě koncepce tzv. centrální asociace - Dierschke 1981). Nejčastěji se jedná o sukcesně mladé nebo obecně antropicky ovlivněné porosty (Kopecký et Hejný 1978).



Obr. 18: Rozšíření původních a zavlečených druhů různých životních forem, hodnocených ve formě průměrných počtů desetikilometrových čtverců, v nichž se druh vyskytuje. Původní hemikryptofyty mají tendenci být více rozšířeny než jiné životní formy, zatímco nejrozšířenější zavlečené druhy jsou převážně chamaefyty. Geofyty mají nejvíce omezené rozšíření jak ve skupině původních, tak zavlečených druhů. Je zajímavé, že zavlečené hemikryptofyty jsou proporcionálně omezenější, srovnáme-li je s původními druhy, což naznačuje relativně vyšší nasycenost původními druhy ve srovnání s ostatními životními formami, například stromy (Silvertown et al. 1997, upraveno).

Deduktivní metoda klasifikace společenstev

Metoda, která využívá některé postupy (sběr dat, publikované snímky) nebo konstrukce (vyšší ranky) curyšsko-montpelliérského klasifikačního systému, ale nepostupuje přitom induktivně, nýbrž deduktivně (shora). Od tříd níže - při nemožnosti ztotožnění daného snímkového souboru se "zastaví" na některé podřazené hierarchické úrovni a porosty nezařadí. V této metodě je důraz položen na **syngenetický aspekt** (proto bazální a odvozená společenstva; u kulturních lesních společenstev poněkud jiný systém, akcentující rovněž syngenezi, ale demonstrující rozdíly názvoslovně - např. as. Culti-Piceetum pro kulturní smrččinu s floristickým složením identickým s přirozenou smrččinou - navrhli Hadač et Sofron 1980).

Deduktivní způsob syntaxonomické klasifikace byl poprvé použit při zpracování antropogenních (nitrofilních) společenstev (Kopecký et Hejný 1971, 1978). Akceptovali ho i v zahraničí (např. řada holandských autorů) - Kopecký et al. (1995).

Podle autora (Kopeckého) byl hlavním motivem fakt, že při c.-m. klasifikaci nebylo zařazení některých společenstev jednoznačné (autoři si s nimi nevěděli rady, ponechávali je mimo systém - 1. možné řešení, nebo: 2. možné řešení - považovat zkoumané společenstvo bez ohledu na přítomnost znaků asociace, tj. význačných a diferenciálních druhů, arbitrárně za asociaci - i tato praxe se v určitém období prosazovala, kdy komentáře k určité asociaci nebo svazu zněly: "nemá dobré charakteristické druhy").

Kopecký dotáhl do důsledku první variantu řešení - zařazení zkoumaného společenstva cestou od třídy k nižším jednotkám, což zejména u společenstev složených z druhů o široké cenologické amplitudě vede k tomu, že nejsou považována za asociace ve smyslu dosud platné definice (přijaté v Amsterdamu 1935), nýbrž za **společenstva s pouhou svazovou, řádovou nebo třídní příslušností**. Zvlášt v kulturní (synantropizované) krajině nejsou tato společenstva vzácností.

Celý postup znamená, že se už nevystačí s jedinou základní cenologickou jednotkou (asociací), ale že část společenstev musí být klasifikována v jiných abstraktních jednotkách. Charakter společenstev, které tyto jednotky postihují, udává následující rozlišení:

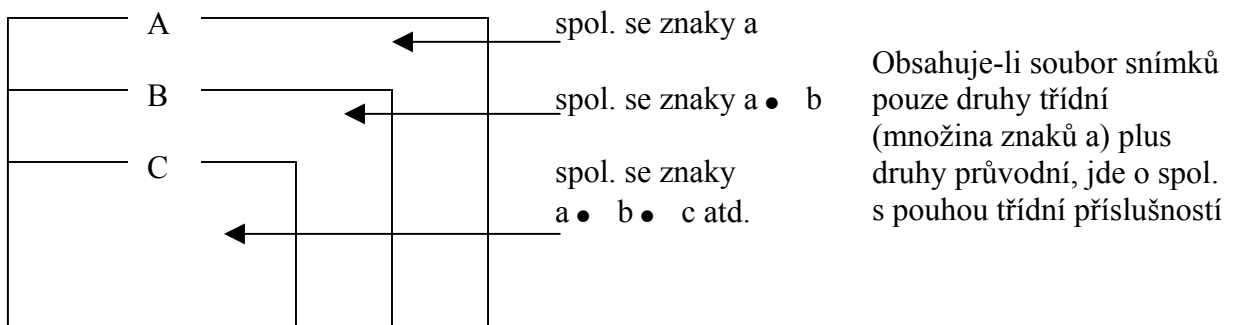
- (1) Bazální (kmenové) společenstvo, které je složeno pouze z druhů vyšších syntaxonů a z druhů průvodních (tj. těch, které mají nízkou pokryvnost a kolísavou stálost).
- (2) Odvozené společenstvo, které (při určité abstrakci) vzniká z bazálního společenstva podstatným zvýšením stálosti a pokryvnosti jednoho (výjimečně dvou) z průvodních druhů.
- (3) Asociace (neboli cenologicky nasycené společenstvo) obsahuje vedle druhů nadřazených cenologických jednotek a druhů průvodních také druhy s relativně úzkou cenologickou amplitudou, které zde mají optimum výskytu (význačné asociační druhy).

Deduktivní metoda klasifikace rostlinných společenstev využívá dosavadní c.-m. systém vyšších syntaxonů, aniž by docházelo k nežádoucím záměnám určovacích znaků těchto jednotek (záměnám druhů svazových a řádových, apod.). I když metoda vřazuje zkoumané porosty do stávajícího systému vyšších jednotek, nepočítá s ním jako se systémem neměnným (je pomocnou sítí odpovídající určitému stupni poznání reálně existujících společenstev v daném regionu).

Postup při určení syntaxonomické příslušnosti společenstva

(znaky třídy - a, řádu - b, svazu - c, asociace - d; určovací znaky a. tj. třídní druhy, vymezují optimum svého výskytu "hranice" třídy A, atd.)

1. Určení syntaxonomické příslušnosti basálního společenstva



Dominantní složkou porostů bazálního společenstva je zpravidla jeden nebo dva druhy z třídnicích, řádových či svazových. Jméno **bazálního společenstva** je pak tvořeno ze jména dominantního třídnicího, řádového nebo svazového druhu (příp. dvou druhů) a názvu vyššího syntaxonu, ke kterému společenstvo přísluší.

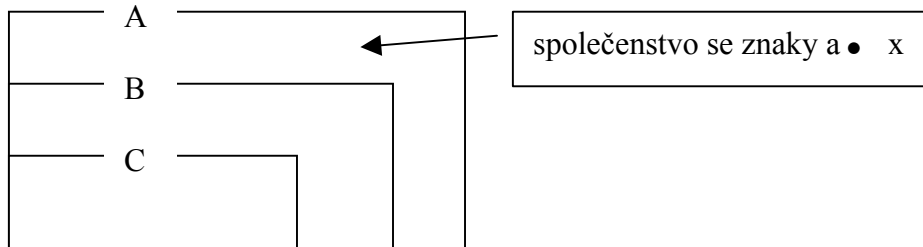
Př. - Podél silnic v zemědělské krajině pahorkatiny SV Čech jsou časté porosty s *Alopecurus pratensis*. Považujeme-li na základě rozšíření tohoto druhu v dané oblasti *Alopecurus pratensis* za třídnicí druh Molinio-Arrhenatheretea, pak společenstvo s převládající psárkou složené pouze z druhů třídnicích a průvodních (těch s nízkou pokryvností) lze označit jako bazální společenstvo: *Alopecurus pratensis*[Molinio-Arrhenatheretea].

Ve vlhčích silničních příkopech jsou obdobné porosty přisyceny druhy řádu Arrhenatheretalia a druhy svazu Polygono-Trisetion. Pak jde o bazální společenstvo *Alopecurus pratensis*[Polygono-Trisetion]. (Bazální společenstvo bez označení konkrétní syntaxonomické příslušnosti je pouhým do systému nezařaditelným pojmem).

Příslušnost k **asociaci (cenologicky nasycenému společenstvu)** je oprávněná tehdy, když při určování syntaxonomické příslušnosti dospějeme až na hranice asociálního ranku D (tzn., že kromě druhů a, b, c tam jsou též druhy s úzkou cenologickou amplitudou).

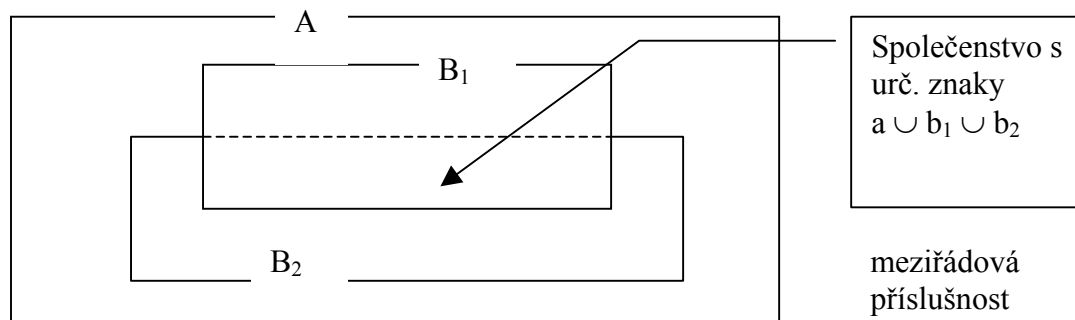
2. Určení syntaxonomické příslušnosti odvozeného společenstva

Syngeneticky pojato, odvozené společenstvo vzniká z příslušného bazálního společenstva v důsledku nápadného převládnutí jednoho (výjimečně několika) průvodních druhů (množina určovacích znaků x). Syntaxonomická příslušnost společenstva se přitom nemění. Pevládne-li např. v porostech bazálního společenstva s třídnicí příslušností (určenou množinou znaků a) určitý průvodní druh (množina znaků x), je charakteristika společenstva udána sjednocením určovacích znaků a • x.



Jméno **odvozeného společenstva** je utvořeno ze jména vůdčího průvodního druhu (druhů) a ze jména syntaxonu [v hranaté závorce]. Při disturbanci silničních okrajů v kolinním stupni bývá bazální společenstvo *Arrhenatherum elatius*[Arrhenatherion] nahrazeno odvozeným společenstvem *Calamagrostis epigejos*[Arrhenatherion] tam, kde byl původní drn mechanicky rozrušen a zasypán zeminou obsahující diaspory *Calamagrostis epigejos*.

Není výjimkou, že v druhovém složení určitého společenstva jsou téměř rovnoměrně zastoupeny druhy (určovací znaky) dvou i několika vyšších syntaxonů stejného ranku. Tento jev je z ekologického i syngenetického hlediska většinou zdůvodnitelný (individualistické pojetí - odpověď druhů na strmost ekologických gradientů) - není proto důvodu, aby se to neobrazilo v syntaxonomii.



Př. - Po vyhloubení pankejtů zarostlých bazálním společenstvem *Arrhenatherum elatius*[Arrhenatherion] na slínech vznikne na dně vlhkomilné společenstvo s *Cirsium canum*, bohaté na znaky řádů Molinietalia i Arrhenatheretalia. Považujeme-li *Cirsium canum* za řádový druh Molinietalia, lze toto společenstvo označit jako bazální společenstvo *Cirsium canum*[Molinietalia/Arrhenatheretalia]. Po opětovném zanesení příkopů zeminou je toto společenstvo znovu vystřídáno původním - bez druhů řádu Molinietalia. Syngenetické pojetí společenstev se obrazilo v konstrukci tzv. derivačních řad.

Přednosti metody

1. Lze provést třídění a zařazení reálně existujících společenstev s využitím "pomocné sítě" curyšsko-montpelliérského fytoecologického systému, aniž by docházelo k nežádoucím záměnám určovacích znaků vyšších a nižších sytaxonů. Jinak: lze klasifikovat i ta společenstva, jež ani při nejvolnějším výkladu pojmu asociace nemohou být do tohoto ranku zařazena a zůstávají vně klasifikačního systému (dominanty *Calamagrostis epigejos*, *Chenopodium album*, *Tripleurospermum inodorum*, *Impatiens parviflora* atd.).
2. Lze klasifikovat i společenstva, jež druhovým složením stojí mezi dvěma (více) jednotkami a společenstva, která jsou vzácná (až ojedinělá - na vyšší než asociční úrovni).
3. Aplikace metody umožňuje sjednocení různých pojetí a výkladů pojmu asociace (navzdory její definici, Amsterdam 1935). Slabina vymezení asociace tkvěla v tom, že se nepočítalo se změnou amplitudy druhů, zvláště neofytů, které se adaptivně včlenily do domácích společenstev (např. *Atriplex nitens* nebo *Sisymbrium loeseli* - sv. *Sisymbrium officinalis*) - řešilo se to přehodnocováním (emendacemi) - ne vždy správně. K posouzení podobných změn poskytuje deduktivní metoda dostatečný prostor.
4. Prosazuje se hypoteticko-deduktivní přístup, který vede k formulaci testovatelných hypotéz.

(Inspirace i zpětně pro klasickou c.-m. fytoecologii - ustavení tzv. centrálních asociací, což jsou v podstatě bazální společenstva se svazovou příslušností, Dierschke 1981).

Zápory metody

Přístup je podmíněn stálostí používaných jednotek, což však nakonec není naplněno. Ve srovnání s c.-m. školou je metoda sice citlivější, ale v principu zůstává robustnost zachována v tom smyslu, že dochází k postupnému stavění a přetrvává malá citlivost vůči změně v objektu (např. při vyjmutí jednoho snímku - rozdíl proti např. aglomerativním technikám).

Dominance

Jde o jev, který se významně podílel na filosofii výše uvedené deduktivní klasifikace je nápadný právě u otevřených, dynamických společenstev, jaká představují sukcesně mladá (ruderalní, plevelová apod.) společenstva.

Dominance je charakterizována velkou hustotou jedinců nebo velkou pokryvností (často v horním patře), anebo velkou nadzemní biomasou. Dominantní populace (druh) má **řídící význam** pro utváření prostorové struktury a fungování celého společenstva. To se

nejzřetelněji potvrdí při odstranění dominanty ze společenstva - okamžitě dojde k zásadní přeměně ve struktuře i ke změně mikroklimatu a půdních podmínek. Je-li odstraněn jiný než dominantní druh, k tak zásadním změnám nedojde.

Kvantitativně lze dominanci vyhodnotit **indexem dominance**. Jde o vyjádření poměru významu každého druhu ke všem ostatním druhům ve společenstvu. Je možné použít různé relativizované parametry: počet jedinců, pokryvnost, hmotnost nadzemní biomasy, výšku jedinců v populaci.

Nejjednodušší index:
$$D = \frac{N_{i=1} + N_{i=2}}{N} \cdot 100$$

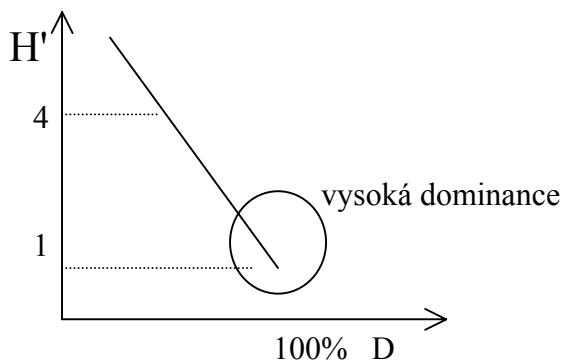
Vyjádřen je poměr významnosti 2 druhů s nejvyššími hodnotami k součtu hodnot všech druhů.

Simpsonův index (Simpson 1949):
$$D_s = \sum_{i=1}^{i=n} \left(\frac{N_i}{N} \right)^2$$

N_i = hodnota významnosti i-tého druhu (např. biomasa)

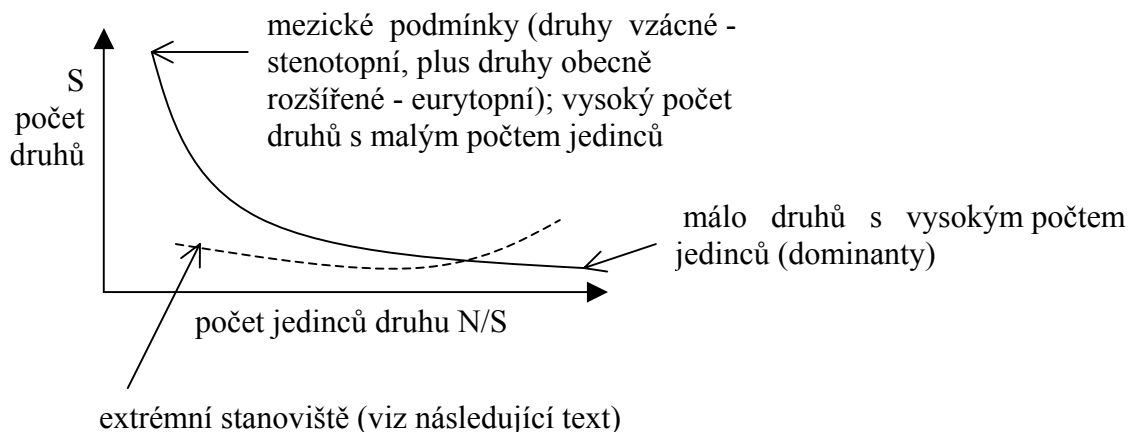
N = součet hodnot významnosti všech druhů (např. biomasa celého společenstva)

Lze se ptát: Jak závisí druhové bohatství na stupni dominance určitých druhů ve společenstvu?



Studium různých společenstev ukázalo záporný vztah mezi stupněm dominance a počtem druhů. Výrazná dominance potvrzující tento fakt je zejména na stanovištích s výrazným limitujícím faktorem, např. při deficienci vody či mikroživin nebo naopak při jejich přebytku. Dominantu zpravidla tvoří druh, který příslušný fenomén snáší nebo dokonce využívá (pýr v lemových porostech silnic, rákos v zamokřených zónách apod.).

Na stanovištích se středními hodnotami ekologických parametrů, příznivých, lze nalézt velký počet druhů (louka: 30 - 60). Vyneseme-li proti počtu jedinců druhu (N/S) počet druhů (S) ve společenstvech, vyjde křivka



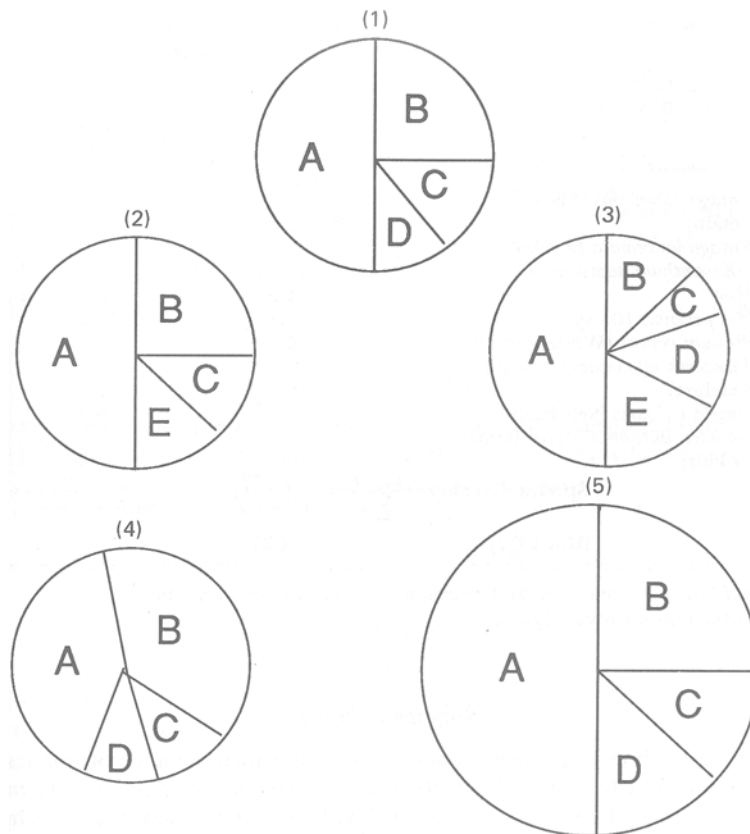
Na **extrémních stanovištích** (např. slaniska, písky, rašeliny, znečištěné lokality) nacházíme snížený počet vzácných druhů s malým počtem jedinců a zvýšený počet druhů s větším počtem jedinců; mezidruhové tlaky jsou menší - selekce probíhá přes toleranci vůči extrémům. Nedostatek druhů je nahrazen větším počtem jedinců druhů odolných.

Mechanismus **vzniku dominance**: zpravidla se váže na **změny**

- (1) cyklické a fluktuace - převládnutí druhu v určité fenofázi (nejde o konkurenci, ale spíš o vyplnění, realizaci niky); probíhá na různých časových škálách
- (2) necyklické (sukcese) - druhy resp. dominanty mladšího stadia připravují podmínky pro uplatnění převládajících druhů následujícího stadia (mechanismem může být allelopatie nebo konkurence: o živiny, vodu, světlo ap.); dlouhodobost - časová škála roků, desetiletí
- (3) náhodné - pod vlivem epizod (stresu, disturbance). Např. - při mechanickém narušení drnové svrchní vrstvy půdy dojde k odkrytí zásoby semen jednoletek - důsledkem je náhlá dominance a start sekundární sukcese; časová škála - týdny, měsíce.

Diversita

Dominance je jednou z (krajních) poloh druhové diversity. Organismy žijící v ekosystému patří k různým druhům. Každý druh je zastoupen populací jedinců. Početnost jedinců v populacích různých druhů je různě velká. Je pravidlem, že v každém potravním článku je jen několik málo druhů zastoupených velkým počtem jedinců (fenomén dominance), zatímco populace ostatních druhů jsou málo početné. Druhová diversity charakterizuje celkový počet druhů v ekosystému.



Obr. 19: Proměnné biotického společenstva. Druhy jsou označeny písmeny A až E, pokryvnost vymezena plochou sektoru a biomasa plochou kruhu. Následují srovnání s (1): u čísla (2) se změnilo druhové složení, u čísla (3) se zvětšila druhová diversity, u čísla (4) se změnila relativní pokryvnost a u čísla (5) vzrostla biomasa (Spellerberg 1991, upraveno).

Patří mezi **četnostní charakteristiky** struktury ekosystému (jako je distribuce relativních druhových abundancí, relativních druhových biomas ap.). Vyjadřují ji **indexy druhové diversity**. [Strukturu systému vytvářejí (1) stejnorodé nebo různorodé prvky, (2) jejich počet a (3) souhrn vztahů mezi nimi včetně jejich spojení a prostorového uspořádání. Rozlišujeme proto (1) skladebné, (2) četnostní a (3) vztahové charakteristiky ekosystémů].

Jinak řečeno: druhová diversity může být považována za kritérium organizace (příp. zralosti) biocenóz, bývá uváděna do vztahu k vlastnostem prostředí a do vztahů s produktivitou a stabilitou. Užitečné je zabývat se

- (1) indexy diversity
- (2) vztahy mezi diversitou, produkcí a stabilitou ve vývoji biocenóz
- (3) vlivy prostředí na diversitu

1. První ze způsobů definice druhové diversity: průměrný nebo celkový počet druhů z určitého počtu vzorků (nebo ve vymezených částech vzorků). Celkový počet taxonů - označován jako druhová (rodová aj.) diversita hlavně v pracích biogeografických (někdy jako koeficient druhové sytosti - Aljechin 1926, nebo koeficient pestrosti - Pfeiffer 1941 sec. Rejmánek 1974 - měli na mysli průměrný počet druhů v souboru fytoecologických snímků).

2. Gleason (1922) patrně jako první upozornil na zhruba lineární závislost kumulativního počtu rostlinných druhů na logaritmu zvětšované plochy. To indikuje následný vývoj pojmu druhová diversita, který začal respektovat četnosti jednotlivých druhů (nejen prostou prezenci).

[Jaký je vztah mezi diversitou a dominancí? Obecně se nedá odpovědět: závisí to na tom, kterou míru diversity uvažujeme - pokud prostý počet druhů, není žádný vztah; pokud převádíme jeden index na druhý: hyperbola].

Byla zavedena aproximace zastoupení populací jednotlivých druhů jako index φ - logaritmická série. Pro kumulativní počet druhů S s celkovým počtem individuí N byl odvozen vztah

$$N = \varphi(e^{S/\varphi} - 1)$$

Pro určitý počet druhů S a celkový odpovídající počet individuí N je možno index druhové diversity odečíst z nomogramu.

Whittaker (1960) rozlišil 3 typy druhové diversity:

φ diversita - představuje druhovou diversitu jednoho vzorku nebo biocenózy - původně podle Fishera, Corbeta et Williamse (1943). Whittaker (1970) považuje za vhodnější definovat ji pouze jako počet druhů.

\dagger diversita - charakterizuje rozsah změn druhového složení různých biocenóz podél gradientu prostředí (tj. stupeň vzájemné diferenciacce biocenóz v určité ekoklině; také jako nepodobnost vzorků z opačných konců gradientu - je možné využít hodnocení různými indexy podobnosti, např. Jaccardův apod.). Whittaker (1960) to vyjádřil jako poměr druhové diversity spojených vzorků všech biocenóz na ekoklině (**$*$ diversita**) k průměrné diversitě jednotlivých vzorků (**$\dagger = */\varphi$**). **Gama diversita** je výsledkem alfa a beta diversity.

[Jestliže počet individuí g ve vzorcích velikosti A je konstantní, potom $S = \log_e(1+gA/\varphi)$. Na základě tohoto vztahu navrhl Dahl (1957) index diversity, který je používán ve fytoecologii a je založen pouze na vztahu celkového počtu druhů na všech zkusných plochách S_n , průměrného počtu druhů na plochu S_1 a logaritmu počtu ploch n : $\varphi = (S_n - S_1)/\log_e n$].

Aproximace logaritmickými sériemi je jen jednou z řady možností (geometrické série, logaritmicko-normální rozdělení, negativní binomické rozdělení). Stává se, že shoda konkrétních dat s teoretickými distribucemi není úplná - parametry takových distribucí nejsou adekvátní pro kritické porovnání druhové diversity biocenóz. Mohou být spíše určitým ukazatelem populační a konkurenční struktury cenóz.

Simpsonova míra diversity je odvozována z teorie pravděpodobnosti. Simpson (1949) navrhl otázku: Jaká je pravděpodobnost, že dva druhy sdružené náhodně ve společenstvu určité velikosti jsou tytéž druhy? Když budeme v boreální tajze severní Kanady a náhodně vybereme 2 stromy, je vysoká pravděpodobnost, že půjde o 1 druh. Při užití tohoto přístupu můžeme dospět k indexu diversity:

Simpsonův index diversity = pravděpodobnost, že dva náhodně vybrané organismy jsou odlišné druhy

Pokud se $S.i.d. = 1$, pak jde o pravděpodobnost náhodného výběru dvou organismů téhož druhu.

Když je druh i ve společenstvu reprezentován s pravděpodobností p_i (podíl jedinců), pak pravděpodobnost náhodného výběru 2 druhů z nich je pravděpodobností jejich „setkání“:

$$(p_i \times p_i) \quad \text{neboli } (p_i)^2$$

Když sumujeme všechny tyto pravděpodobnosti, dostaneme Simpsonův index diversity (D)

$$D = 1 - \sum_{i=1}^S (p_i)^2 \quad \begin{array}{l} p_i = \text{podíl individuí } i\text{-tého druhu ve společenstvu} \\ S = \text{počet druhů} \end{array}$$

Nejjednodušší příklad - pro dvoudruhové společenstvo s 99 jedinci 1. druhu a 1 jedincem 2. druhu: $D = 1 - [(0,99)^2 + (0,01)^2] = 0,02$

Simpsonův index dává relativně nízkou váhu vzácným druhům a naopak vysokou váhu běžným druhům. Je v rozmezí od 0 (nízká diversity) do maxima $(1 - 1/S)$.

Zároveň může být tentýž přístup **mírou dominance**: index = pravděpodobnost náhodného výběru 2 individuí téhož druhu

$$D = \sum_{i=1}^S (p_i)^2 \quad \begin{array}{l} N_i - \text{počet jedinců } i\text{-tého druhu} \\ S - \text{celkový počet druhů} \end{array}$$

$$[\text{v původní podobě: } c = \sum_{i=1}^S \pi^2, \quad \pi = \frac{N_i}{N} \quad N - \text{celkový počet jedinců}]$$

Hodnoty indexu se pohybují od 1 (když všichni jedinci náleží jednomu druhu) a $1/S$ (když všechny druhy mají stejný počet jedinců).

Největšího uplatnění v ekologických studiích doznaly **indexy odvozené z teorie informace**. MacArthur (1955) a Margalef (1957) zavedli do ekologie jako měřítko diversity Shannon-Wieverovu míru entropie (1949):

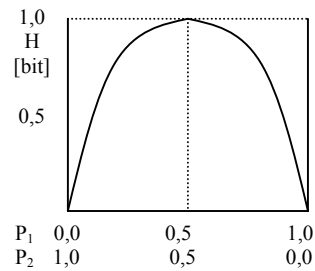
$$H(p_1, p_2 \dots p_S) = - \sum_{i=1}^S p_i \cdot \log_2 p_i$$

kde p_i jsou pravděpodobnosti jednotlivých jevů (např. pravděpodobnosti výskytu určitých druhů). Takto definovaná **entropie** vyjadřuje střední množství informace dané znalostí toho, který z jevů (1, 2 ... S) se realizoval (např. kterému druhu náleželo náhodně vybrané individuum z biocenózy). Při použití logaritmu $_2$ je tato informace představována průměrným počtem otázek, které jsou nutné k identifikaci nějakého jevu (např. číslo, jež padlo na hrací kostce, nebo druhové příslušnosti vybraného jedince při známém druhovém složení biocenózy). Používanou jednotkou informace (při \log_2) je bit, Jeden bit odpovídá informaci, že nastal jeden ze dvou stejně pravděpodobných jevů:

$$H_{(1/2, 1/2)} = - 2 (1/2 \log_2 1/2) = \log_2 2$$

Maxima funkce H je dosaženo pro určitý počet jevů vždy při rovnosti pravděpodobností všech těchto jevů, tedy $H_{\max}(S) = \log_2 S$. Je-li pravděpodobnost některého jevu 1 (maximální dominance), potom pravděpodobnosti ostatních jevů jsou rovny 0 a také $H = 0$.

závislost entropie H
na pravděpodobnosti
dvou jevů p_1 a p_2



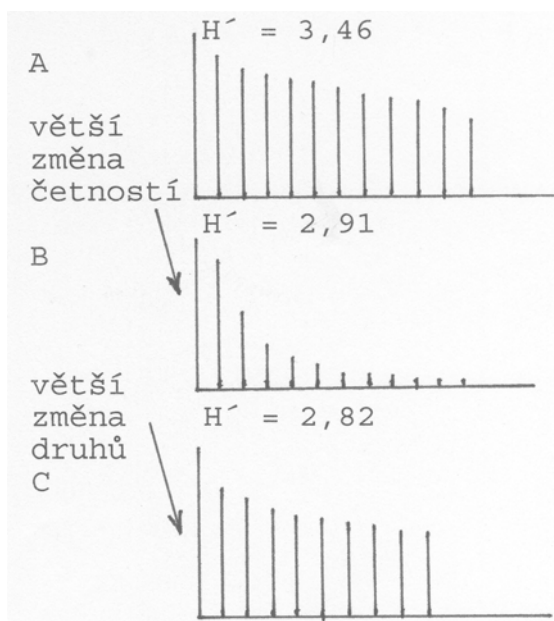
V praxi jsou hodnoty p_i odhadovány jako N_i/N , tj. jako relativní četnosti jednotlivých druhů (pravděpodobnosti výskytu individuů jednotlivých druhů nejsou dány jen jejich četností, ale také prostorovou distribucí). Místo symbolu H se potom užívá H' , přičemž při vlastních výpočtech H' je vhodné použít úpravy:

$$H' = - \sum_{i=1}^s \frac{N_i}{N} \cdot \log_2 \frac{N_i}{N} = \frac{N \cdot \log_2 N - \sum_{i=1}^s N_i \cdot \log_2 N_i}{N}$$

Pro ilustraci toho, jakých hodnot funkce H' nabývá při různých četnostech druhů v čtyřdruhovém vzorku viz následující tabulka:

druh	N_i	$\frac{N_i}{N}$	$-\frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N}$	N_i	$\frac{N_i}{N}$	$-\frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N}$	N_i	$\frac{N_i}{N}$	$-\frac{N_i}{N} \log_2 \frac{N_i}{N}$
...
S_1	90	0,90	0,37	40	0,40	0,53	25	0,25	0,50
S_2	5	0,05	0,22	30	0,30	0,52	25	0,25	0,50
S_3	3	0,03	0,15	20	0,20	0,46	25	0,25	0,50
S_4	2	0,02	0,11	10	0,10	0,33	25	0,25	0,50
...
	100	1,00	0,62	100	1,00	1,85	100	1,00	2,00

Význam indexu H' je zřejmý také z diagramu:



Ilustruje změnu původně značně vyrovnaného společenstva 12 druhů ve společenstvu s několika dominujícími a několika vzácnými druhy; úplná absence dvou nejvzácnějších druhů už znamená pokles H' . Je zřejmé, jak nedostatečný je pouhý počet druhů pro charakterizaci populační struktury biocenózy.

Referenčními hodnotami pro H' mohou být maxima a minima této funkce:

$$H' = -\sum_{i=1}^S \frac{1}{S \cdot \log_2 \frac{1}{S}} = \log_2 S$$

$$H' = \frac{N \cdot \log_2 N - (N + 1 - S) \cdot \log_2 S}{N}$$

Hodnota H' je tedy závislá na (1) celkovém počtu druhů a (2) četnostech těchto druhů.

Indexy druhové diversity odvozené z teorie informace umožňují hodnotit odděleně také tuto druhou složku - míru rovnosti četností druhů: **vyrovnanost** (equitability - Sheldon 1969):

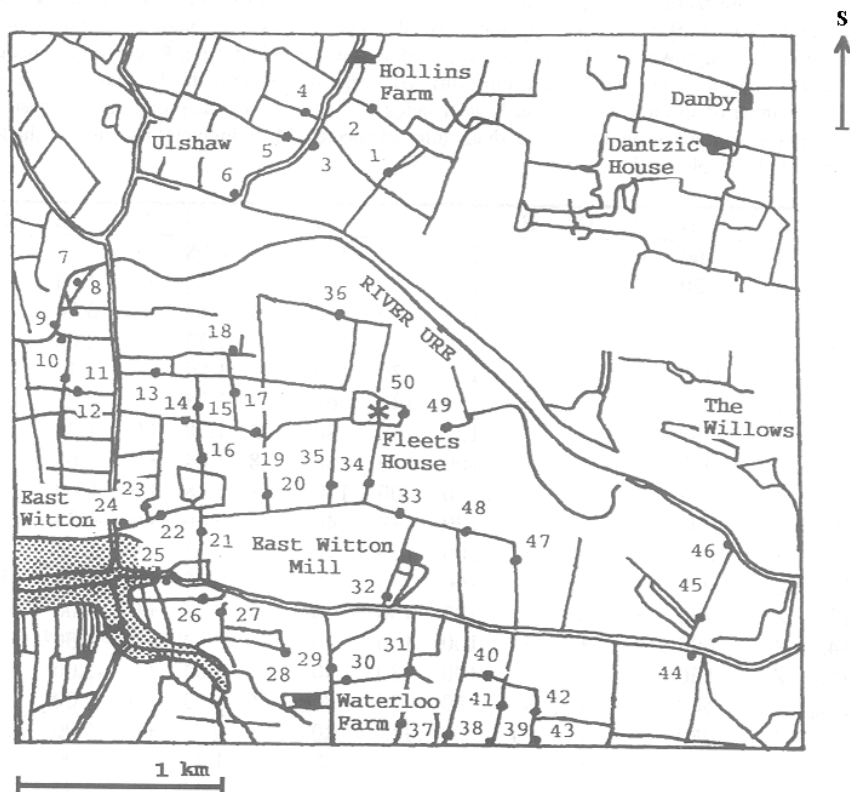
index vyrovnanosti: $E = \frac{H'}{H'_{\max}}$ H' - pozorovaná diversity
 H'_{\max} - maximální (= $\log_2 S$)

Z teorie informace je znám pojem a míra **redundance** (nadbytečná informace):

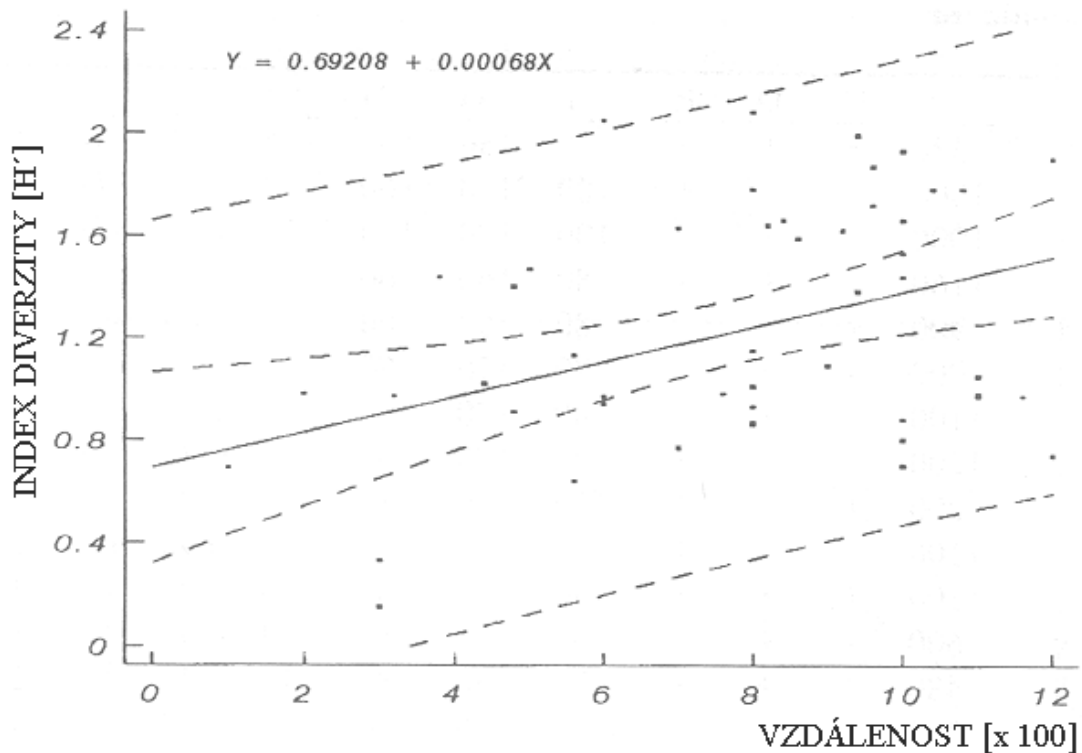
$$R = (H_{\max} - H)/H_{\max} = 1 - H/H_{\max}$$

Při použití H' představuje R míru dominance, tedy opak vyrovnanosti.

McNaughton (1967) definuje dominanci (index dominance) podstatně jednodušeji - jako procentickou biomasu dvou nejvíce zastoupených druhů. Tato dominance (D) je v obráceném poměru k diversitě vyjádřené jako počet druhů (S), např. $D = 138 - 6,6 S$; zpravidla průkazné regrese. [Další indexy diversity navrhli Margalef (1957): $d = (S - 1)/\log N_i$ nebo MacArthur et Wilson (1967): $d = 1/\sum(N_i/N^2)$ ad.



Obr. 20: Vyznačení míst v živých plotech, kde bylo pořízeno 50 fytoocenologických snímků (území v údolí Wensleydale, SV Anglie) - viz následující Obr. 21.



Obr. 21: Regresní závislost indexu diverzity H' na vzdálenosti [m] od zdroje znečištění dusíkem (farma vepřů) v údolí Wensleydale, SV Anglie (podle Kováře 1997)

Kritika týkající se vhodnosti používání indexů diversity odvozených z teorie informace přišla poprvé na začátku 70. let (Hurlbert 1971). Hlavní námitkou bylo, že ještě nikdo nespecifikoval biologický význam H' , nikdo neřekl, co znamená určitý počet bitů na individuum, a proto také nelze řadit společenstva vedle sebe lineárně podle jejich druhové diversity. Proto byl zaveden nový parametr populační struktury biocenóz „pravděpodobnost druhových setkání“ (běžně označováno jako „**konektance**“). Vychází z předpokladu, že každý jedinec v biocenóze se může setkat nebo reagovat s každým jiným individuem této biocenózy. Konektanci lze tedy definovat jako frakci párů druhů, které přímo interagují (bez ohledu na druh interakce - kompetici, predaci, komensalismus atd.):

$$C = \frac{2I}{S(S-1)}$$

I - počet interakcí
S - počet druhů

Pravděpodobnost druhových setkání můžeme považovat za ohodnocení diversity, jehož smysl je biologičtější než u indexů odvozených z teorie informace.

Literatura

Aljechin V.V. (1926): Was ist eine Pflanzengesellschaft? Ihr Wesen und ihr Wert als Ausdruck des sozialen Lebens der Pflanzen. - Repert. Sp. Nov. Reg. Veg., Dahlem b. Berlin, Beih. 37: 1-50.

Dahl E. (1957): Rondane; Mountain vegetation in South Norway and its relation to the environment. - Skr. norske Vidensk-Akad., mat.-naturv. Kl. 1956(3): 1-374.

Dierschke H. (1981): Zur syntaxonomischen Bewertung schwach gekennzeichnete Pflanzengesellschaften. - In: Dierschke H. [ed.], Syntaxonomie. Ber. Int. Symp. IVV Rinteln 1980, p. 109-122, Vaduz.

Fischer R.A., Corbet A.S. et Williams C.B. (1943): The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample of an animal population. - J.Anim.Ecol., 12: 42-58.

Gleason H.A. (1922): On the relation between species and area. - Ecology, 3: 158-162.

Hadač E et Sofron J. (1980): Notes on syntaxonomy of cultural forest communities. - Folia Geobot. Phytotax., 15: 243-258.

Hurlbert S.H. (1971): The nonconcept of species diversity: a critique and alternative parameters. - Ecology, 52: 577-586.

Jeník J. (1990): Large-scale pattern of biodiversity in Hercynian massifs. - In: Krahulec F., Agnew A.D.Q., Agnew S. et Willems H.J. [eds.](1990): Spatial Processes in Plant Communities, The Hague, p. 251-259..

Kolbek J., Hroudová Z. et Hrouda L. (1980): Vegetační poměry vrchu Baba u Křivokláta. - Studie ČSAV, 1980(1): 131-176.

Kopecký K. et Hejný S. (1971): Nitrofilní lemová společenstva víceletých rostlin severovýchodních a středních Čech. - Rozpr. Čs. Acad. Sci., ser. math.-natur., 81(9): 1-126.

Kopecký K. et Hejný S. (1978): Die Anwendung einer deduktiven Methode syntaxonomischer Klassifikation bei der Bearbeitung der Strassenbegleitenden Pflanzengesellschaften Nordostböhmens. - Vegetatio, 36: 43-51.

- Kopecký K. et Hejný S. (1980): Deduktivní způsob syntaxonomické klasifikace rostlinných společenstev. - Zpr. Čs. Bot. Společ., 15, Mater. 1: 51-58.
- Kopecký K., Dostálek J. et Frantík T. (1995): The use of deductive method of syntaxonomical classification in the system of vegetational units of the Braun-Blanquet approach. - Vegetatio, 117: 95-112.
- Kovář P. (1997): Biodiversity of hedgerows surrounding a point source of nitrogen pollution (Wensleydale, Northern England). - Thaiszia - J.Bot., 7: 65-73.
- MacArthur R.H. (1955): Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. - Ecology, 36: 533-536.
- MacArthur R.H. et Wilson E.O. (1967): The theory of island biogeography. - Princeton.
- McNaughton S.J. (1967): Nature, 216: 168.
- Margalef R. (1957): La teoría de la información en Ecología. - Mem. Resl. Acad. Ciencias. Artes Barcelona, 32.
- Rejmánek M. (1974): Druhová diverzita ve svých vztazích k jiným charakteristikám. - In: Pokorný V. [ed.]: Vývoj fosilních ekosystémů a jejich složek, p. 23-52, Praha.
- Rejmánek M. (2000): Invasive plants: approaches and predictions.. - Ann. Ecol., 25: 497-506.
- Richardson D.M., Pyšek P., Rejmánek M., Barbour M.G., Dane Panetta F. et West C.J. (2000): Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. - Diversity and Distributions, 6: 93-107.
- Shannon C.E. et Weaver W. (1949): The mathematical theory of communication. - Urbana.
- Sheldon A.L. (1969): Equitability indices: dependence on the species count. - Ecology, 50: 466-467.
- Silvertown J., Franco M. et Harper J.L. [eds.](1997): Plant life histories. Ecology, phylogeny and evolution. - Cambridge.
- Simpson E.H. (1949): Measurement of diversity. - Nature, 163: 688.
- Spellerberg I.F. (1991): Monitoring ecological change. - Cambridge.
- Whittaker R.H. (1960): Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. - Ecol. Monogr., 30: 279-338.
- Whittaker R.H. (1970): Communities and ecosystems. - London.

Popularizační literatura

- Kovář P. (1992): Ze světa rostlin Kanady: uprchlíci a přistěhovalci. - Živa, 40(5): 203-204.
- Kovář P. (1997): Chránit přesazováním? - Živa, Praha, 45(3): 117.
- Pyšek P. (1996a): Biologické invaze I. Historické a geografické souvislosti. - Živa, Praha, 44(1): 4-7.
- Pyšek P. (1996b): Biologické invaze II. Druhy a společenstva. - Živa, Praha, 44(3): 102-105.
- Pyšek P. et Mandák B. (1997): Mají křídlatky křídla? - Živa, Praha, 45(4): 152-153.

10. Změny vegetace v čase a v prostoru

Práce s časovými škálami v ekologických studiích poskytuje ucelenější pohled na **dynamiku rostlinných společenstev** a lepší porozumění povaze vegetace (Kropáč et al. 1971, Krahulec 2000, Herben 2000). Odhaluje chování konkrétní vegetace v čase a v prostoru, umožňuje předpovídání vývoje a návrhy na ochranné nebo nápravné zasahování do ekosystémů (viz např. Long-term ecological research program - LTER vzešlý z rozvíjení **komparativní ekologie**, u jejíhož zrodu a teoretických základů využívání nahromaděných poznatků o světových ekosystémech stál Američan G.E.Likens, cf. Likens et Bormann 1972, Cole et al. 1991).

Na první pohled neměnný porost prochází intenzívními změnami v obratu látek a produkci biomasy v sezónním vývoji během roku, ve výměně jedinců v řádu měsíců až let, ve směně druhů pod vlivem klimatických výkyvů (Margalef 1963, Odum 1977, O'Neill et al. 1986). Důležitý je nejen čas absolutní, ale možná ještě více čas relativní poměřovaný délkou života druhů určujících stavbu společenstev: u efemérních porostů raných sukcesních stadií zahrne vývin jednoletek celou generační obměnu, zatímco pro les stejný časový úsek znamená z hlediska vývoje dobu velmi krátkou.

Je možné rozlišit následující typy vývojových změn terestrických ekosystémů (Whittaker 1975):

(1) **Exogenní (adaptivní) změny** - jsou způsobeny vnějšími podmínkami, které jsou nezávislé na aktivitě biocenózy (invaze cizích populací, klimatické změny, požáry, lidské zásahy atd.). Pokud se takto vyvolané změny týkají jen několika málo populací, navíc jsou krátkodobé, nazýváme je exogenní fluktuace. Rozsáhlejší exogenní změny ekosystémů - exogenní sukcese (vlhké louky v odvodněné a přehnojované krajině, březové a jeřábové mlaziny po imisně destruovaných smrčínách). Změny prostředí vyvolané zavedením nepřírodných dominant (např. včelaři preferovaný akát) se označují jako degradace. Adaptivní změny spojené s periodickými změnami chodu počasí a podnebí mají rytmický charakter: periodicitu denní (cirkadiánní), lunární - fyziologické pochody: otvírání/zavírání průduchů, pohyby listů, stimulace kvetení; sezónní, roční - střídání fenofází, u jednoletek - střídání celých populací.

(2) **Endogenní změny** - jsou vyvolávány aktivitou organismů v ekosystému.

(a) endogenní fluktuace jsou dány (1) negativním zpětnovazebným sepětím jednotlivých složek ekosystému a (2) periodicitou některých projevů stejnověkových populací.

Př. - Mají-li celulólytické bakterie k dispozici minerální dusík, běží rozklad celulózy. Vyčerpá-li se, rozklad se zastavuje. Tím se zastaví i růst ostatních mikroorganismů vyžadujících minerální dusík. V růstu pokračuje jen *Azotobacter*, který poutá elementární dusík. Ke svému životu potřebuje glukózu, která zbyla z rozkladu celulózy a její množství je omezené. *Azotobacter* postupně umírá a z jeho buněk je uvolňován dusík ve formě amonných iontů. Tím se obnovuje činnost celulólytických bakterií.

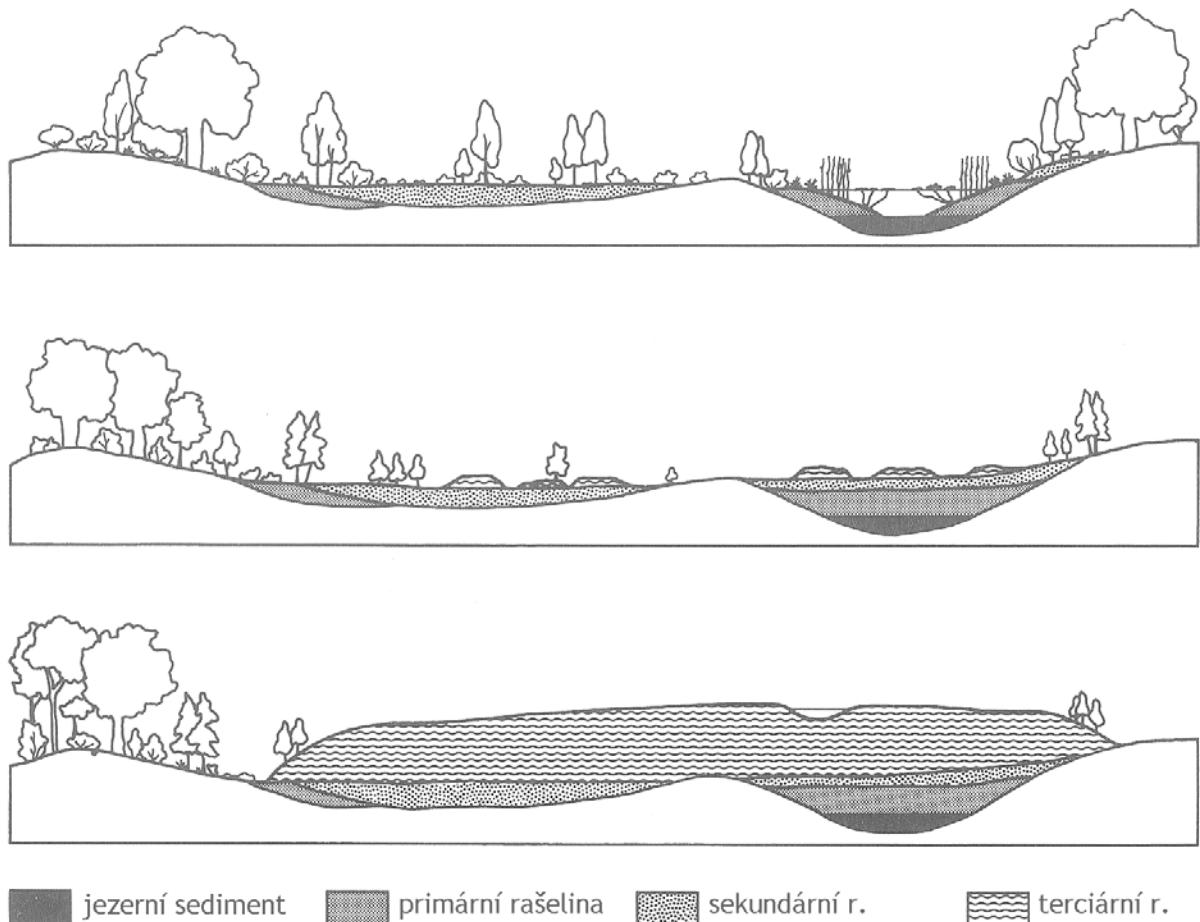
Další příklady - biomasa rostlin/biomasa býložravců, populace dravce/populace kořisti, populace parazita/populace hostitele, semenné roky smrků/populační nárůst semenožravých ptáků.

(b) endogenní sukcese - přímá (necyklická) následnost změn vyvolaná aktivitou příslušníků biocenózy, přičemž neopakující se stavy ekosystému směřují k dynamické rovnováze s prostředím (Prach 1985). Projevuje se ve vývoji půdy a při změnách mikroklimatu (Clements 1916). Zpět ji lze vrátit zpravidla jen jednorázovým a radikálním zásahem (tzv. rejuvenace).

1. Primární sukcese - začíná na neoživených substrátech (skalách, sutích, dunách, sopečných exhalátech, skládkách minerálních odpadů - Haager et Rejmánek 1978, Kovář et Rauch 1981, Kovář 1982). Nejsou vytvořeny svrchní půdní horizonty s obohacením organickými látkami, v půdě není zásoba semen (substráty typu lávových polí, prostory za ustupujícím ledovcem, složiště toxických průmyslových materiálů).

2. Sekundární sukcese (regenerace) - začíná na substrátech vzniklých pod vlivem sukcesně pokročilejších ekosystémů resp. na jejich místech (mýtiny, pastviny, opuštěná pole, povodňové náplavy - Hadač 1990, Osbornová et al. 1990, Kovář 1998). Průběh do značné míry určuje počáteční zásoba semen v půdě, přítomnost živin a vody, přísun dalších diaspor a zdrojů v průběhu.

Sekundární sukcese probíhá zpravidla rychleji než primární, od které se též liší druhovým složením prvních stádií. Nejstarší relativně stálá stadia v terestrických podmínkách představuje **klimax** (u nás doubravy, bučiny, smrčiny). Zejména pro primární sukcesí platí, že druhy s pozdějším nástupem v sukcesi mají do jisté míry připraveno prostředí druhy předchozími, které vytlačí tím, že mají vyšší nosnou kapacitu prostředí (jsou robustnější, dorostou do větší výšky, vytvoří více biomasy) - ke svému mohutnějšímu růstu však potřebují více živin, které bývají k dispozici až v pozdních stádiích sukcese.



Obr. 22: Schéma vývoje ombrotrofního rašeliniště v prostoru eutrofního jezera s přilehlým rašelinným lesem. (Ellenberg 1963, upraveno)

Někdy se rozlišují různé modely sukcese:

1. *Usnadňující (facilitation model)* - vychází z představy, že jeden druh připravuje prostor pro nástup druhu dalšího, který je pohotově připraven vhodně nastavené abiotické podmínky využít (v duchu Clementse).

2. *Toleranční (tolerance model)* - výměna druhů se děje za souhry resp. doplňování jejich životních cyklů (tj. druhy pozdějších sukcesních stadií by sice mohly růst již na začátku procesu, ale své uplatnění mohou zvětšit teprve později díky pomalejšímu růstu, limitovanému šíření a dlouhověkosti - úroveň konkurenční hierarchie).

3. *Inhibiční (inhibition model)* - druhy, které ovládnou prostor až v pozdních sukcesních stadiích, se neuplatní dříve proto, že druhy časnější sukcese jim brání v uchycení a rozrůstání tím, že zhoršují podmínky k životu stíněním, odčerpáváním živin, produkcí detritu apod.).

Někdy se proti sobě staví autogenní a allogenní sukcese, přičemž jako **autogenní sukcese** je rozlišována ta, která je řízena procesy působícími pouze na dané lokalitě, zatímco **allogenní sukcese** je řízena faktory vznikajícími mimo místo vystavené sukcesí (např. Morin 1999).

Rozdílné názory na povahu společenstev resp. sdružování rostlinných druhů v přírodě se nověji projeví i v konceptech sukcese. Proti klasickému Clementsovskému (organismálnímu) pojetí, kdy se v sukcesí střídají společenstva jako ucelená stadia, oživilo Gleasonovo (individualistické) pojetí názor, že vegetační dynamiku lze odvodit z životních vlastností a chování jednotlivých přítomných druhů. Autoři **redukcionistické interpretace sukcese** (Drury et Nisbet 1973) tvrdí, že většinu jevů provázejících sukcesí lze vysvětlit rozdílnou rychlostí růstu a délkou věku a různou kolonizační schopností druhů adaptovaných na různé úseky gradientů prostředí. Hlavní body koncepce jsou:

(1) Sukcese je časovým gradientem, tj. skládá se z široce se překrývajících populačních křivek druhů v průběhu času, představujících kontinuum a nikoli sled stabilnějších sukcesních stadií.

(2) Sukcese je populační (nikoli ekosystémový) proces, predikovatelný z životních vlastností potenciálních dominant ve společenstvech.

(3) Sukcese je stochastický proces, uskutečňující se postupným nahrazováním rostlinných jedinců, a lze jej předpovídat pomocí matematických modelů.

Z polemik mezi populačně-redukcionisticky a ekosystémově orientovanými autory je zřejmé, že v přírodě je možné se setkat s jevy, podporujícími oba typy názorů.

Tzv. **blokována sukcesní stadia** je označení pro dlouhodobě stabilizovaná stadia udržovaná vnějšími podmínkami (např. na pomalu zvětrávajících skalách), kde se nehodí označení trvalá společenstva, protože nepředstavují závěrečná stadia sukcese.

Soubor sukcesních sérií vedoucích k témuž klimaxu označil Braun-Blanquet (1964) jako klimaxový komplex a oblast určitého klimaxového komplexu jako klimaxovou oblast.

Nejčastější metody studia sukcese:

(1) Metody srovnávací ekologie: porovnávání různě starých sukcesních stadií, pokud je prokázána identita podmínek prostředí.

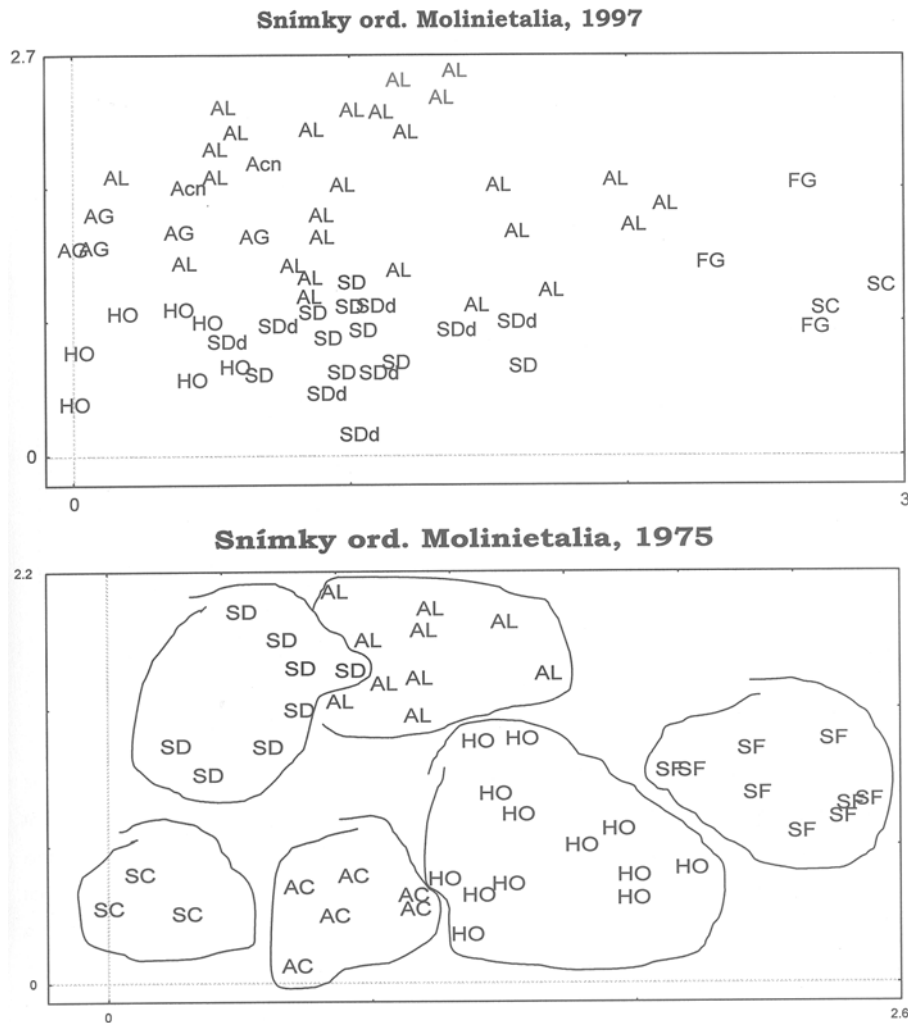
(2) Sledování týchž stadií v čase - metoda trvalých ploch (opakované zakreslování rostlinných populací do mikromap, fytocenologické snímky).

(3) (Paleo)botanické metody rekonstrukce - pylová analýza půdních profilů na stanovišti, dendrochronologie apod.

(4) Simulační modely sukcese při použití verifikace jejich výstupu předchozími metodami.

Tab. 9: Změny v zastoupení druhů ve snímkovém materiálu z polabských aluviálních luk řádu Molinieta: 1973 (Kovář 1981) a 1997 (Černý 1999).

Molinieta			
Druhy s poklesem 10 – 20 %			
Galium boreale (4 → 1)	Filipendula ulmaria (+ → 1)	Equisetum arvense	
Cirsium oleraceum	Ornithogallum umbellatum (1 → +)	Galium uliginosum	
Cirsium canum (4 → 2)	Glechoma hederacea (1 → +)	Allium vineale	
Cerastium holosteoides	Sanguisorba officinalis (4 → 1)	Carex hirta	
Geranium pratense		Angelica sylvestris	
Druhy s poklesem 20 – 40 %			
Myosotis palustris agg.	Lathyrus pratensis (1 → +)	Heracleum sphondylium	
Colchicum autumnale	Festuca pratensis (3 → 4)	Campanula patula	
Ranunculus auricomus	Rumex acetosa (1 → +)	Pimpinella major	
Festuca nigrescens	Trisetum flavescens (2 → +)	Festuca rubra	
Carex * intermedia	Lysimachia nummularia (2 → 1)	Veronica chamaedrys	
Holcus lanatus	Trifolium pratense (2 → 1)	Centaurea jacea	
Galium verum	Luzula campestris	Knautia arvensis	
	Leucanthemum ircutianum		
Druhy s poklesem 40 – 60 %			
Lychnis flos-cuculi	Cardamine pratensis (1 → +)	Poa trivialis (3 → 4,5)	
Ranunculus acris (1 → +)	Achillea millefolium (+ → r)	Plantago lanceolata	
Druhy nově ve snímcích nezaznamenané			
Geum rivale	Valeriana officinalis	Serratula tinctoria	Listera ovata
Caltha palustris	Valeriana dioica	Festuca rupicola	Briza media
Carex panicea	Rhinanthus minor	Campanula rotundifolia	Gagea lutea
Allium angulosum	Libanotis pyrenaica	Euphrasia rostkoviana	Juncus inflexus
Lotus uliginosus	Ranunculus polyanthemos	Saxifraga granulata	Bellis perennis
Orchis majalis	Carex buekii	Senecio aquaticus	Viola hirta
Ajuga reptans	Veronica scutellata	Carex flacca	
Druhy se vzrůstem o 10 – 20 %			
Thalictrum lucidum	Symphytum officinale (1 → 2)	Cirsium arvense (+ → 1)	
Alopecurus pratensis	Ranunculus repens (2 → 5)	Lythrum salicaria	
	Plantago media		



Obr. 23: Výsledek DCA analýzy vegetace polabských aluviálních luk řádu Molinietales při srovnání záznamů z r. 1993 (Kovář 1981) a z r. 1997 (Černý 1999).

Je smysluplné sledovat změny ve vztazích mezi důležitými parametry ekosystémů, mj. i s ohledem na žádoucí kvalifikovaný management společenstev (Niering 1987):

 charakteristika ekosystému

tendence během sukcese

 (1) strukturální charakteristiky

obsah C a celkového N
 v půdě, půdní vlhkost

stoupá, později mírně osciluje

hmotnost biomasy

stoupá, konverguje k určité hodnotě

počet jedinců dominant

zprvu prudce klesá, později osciluje

věková rozrůzněnost dominant

stoupá, později často osciluje

druhová diverzita

stoupá, později se ustálí

vertikální a synuziální diference

vzrůstá, později se ustálí

horizontální uspořádání jedinců a biomasy	přibližuje se k náhodnému rozdělení, tendence k shlukům klesá
(2) tok energie	
energetická přeměna slunečního záření	postupné rozložení do více vrstev, tlumení teplotních extrémů
počet stupňů ekologických pyramid a složitost trofické struktury	stoupá a později se ustálí
hrubá produkce na jednotku biomasy, relativní rychlost růstu	klesá a později se ustálí
poměr dýchání ekosystému k hrubé produkci	stoupá, konverguje k 1,0
čistá produkce ekosystému	klesá, konverguje k 0,0
(3) biogeochemické cykly	tendence k uzavírání cyklů, k omezování exportu z ekosystému a k pomalejší výměně živin obsažených v biomase; stoupá význam detritu v oběhu živin
(4) stabilita	
fluktuační populace	postupné tlumení, stoupá počet druhů dlouhověkých, méně plodných, avšak s lepší ochranou potomků
stabilita ekosystému	(a) rezistence stoupá (b) resilience klesá

Literatura

- Braun-Blanquet J. (1964): Pflanzensozologie. - Wien.
- Clements F.E. (1916): Plant succession. An analysis of the development of vegetation. - In: Carnegie Inst. of Washington, Publ. 242.
- Cole J., Lovett G. et Findlay S. [eds.](1991): Comparative analyses of ecosystems. - New York.
- Černý T. (1999): Nivní louky jihovýchodního Polabí (srovnání po dvaceti letech). - Ms. [Dipl. pr., depon. in knih. kat. bot. PřF UK, Praha].
- Drury W.H. et Nisbet I.C.T. (1973): Succession. - J. Arnold Arbor., 54: 331-368.
- Ellenberg H. (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. - In: Walter H., Einführung in der Phytologie, 4/2. Stuttgart.
- Hadač E. (1990): Secondary vegetation succession in the Belianské Tatry Mts. three decades after grazing. - Folia Geobot. Phytotax., 25: 349-356.

- Kropáč Z., Hadač E. et Hejný S. (1971): Some remarks on the synecological and syntaxonomic problems of weed plant communities. - *Preslia*, 43: 139-153.
- Likens G.E. et Bormann N.M. (1972): Nutrient cycling in ecosystems. - In: Wiens J.H. [ed.]: *Ecosystem structure and function*, Oregon State Univ. Ann. Biol. Coll., 31: 25-67.
- Margalef R. (1963): Successions of populations. - *Adv. Frontiers Plant Sci.*, 2: 137-164.
- Morin P.J. (1999): *Community ecology*. - Malden.
- Niering W.A. (1987): Vegetation dynamics (succession and climax) in relation to plant community management. - *Conserv. Biol.*, 1: 287-295.
- Odum E.P. (1977): *Základy ekologie*. - Praha.
- Osbornová J., Kovářová M., Lepš J. et Prach K. [eds.](1990): *Succession in abandoned fields. - Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. - Geobotany 15*, Dordrecht.
- O'Neill R.V. et al. (1986): *A hierarchical concepts of ecosystems*. - Princeton.
- Prach K. (1985): Sukcese - jeden z ústředních pojmů ekologie. - *Biol. listy*, 50: 205-217.
- Prach K. (1987): Succession of vegetation on dump from strip coal mining, N.W.Bohemia, Czechoslovakia. - *Folia Geobot. Phytotax.*, 22: 339-354.
- Whittaker R.H. (1975): *Communities and ecosystems*. - London.

Popularizační literatura

- Herben T. (2000): Biodiverzita: jakou roli v ní hraje proměnlivost klimatu? - *Živa*, Praha, 48(3): 108-109.
- Kovář P. (1982): Rostliny na odkalištích. - *Živa*, 30(4): 124.
- Kovář P. (1998): Povodňové náplavy: otevřený biologický prostor. - *Živa*, 46(5): 203-204.
- Kovář P. et Rauch O. (1981): Biologické problémy odkališť. - *Vesmír*, 60(8): 243-247.
- Krahulec F. (2000): Reakce ekosystémů na prostředí: migrace. - *Živa*, 48(3): 109-110.
- Haager J. et Rejmánek M. (1978): Paricutín: sukcese na mladé sopce. - *Živa*, 26(5): 173-176.

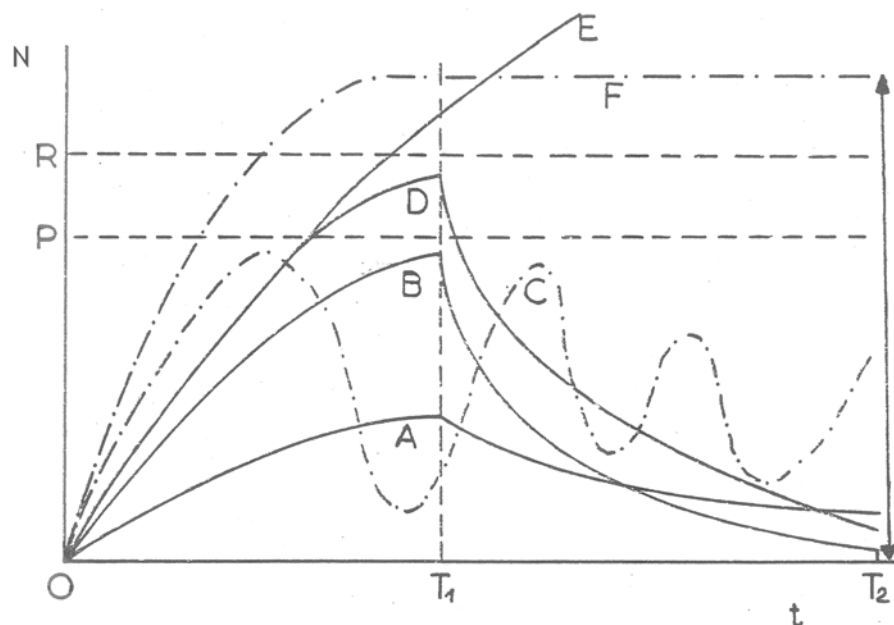
11. Ekologická stabilita

Neexistuje obecná univerzální vlastnost vyrovnávat se s vnějšími vlivy, ale vždy je specifikovatelná vůči určitým skupinám faktorů s pomocí dynamiky reakce systému.

Kritériem vymezení je dynamika (chování) určité ekologické charakteristiky (K) v čase a přítomnost "cizího" faktoru (např. Levin 1970, McNaughton 1977, Krečmer et al. 1998, Marek 1999).

Kritéria **ekologické degradace** u terestrických ekosystémů (sestupně podle citlivosti):

- změny relativní početnosti druhů (pokles diversity původní bioty; vzestup podílu zavlečených druhů, mizení citlivých druhů, např. Rusek 1999)
- pokles zásoby biomasy na jednotku plochy
- pokles průměrné produkce biomasy na jednotku plochy
 - rozvoj antropogenní eroze



Obr. 24: Schematická ilustrace různých konceptů stability, vyjádřená jako pozorované vychýlení vybrané proměnné N daného společenstva (například rozdíl v celkové produkci, počtu druhů apod.) během stresové periody (0, T_1) a po ní (T_1 , T_2). Systém A je vysoce rezistentní (odolný), ale málo resilientní (pružný) - dlouhá doba návratu. Systém B je pružnější, ale ne tak odolný jako A, systémy A, B, C jsou všechny persistentní, C má nejnížší konstantnost. Systém D je pružný, ale není persistentní, systém E je nestabilní ve všech výše zmíněných významech, systém F je nestabilní, ale v určitých mezích. Všechny systémy kromě C odpovídají monotónně, C reaguje oscilacemi. P znamená mez persistence, R reprezentuje mez návratnosti, při jejímž překročení (amplituda) se systém již nemůže vrátit.

Pokud jsou změny charakteristiky K velmi malé nebo žádné: **resistance (odolnost)**

Ekologický systém není vychýlen.

Př.: Resistance listnatých lesů vůči plynným imisím určitého složení a intenzity.

Pokud jsou změny (kolísání) charakteristiky K velké, téměř jednorázové, s relativně rychlým návratem do původního stavu (významně fungují autoregulační mechanismy): **resilience (pružnost, elasticita)**

Př.: Rychlé zarůstání mokřých luk olšemi, ustane-li disturbance sečí, anebo v případě pasek zarůstání náletovými dřevinami.

Pojem resilience zavedl Kanadčan C.S.Holling (1973), rozdíl mezi resiliencí a resistencí vyjádřil metaforou: resistance - rozpad jako sklo, resilience - schopnost vracet se do původního stavu jako guma. Systémy s nízkou resistencí mohou mít vysokou resilienci a naopak. U resistantních systémů je důležité posoudit "velikost" zakladatelské odchylky, u posouzení resilience je směrodatná rychlost, jíž je systém schopen návratu.

společenstva	resistance	resilience
pionýrská	nízká	vysoká
klimaxová	vysoká	nízká

Resistance a resilience mohou být považovány za doplňující se typy jedné **ekologické stability** (Míchal 1992a, b). Jakmile intenzita "cizího" faktoru překročí prahovou hodnotu, ekologický systém změni své chování bez indikačních signálů: půda přestane rodit, les odumře a nedaří se jej obnovit, z řeky je mrtvá stoka (např. Homolka et Heroldová 2000).

Amplituda (rozmezí) - jsou to limity, z nichž se systém může po zásahu vrátit z vychýlení.

Konstancie - popisný termín vztahující se k trvání (frekvenci a velikosti) fluktuace. Vyjadřuje skutečnost, že rezistentní systémy budou ukazovat vysokou konstanci a resilientní systémy nízkou.

A - systém vysoce rezistentní, ale málo resilientní (dlouhá doba návratu)

A, B, C - persistentní (stálé), C - s nízkou konstancí

B - větší pružnost, ale menší odolnost než u A

D - vysoce resilientní, ale ne persistentní

E - nestabilní ve smyslu všech typů stability

F - nestabilní, ale ohraničený (v mezích)

Všechny systémy reagují monotónně kromě C, který odpovídá oscilacím.

Při posuzování typu stability se dostáváme do závislosti na časovém i prostorovém měřítku - pak chování téhož systému může být klasifikováno různě (např. lesní porost 40 let starý o rozloze několika ha může být pro časový úsek 5 let považován za dokonale stabilní: konstantnost; za 50 let vykáže změny typu endogenní nestability).

Abychom se dohodli, je třeba stanovit rámeček:

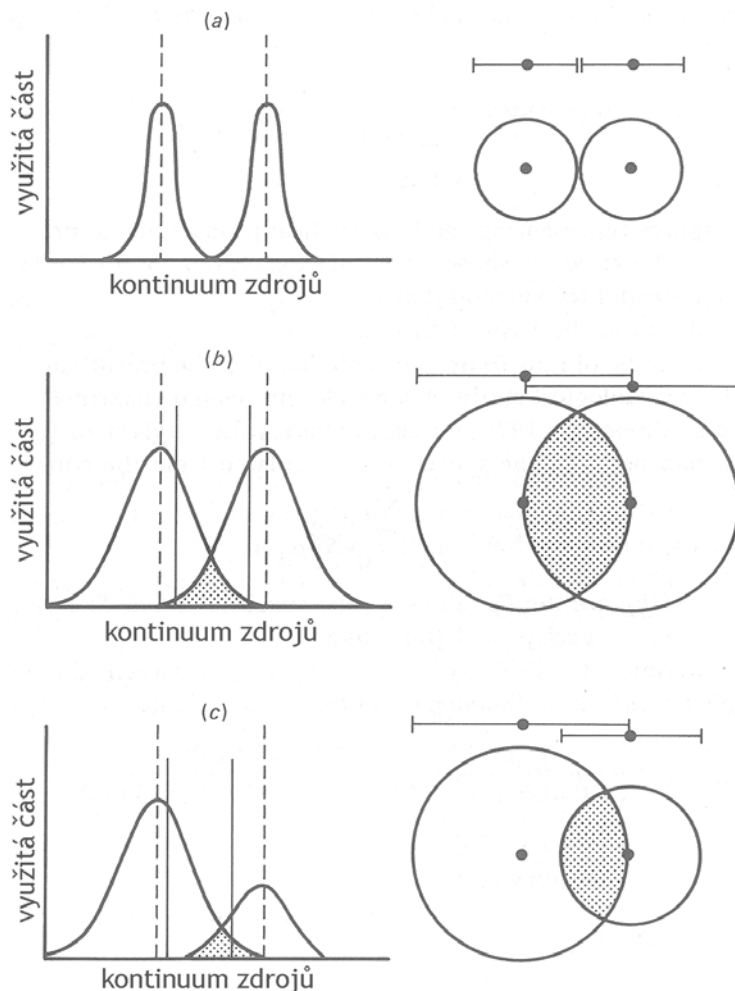
- časový
- prostorový
- podstatnou ekologickou charakteristiku
- kvantifikovatelné kritérium (důkaz stavu)

Důležité je podchycení "cizích" faktorů, které působí téměř vždy.

Vliv disturbance a stresu na vegetaci

Disturbance, jak ji definoval Grime (1979), představuje zásah do ekosystému, společenstva či populace, který narušuje jejich strukturu zpravidla redukcí biomasy (např. Kovář 1998ab, 1999). Stres (zátěž) je naproti tomu vyvolán nedostatkem nebo naopak přemírou nějakého zdroje (vody, živin, světla, tepla, např. Votrubová et Soukup 1999), čímž se snižuje vitalita (produkce a reprodukce) bioty.

Ekologická teorie předpokládá, že určitá míra disturbance je nutná pro udržení biodiverzity prakticky všech ekosystémů (May 1973, Lepš et al. 1982). V podmínkách bez disturbance, je druh s počáteční vyšší rychlostí růstu, ale vykazující nižší nosnou kapacitu prostředí, postupně vytlačen druhem, který sice roste pomaleji, ale naroste více (má vyšší nosnou kapacitu prostředí). Pokud však dochází k opakovaným redukcím populace vnějším zásahem (disturbancí), mohou oba druhy po dobu trvání takového ekologického režimu koexistovat.



Obr. 25: Diagramatická prezentace nikového překryvu: (a) styčný, nepřekrývající se, (b) překrývající se ve stejné šíři, (c) překrývající se v nestejně šíři (Spellerberg 1991, upraveno)

Ekologická nika

Termín bývá zmiňován v souvislosti s výběrem druhů jak prostředím, tak biotickými interakcemi (kap. 6 a 7) ve smyslu metaprostoru pro druhy budujícími strukturu společenstva. V historii vývoje ekologické teorie lze zaznamenat tři smysly tohoto slova:

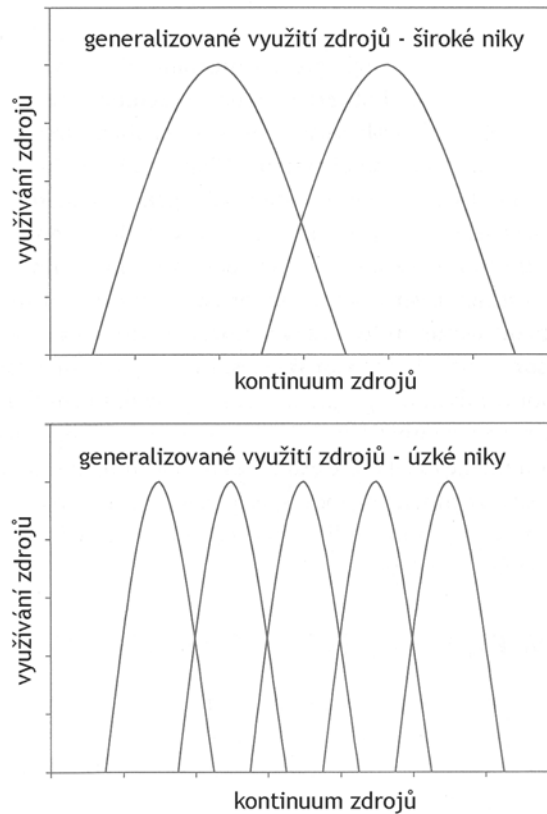
- (1) nika jako pozice nebo role druhu v daném společenstvu - funkcionální koncepce niky,
- (2) nika jako diferencující vztah ve smyslu rozdělování druhů do různých prostředí, tedy nika coby stanoviště (resp. naleziště, habitat),
- (3) nika jako spojení obou idejí a definovaná pak faktory působícími uvnitř i mezi společenstvy (ekotop).

Grinnell (1917) první navrhl "niku" k označení místa v asociaci, jež zaujímá jeden druh. Později niku definoval jako základní distribuční jednotku, v níž každý druh je udržován jejími strukturálními a funkčními mezemi. Grinnellův přístup byl patrně nejbližší představě poslední varianty (3).

Funkcionální koncepce niky byla vyvinuta Eltonem (1927). Znamená "postavení organismu ve společenstvu" - jeho místo a vztah k prostředí odpovídající jeho vztahům k potravě a k nepřítelům. Eltonova koncepce byla rozvíjena dalšími autory od třicátých let, např. Gausem nebo Volterrou v úvahách o konkurenčním vylučování. Podle Gausovy teorie dva druhy se stejnou nikou nemohou na stejném stanovišti trvale koexistovat. Nosná kapacita prostředí pro dvě populace nám umožňuje odvodit, že konkurenci určují šířky niky koexistujících druhů. Míru překrývání nik vyjadřují různé indexy, založené na vyjádření ekologické konstituce druhů jejich častostí výskytu (např. podél gradientů prostředí). Takto - z konkrétního výskytu resp. z dobře nebo špatně korelované společné existence druhů - můžeme např. vyvodit, že malá mezidruhová konkurence (tedy odlišné druhové niky) je tehdy, když se druhy liší

- (1) v požadavcích na zdroje energie a výživy
- (2) v sezónním rytmu (časové oddálení v odebírání zdrojů)
- (3) v prostorovém oddálení (čerpání zdrojů z různého prostoru)

Také jiní autoři se vyjadřovali o nice: pro Oduma (Odum 1977) je ekologická nika "pozice nebo společenské postavení organismu v ekosystému jako výsledek strukturálních adaptací, fyziologických reakcí a odpovědí, a zděděného nebo naučeného chování". Clarke (1954) říká, že nika "zdůrazňuje" funkci druhů ve společenstvu spíše než fyzikální místo na stanovišti.



Obr. 26: Idealizovaný graf ukazující, jak rostoucí specializace vůči zdrojům (niková komprese) umožňuje většímu počtu druhů uplatnit se ve spektru zdrojů (Morin 1999, upraveno).

Hutchinson (1958, 1965) navrhl, že "výkyvy proměnných prostředí ovlivňující druhy mohou být pojímány jako soubor n souřadnicových koordinát. Pro každou z těchto **limitujících souřadnic** existují hodnoty, v kterých druhy mohou přežít a reprodukovat se. Souřadnicový prostor mezi limitními hodnotami definuje n -dimenzionální hyperobsah, kde každý bod podmínek prostředí připouští neomezovanou existenci druhu. Tento hyperobsah je nazýván fundamentální druhovou nikou." Takto definovaná nika je abstraktní formalizací. Zmenšený hyperobsah, v němž druh skutečně existuje, se někdy nazývá realizovaná nika.

Hutchinson rozvíjí úvahy dále - (1) ačkoli formulace naznačuje stejnou pravděpodobnost přežívání druhů ve všech bodech uvnitř hranic zmíněného hyperobsahu niky, bude obvykle optimální část niky a suboptimum podmínek blízko hranic; (2) předpokládá se lineární řazení všech proměnných prostředí, ačkoli to není prakticky možné; (3) musí být zvažován také čas jako proměnná: noční a denní druh se stejnou potravou a teplotními nároky budou zaujímat zcela odlišné niky.

Závěr: komplementarita nik v biotopu umožňuje existenci biocenóz a ekosystémů. **Rozrůzněnost a početnost nik** na jednom stanovišti umožňuje využití nosné kapacity každého prostředí.

Literatura

Clark G. (1954): Elements of ecology. - New York.

Elton C. (1927): Animal ecology. - London.

Grime J.P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. - Chichester.

- Grinnell J. (1917): The niche-relationships of the California thrasher. - *Auk*, 34: 427-433.
- Holling C.S. (1973): Resilience and stability of ecological systems. - *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4: 1-23.
- Hutchinson G.E. (1958): Concluding remarks. - *Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology*, 22: 415-427.
- Hutchinson G.E. (1965): *The ecological theater and the evolutionary play*. - New Haven.
- Lepš J., Osbornová-Kosinová J. et Rejmánek M. (1982): Community stability, complexity and species life history strategies. - *Vegetatio*, 50: 53-63.
- Levin S.A. (1970): Community equilibria and stability, and an extension of the competitive exclusion principle. - *Am. Nat.*, 104: 413-423.
- May R.M. (1973): *Stability and complexity in model ecosystems*. - Princeton.
- McNaughton S.J. (1977): Diversity and stability of ecological communities: a comment on the role of empirism in ecology. - *Am. Nat.*, 111: 515-524.
- Míchal I. (1992a): *Ekologická stabilita*. - Brno.
- Míchal I. (1992b): *Obnova ekologické stability lesů*. - Praha.
- Morin P.J. (1999): *Community ecology*. - Malden.
- Odum E.P. (1977): *Základy ekologie*. - Praha.
- Spellerberg I.F. (1991): *Monitoring ecological change*. - Cambridge.

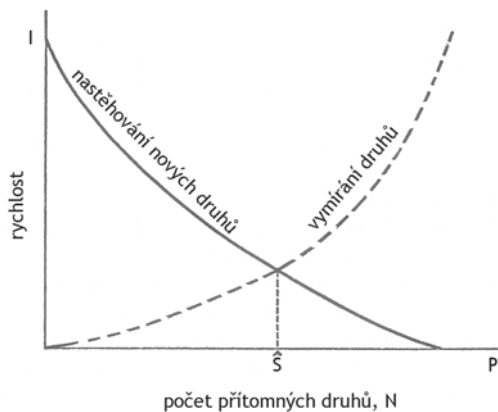
Popularizační literatura

- Homolka M. et Heroldová M. (2000): Velcí býložravci v lesích Jeseníků. - *Živa*, 48(6): 278-280.
- Kovář P. (1998a): Vodní režim a travinná vegetace říčních niv: souvislost změn. - *Živa*, 46(1): 12-13.
- Kovář P. (1998b): Povodňové náplavy: otevřený biologický prostor. - *Živa*, 46(5): 203-204.
- Kovář P. (1999): Hody chroustů. - *Živa*, 47(5): 218-219.
- Krečmer V., Krešl J., Rynda I. et Švihla V. (1998): Vztah lesů v horských a podhorských regionech ke vzniku povodní. - *Živa*, 46(1): 9-11.
- Marek M.V. (1999): Oxid uhličitý a lesní porosty. - *Živa*, 47(5): 245-248.
- Rusek J. (1999): Je střední Evropa ohrožena globálními změnami? - *Živa*, 47(2): 77-79.
- Votrubová O. et Soukup A. (1999): Proč mohou mokřadní rostliny žít v zaplavené půdě. - *Živa*, 47(1): 12-15

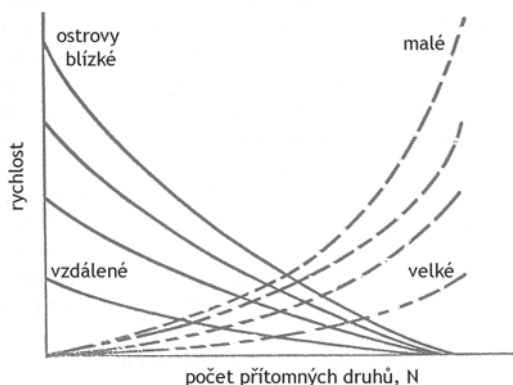
12. Teorie ostrovní biogeografie

Ostrov poskytuje jednoduchost, diskrétní jednotku velkého a složitého celku prostředí, což je esenci experimentálního poznávání. Jejich prvním význačným rysem je **neobvyklost** - mnohé z nich jsou skutečně plně neznámého a tajemného (darwinovské cesty objevily na vzdálených izolovaných ostrovech endemického ptáka dodo, komodského draka nebo byliny vysoké jako stromy). Druhým rysem je **opakování evoluce** - početné organismy velice odlišného původu prodělaly stejnou nebo podobnou vývojovou cestu v podobných ostrovních podmínkách. Jsou to velké tělesné rozměry některých skupin savců, stromovitý vzrůst bylin a keřů, velké rozměry semen a plodů, převažující bílá nebo mdlá barva květů a jiné příklady opakované a nezávislé evoluce. Jde o přírodní experimenty, replikované, i když bez kontrol. Třetím rysem je zjevné **zrychlení vývojové diversifikace** na ostrovech. Jako příklad se často uvádí téměř 1000 druhů mušek *Drosophila*, jež vznikly na havajském souostroví podle všeho za několik málo milionů let nebo stovky druhů ryb cichlid formovaných rychlou speciací ve velkých afrických jezerech za patrně méně než 1 milion let (Grant 1998).

Na druhé straně v krajině resp. v terestrické mozaice nejsou přítomny všechny druhy organismů, které by zde mohly existovat. Příčiny tohoto jevu vysvětluje nejen synekologie (konkurenční a jiné vztahy), ale také **teorie ostrovní biogeografie** (MacArthur et Wilson 1967). V této teorii neznamená slovo "ostrov" jen kus souše obklopený vodou (Rejmánek 1983). V každé krajině jsou např. vodní plochy zároveň ostrovy v "moři" souše, vrcholky hor ostrovy azonálního podnebí právě tak jako jsou ostrovy i enklávy extrémních půdotvorných substrátů. Lesní paseky nebo kotlíky jsou hodnoceny jako ostrovy v moři stromů a chráněná přírodní území mohou být ostrovy ve zkulturněné krajině. Vliv člověka se projevuje fragmentací původnějších větších celků na menší, do různého stupně izolované segmenty (např. Harris 1984). Teorie ostrovní biogeografie vyjadřuje především **princip dynamické rovnováhy** biotického systému (Míchal 1992).



Obr. 27: Hypotetické rychlosti kolonizace (plná čára) a extinkce (přerušovaná čára) pro ostrovy různé velikosti a vzdálenosti od pevniny představující zdroj kolonistů. V místě protnutí křivek kolonizace a extinkce je rovnovážný počet druhů (MacArthur et Wilson 1967, upraveno).



U všech těchto případů platí, že druhové bohatství organismů na ostrově je určováno vztahem mezi **imigrací** (nastěhováním) a **extinkcí** (vymíráním) a že se ustaluje jako dynamická rovnováha mezi oběma procesy v situaci, kdy přírůstek organismů reprodukci plus imigrace zvenčí odpovídá zhruba tempu odumírání. Tento prostý princip má pro teorii dynamické rovnováhy společenstev organismů základní význam, protože umožňuje řadu prognóz:

- (1) Počet druhů na ostrově se časem ustaluje na úrovni, která je výsledkem nepřetržité dynamiky druhového bohatství, kdy některé druhy na ostrově vymírají a jiné imigrují.
- (2) Velké ostrovy mají obvykle větší druhové bohatství než malé ostrovy. Při překročení minimální velikosti ostrova se na něm nemůže ustavit druhově vyrovnané společenstvo - a tuto minimální velikost lze odhadnout.
- (3) Druhové bohatství obvykle klesá s rostoucí vzdáleností nejbližšího ostrova.
- (4) Druhové bohatství území, jež bylo ekologicky součástí přírodního kontinua, se přeměnou v malý izolovaný ostrov zákonitě snižuje. Pro trvalou existenci a rozvoj potřebuje takový ostrov zdroje k dosycování svého druhového inventáře z jiných ostrovů v přijatelné vzdálenosti; tato vzdálenost musí odpovídat biologickým požadavkům jednotlivých druhů.

Přestože řada prací dokládá, že velké plošné útvary mají větší počet druhů, vztah mezi druhovou diversitou a velikostí plošného útvaru není lineární. Vždy jde o **křivku** - zpočátku je rapidní nárůst, který se zvolna snižuje až k asymptotickému průběhu. Jiný tvar najdeme při konfrontaci plošných útvarů v horách a jiný u plochých nížin.

U skutečných ostrovů je často dobře datovatelná doba jejich vzniku - jsou to výhodné objekty pro studium (Darwin, Wallace). Efekt izolace, efekt okrajů jsou dobře dokumentovány. Kdybychom vše sumarizovali pro skutečné ostrovy, je druhová diversita S funkcí:

$S = f(+ \text{stanovištní diversity, - disturbance, + velikosti plochy, - izolace, + stáří ostrova})$
 + pozitivní vliv na S , - negativní vliv na S

Odlišnost ostrovů v terestrické krajině od těch, které jsou obklopeny vodou, tkví v tom, že mnoho druhů krajinné matrice přesahuje **hranice** ostrova. Tyto hranice mohou být ostré nebo neostré, na rozdíl od vody může krajinná matrice vykazovat dosti vysokou **heterogenitu**. Hlavní charakteristika ostrova - izolace, je u krajiny redukována.

$S = f(+ \text{stanovištní diversity, -(+) disturbance, + velikosti plochy, + stáří, + heterogenita matrice, - izolace, - diskretnost hranic})$

Většina prací, které potvrzují korelaci mezi druhovou diverzitou a velikostí plošného útvaru, ji neuvažují bez zahrnutí stanovištní diversity.

Jaký **design** by měly mít přírodní rezervace, aby se udržela (a) vysoká původní druhová diversita, (b) vzácné a ohrožené druhy a (c) stabilní ekosystémy - to jsou otázky, které zajímají ochranu přírody (Mimra 1993). Přitom velikost rezervace je primárním faktorem, který je nutno vzít do úvahy, kdežto izolovanost, stáří, tvar, disturbanční režim a jiné faktory jsou sekundárního významu. Často se řeší otázka volby jedné velké rezervace nebo většího počtu malých (i tady je výsledek nejednoznačný podle dalších vstupních předpokladů).

V druhém případě hraje významnou roli stupeň izolovanosti resp. propojenosti. Konektivita (propojenost) je míra toho, jak jsou propojeny prostorově související koridory, což má být kvantifikováno jednoduše pomocí počtu zlomů (vrcholů) na jednotku délky koridoru. Vyjadřuje funkci matrice jako fyzikálních, chemických nebo biologických bariér mezi dvěma krajinnými prvky či složkami anebo jako funkci migračních možností resp. genových výměn mezi druhy nebo je funkcí tvorby ostrovů, když obklopuje (obkružuje) jiné krajinné prvky. Málokdy je matrice kompletně propojena, bývá fragmentována.

Funkce vegetace v krajině

Krajina je z hlediska vegetace soustava různých typů prostředí, jejichž abiotické vlastnosti determinují existenci různých typů vegetace. Mění se stanovištní podmínky v prostoru rostlinstvo selektivně "vnímá" a odpovídajícím způsobem kopíruje vytvářením specifického uspořádání ("pattern") - Ložek 1997.

Výsek krajinného prostoru vymezený určitým ekotopem, který je obsazen nebo potenciálně může být obsazen jistou fytoocenózou se nazývá fyziochor (podle Smithüsena) nebo fyziotop (podle Lesera). Soustava fyziotopů v určité krajině určuje ráz přirozené vegetace i ráz lidské činnosti, která zpětně tuto vegetaci ovlivňuje.

Krajina, která má jednotný ráz a zřetelné hranice vůči sousedním krajinám, je označována jako základní krajinný celek (podle Hadače). V zobecněné podobě jde o reprezentanta krajinného typu a ty lze grupovat do skupin a sérií krajinných typů (Hadač 1982 navrhl pro ČR 5 skupin krajinných typů). Soubor ekologických podmínek, jejichž výslednicí je skladba přirozené vegetace, vyjadřuje přírodní potenciál krajiny. Proto je přirozená vegetace (zachycená na rekonstrukčních mapách) důležitým kritériem při vymezování základních krajinných celků.

Vegetační skladba krajiny se někdy vyjadřuje pomocí komplexů společenstev nebo sigmasociací. Komplex rostlinných společenstev (Braun-Blanquet et Pavillard 1928) je definován jako mozaika společenstev (svazů, asociací nebo jejich fragmentů), které se víceméně stejnoměrně opakují a jsou dány místní pestrostí geomorfologických faktorů. Jde o souhrnný název pro všechna přítomná jak přirozená, tak z nich vzniklá náhradní společenstva, která jsou v přímém kontaktu. Tüxen inicioval symfytoocenologii (globální fytoocenologii), jejíž základní jednotkou je sigmasociace (asociace asociací) - souhrn rostlinných společenstev, které se v dané krajině vyskytují na stanovištích určité potenciální přirozené vegetace. Prakticky probíhá záznam "synsnímku" na empiricky odvozené ploše pro určitý typ krajiny - např. pro rovinatou krajinu v řádu 1 km². Podmínkou pro zápis je znalost všech společenstev v daném typu krajiny. Snímek komplexu je soupisem syntaxonů na snímkané ploše s přiřazením kvantitativních hodnot jejich zastoupení (používá se obdobá sedmičlenná stupnice abundance a dominance jako ve fytoocenologii a další zpracování je rovněž analogické).

Přehled funkcí vegetace, zejména přirozené, v krajině:

- (1) půdoochranná (vůči erozi, deflaci, denudaci, sesuvům, odplavování živin apod.),
- (2) vodohospodářská (retence povrchové vody, filtrace a purifikace, ochrana břehů stojatých i běhutých vod),
- (3) klimatická (příznivý vliv lesa na vyvažování podnebných extrémů zvyšováním vlhkosti a brzděním větrů),
- (4) bio-homeostatická (zvyšování biodiverzity a krajinné heterogenity v kulturní krajině a tím také stability),
- (5) zdravotně-hygienická (intercepce a retence znečištěnin, hluku, léčebné a rekreační možnosti),
- (6) asanačně-rekultivační (revitalizace poškozených výseků krajiny, spontánní ekologická obnova biotopů),
- (7) kulturně-vzdělávací (estetická funkce, předmět výzkumu a výchovy ve vztahu k přírodnímu dědictví).

Vegetační mapování

Geobotanické mapování vychází z klasifikace rostlinných společenstev. Kartografické interpretace fytoocenologických poznatků představují svého druhu vizualizaci dat, která je přímo využitelná praxí. Podle měřítka mapy a stupně znalosti vegetace daného území lze zachytit vymezené fyziognomií (strukturou), dominantami nebo celkovým druhovým složením společenstev. Zejména fyziognomicky (synmorfologicky) definované jednotky dávají základní informace o makroekologických (geomorfologických) podmínkách krajiny, fytoocenologické jednotky s vazbou na ekosystémové fungování mohou detailněji indikovat stanovištní faktory s možností odvození dlouhodobější ekologické dynamiky. Společensky žádaným cílem jsou aplikace v hospodářských odvětvích (územní plánování, lesnictví, zemědělství, urbanismus ad.).

Rozlišují se

(1) mapy aktuální (reálné) vegetace

(2) mapy rekonstrukční

(a) rekonstruované vegetace

(b) potenciální (přirozené a odpovídající stavu prostředí) vegetace

Mapy reálné vegetace zachycují skutečný stav vegetace území ke konkrétnímu datu (automaticky se mění v mapy historické). Lze při nich využít letecké nebo družicové snímky (záleží na žádaném měřítku) anebo je třeba pozemní průzkum.

Mapy rekonstrukční se snaží zkonstruovat obraz vegetace přírodní nebo přirozené. Vegetace přírodní se (spíše jen teoreticky) zachovala na místech, kam člověk nepronikl a rostlinstvo neovlivnil. Vegetace přirozená je ta, která vznikla spontánními přírodními procesy, i když může být činností člověka ovlivněna (stanoviště jsou původní, ale imisní pozadí má dopad na stav vegetace). Rekonstrukční mapování vychází z dosud zachovalých zbytků vegetace na stanovišti, opírá se o její vztahy k faktorům prostředí a na jejich základě vegetaci extrapoluje na místa, kde již přímé doklady nelze zjistit.

Mapa **rekonstruované přirozené vegetace** (Mikyška et al. 1968-1972; 1:200.000) - zobrazuje vegetaci, která by za současného klimatu pokrývala zemský povrch, kdyby člověk během historické doby nezasahoval do přírody.

Mapa **potenciální přirozené vegetace** (Neuhäuslová et al. 1998)- znázorňuje stav, který by vznikl, kdyby ustala veškerá činnost člověka (respektuje nevratné změny prostředí způsobené člověkem - nepočítá však s vlivy, které by ustaly, kdyby je člověk přestal iniciovat).

Mapa **přirozené vegetace** odpovídající stavu prostředí - kompenzuje nepoužitelnost předchozích map tam, kde je silné, ale reverzibilní ovlivnění prostředí současnou lidskou činností (např. imise)

Mapy odvozené - sestavují se na základě map reálné nebo rekonstruované či potenciální vegetace a vycházejí z předpokladu kauzální nebo koincidenční závislosti mezi vegetačními jednotkami a vlastnostmi společenstev a stanovišť (např. odvozená mapa vlhkostních poměrů luk).

Literatura

Braun-Blanquet J. et Pavillard J. (1928): Vocabulaire de sociologie végétale. Ed. 3. - Montpellier.

- Grant P.R. [ed.](1998): Evolution on islands. - Oxford.
- Hadač E. (1982): Krajina a lidé. Úvod do krajinné ekologie. - Praha.
- Harris L.D. (1984): The fragmented forest. Island biogeography theory and the preservation of biotic diversity. - Chicago.
- Kovář P. (1995): Is plant community organization level relevant to monitoring landscape heterogeneity? Two case studies of mosaic landscapes in the suburban zones of Prague, Czech Republic. - Landscape and Urban Planning, 32, 1995: 137-151.
- MacArthur R.H. et Wilson E.O. (1967): The theory of island biogeography. - Princeton.
- Mikyška R. et al. (1968-1972): Geobotanická mapa ČSSR. 1. České země. - In: Vegetace ČSSR, ser. A, 2, Praha.
- Michal I. (1992): Ekologická stabilita. - Brno.
- Neuhäuslová Z. et al. (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. - Praha.

Popularizační literatura

- Kovář P. (1997): Práce s krajinou a ekologie. Příklad odkališť - ostrovních pustin. - Vesmír, 76(4): 223-224.
- Kovář P. (1998): Přírodou nejnižších partií střechy Evropy. - Živa, 46(2): 82-83.
- Ložek V. (1997): Říční fenomén ve Svatojanských proudech. - Živa, 45(1): 46-47.
- Mimra M. (1993): Druhovú ochrana v krajině a její předpoklady. - Vesmír, 72(5): 273-275.
- Petříček V. (1998): Povodně v nivách a náprava jejich účinků na krajinu. - Živa, 46(4): 154-156.
- Plesník J. (1998): Ochrana přírody a krajiny na konci 20. století: Integrovaný přístup nezbytný. - Živa, 46(6): 249-251.
- Rejmánek M. (1983): Teoretická východiska ostrovní biogeografie. - Živa, 31(1): 4-7.

13. Areálová fyto geografie, vegetační oblasti světa, ekoregiony

Rostlinná společenstva jsou složena z taxonů náležejících k různým **geoelementům** (tj. různého geografického rozšíření - areálového původu). Relativní zastoupení jednotlivých geoelementů (v %) se dá vyjádřit jako geografické (areálové) spektrum.

Hned v úvodu je třeba uvědomit si (při pohledu na stejnoměřítkové mapy rozšíření rostlinných taxonů a vegetačních formací či společenstev), že se významně odlišují. **Biomy** shodné synmorfologicky, rozšířené v různých částech světové pevniny, mají rozdílnou skladbu taxonomickou v závislosti na vývojových (speciačních) centrech resp. areálech jednotlivých systematických skupin. Jde tedy o výsledek efarmonické konvergence, kdy se různé květenné elementy v podobných podmínkách prostředí během vývoje strukturně připodobňují (Jeník 1972, Walter 1985). Na druhé straně existují význačné geografické trendy v druhové diversitě, jak rovnoběžkové, tak poledníkové orientace (Hengeveld 1992) a speciální pozornost v tomto kontextu bývá v posledních letech věnována skupinám blízké příbuzných druhů (např. During et al. 1988).

Rozšířené je Meuselovo rozdělení (Meusel 1943), založené na rozsáhlém materiálu o světových **areálech druhů**. V zjednodušené a upravené podobě je následující ukázka:

- (1) druhy arкто-alpínské (s podskupinami kontinentálních a oceanických druhů)
- (2) druhy boreálně-montánní (s podskupinami kontinentálních a oceanických druhů)
- (3) druhy temperátně-(sub)montánní (s podskupinami kontinentálních a oceanických druhů)

Třídění Walterovo (Walter 1954) odráží geografickou příslušnost rostlin k určité květenné oblasti. Kromě chorologického kritéria se v něm obráží i vývojový aspekt s ohledem na stěhování (migrace). Protože v základu konceptu stojí předběžné definování květenných oblastí, jsou tyto kategorie označeny jako **floroelementy**. Nejvýznamnější z nich pro střední Evropu:

- (1) Arkticko-alpínský floroelement (druhy s rozšířením buď v Arktidě nebo ve vysokohoří mírného klimatického pásu): např. *Dryas octopetala*, *Oxyria digyna*, *Silene acaulis*, *Carex rupestris*, *Salix herbacea*, *Juncus trifidus*.
- (2) Boreální floroelement (druhy chladné lesní oblasti S polokoule - tajgy, vzácněji včetně druhů odpovídajícího pásma J polokoule): např. *Chamaenerion angustifolium*, *Nardus stricta*, *Vaccinium myrtillus*, *Athyrium filix-femina*, *Betula pubescens*, *Equisetum sylvaticum*.
- (3) Středoevropský floroelement (v užším slova smyslu - druhy temperátního listnatého lesa): např. *Quercus petraea*, *Carpinus betulus*, *Tilia platyphyllos*, *Acer pseudoplatanus*, *Luzula pilosa*, *Arum maculatum*.
- (4) Atlantický floroelement (druhy pobřežního pásu Atlantického oceánu, nezasahující do střední Evropy): např. *Ulex europaeus*, *Erica tetralix*, *Jasione perennis*.
- (5) Subatlantický floroelement (druhy západní Evropy vyzařující k východu v menší areálech s příznivějším srážkovým režimem): např. *Meum athamanticum*, *Chrysosplenium oppositifolium*, *Genista pilosa*.
- (6) Submediteránní floroelement (druhy vyzařující od Středomořské oblasti do střední Evropy v areálech s mírnějšími zimami, ale s obdobím letního sucha): např. *Quercus pubescens*, *Sorbus torminalis*, *Cornus mas*, *Ceterach officianrum*, *Muscari comosum*.

(7) Ponticko-panonský floroelement (spojuje druhy suchých kontinentálních oblastí při Černém moři, Podunajské nížiny a Balkánu; výskyt ve střední Evropě je vázán na azonální stanoviště, zpravidla teplé jižní svahy na výhřevných substrátech): např. *Artemisia pontica*, *Galium glaucum*, *Adonis vernalis*, *Melica transsilvanica*.

(8) Ponticko-mediteránní floroelement (druhy s centrem rozšíření v kontinentálních černozemních stepích části Eurasie a Středomoří): např. *Stipa capillata*, *Stipa pennata*, *Dictamnus albus*, *Rosa gallica*, *Botryochloa ischaemum*.

(9) Turanský floroelement (druhy pocházející z polopouštních oblastí Kaspického a Aralského moře, často slanomilné): např. *Draba verna*, *Poa bulbosa*, *Veronica verna*, *Salsola kali*.

(10) Jihosibiřský floroelement (druhy s rozšířením v rovnoběžkovém pásu Eurasie mezi oblastmi tajgy a stepi): např. *Astragalus danicus*, *Helictotrichon pubescens*, *Tragopogon orientalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Lilium martagon*, *Silene nutans*.

V celosvětovém měřítku - při srovnání zastoupení rodů, čeledí a řádů na kontinentech - je zřetelné členění na šest květenných říší. Mezi nimi existují diskrétní hranice se značným floristickým kontrastem jako výsledkem geohistorické florogeneze. V ose sever - jih je tato diferenciace velmi nápadná a dá spojovat s časovou následností štěpení prakontinentu Pangea - postup od jihu: na severní polokouli je jedna, v tropické oblasti dvě a na jižní polokouli jsou tři květenné říše.

(1) Holarctis - S polokoule mimo subtropů a tropů. Mnohé čeledě zastoupené v celé oblasti bez ohledu na jednotlivé kontinenty: *Salicaceae*, *Fagaceae*, *Berberidaceae*, *Rosaceae*, *Saxifragaceae*, *Campanulaceae*, *Daucaceae*, *Brassicaceae*, z rodů např. *Carex* (*Cyperaceae*).

(2) Paleotropis - tropické oblasti Starého světa, zastoupeny čeledi, které v ostatních květenných říších chybí anebo (v případě Neotropis) jsou reprezentovány jinými rody: *Pandanaceae*, *Zingiberaceae*, *Annonaceae*, *Sterculiaceae*, *Araliaceae*, *Acanthaceae*; rody *Ficus* (přes 1000 druhů; *Moraceae*), *Loranthus* (500 druhů; *Loranthaceae*), *Aloe*, *Sansevieria*, *Dracaena* (*Liliaceae*), *Panicum*, *Andropogon* (*Poaceae*).

(3) Neotropis - rovníková oblast Nového světa a jižní polokoule: čeledi *Bromeliaceae*, *Melastomaceae*, *Cannaceae*, *Theophrastaceae*, rody *Agave*, *Fuchsia*, *Yucca*. Charakteristický je vysoký stupeň endemismu.

(4) Australis - většina taxonů je pro australskou oblast endemických (pouze asi 1/6 - 1/7 z 10.000 australských druhů je zastoupena v jiných květenných říších). Typické rody - *Eucalyptus* (*Myrtaceae*) s 500 druhy, *Melaleuca* se 100 druhy; *Grevillea*, *Banksia*, *Hakea* (*Proteaceae*), *Casuarinaceae*, *Restionaceae*, *Epacridaceae*.

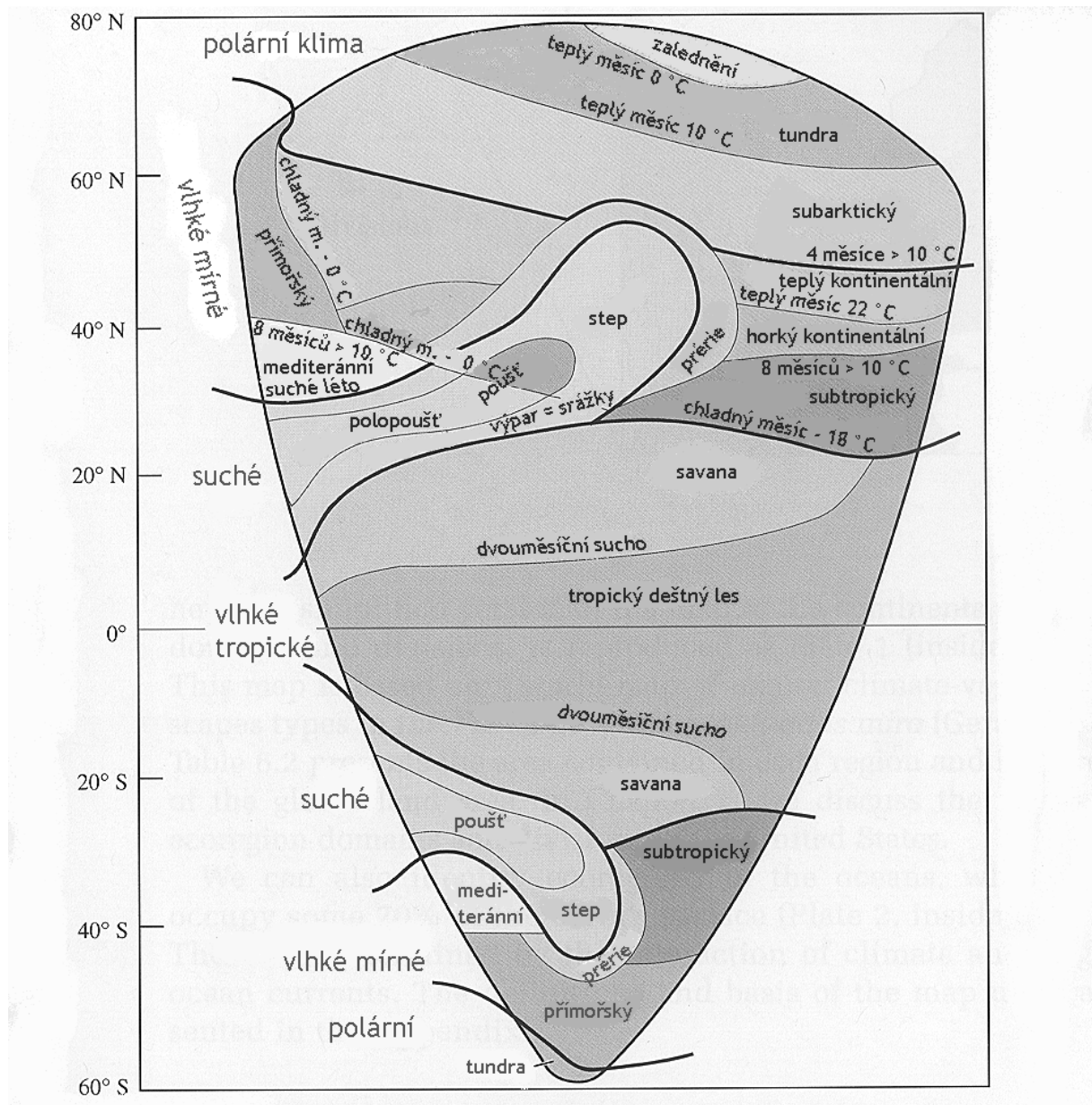
(5) Capensis - jižní výběžek Afriky. Vysoká specifická - bez návaznosti na květenu střední Afriky oddělené v současnosti pouštěmi a savanami. Typické čeledě: *Mesembryanthemaceae*, *Geraniaceae* (rod *Pelargonium* s více než 230 druhy - v Australis 3 druhy); *Proteaceae* a *Restionaceae* - zde s jinými rody. Další druhově početné rody vyskytující se i v jiných oblastech: *Erica* (600 druhů) - čeleď *Ericaceae* typická pro *Holarctis*; *Oxalis*, *Amaryllis*, *Clivia*, *Freesia* aj.

(6) Antarktiská - nevelká oblast na jihu Jižní Ameriky (Chile, Argentina), Kergueleny, Nový Zéland a další ostrovy. Pouze nejsevernější části této květenné blasti mají stromy a keře (*Nothofagus*, *Libocedrus* - *Cupressaceae*, *Araucaria araucana*. Patagonie je bezlesá; typické čeledě o jednom rodu - *Gunneraceae*, *Donatiaceae*.

Fytogeografické členění ČR (Skalický et al. 1982, Hejný et Slavík 1988) - vychází z Meusela et al. (1965): naše území je umístěno v temperátním (mírném) pásmu květenné říše Holarctis, a to v květenné oblasti středoevropské (opadavého listnatého lesa temperátního pásma Evropy v terminologii tohoto členění mezofyticum). Celé území ČR náleží podle této koncepce do středoevropské provincie středoevropské květenné oblasti. Orografické a klimatické podmínky však dovolily v této oblasti existenci okrsků teplomilné květeny (termofyticum) i území chladnomilné květeny v horách (oreofyticum) - odpovídá do jisté míry květeně a vegetaci extrazonálního charakteru.

Diagnóza fytogeografických okresů a podokresů zahrnuje 5 skupin charakteristik (vysoce komplexní): příslušnost k fytogeografické oblasti, obecný charakter květeny, rozmezí vegetačních stupňů, fyzickozeměpisné údaje a informace o stupni ovlivnění člověkem.

Regionální flóry či květeny (soubory druhů vázané na území) nabízejí možnost přiřazením floroelementů (areálových typů) hodnotit např. z hlediska migrační exponovanosti vůči určité květenné oblasti, z hlediska synantropizace krajiny (Kovář 1983) apod. V rámci srovnávací floristiky mohou být dobrým podkladem ke stanovení floristického kontrastu (zpravidla čím vzdálenější jsou území navzájem, tím větší floristický kontrast) nebo floristického spádu (rychlosti změny měřené součtem chybějících druhů ve vzájemně porovnávaných územích). Nižší taxony (infraspecifické) nabývají na významu při posuzování malých území - soubor těchto taxonů se nazývá florula.



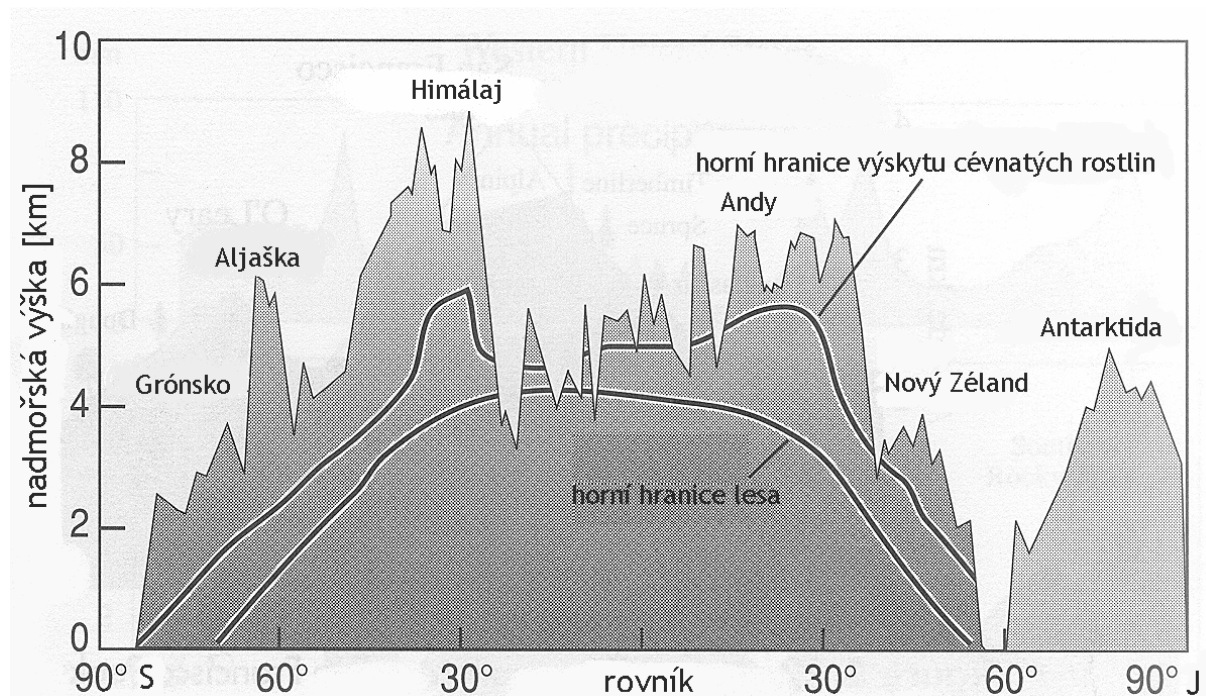
Obr. 28: Rozložení ekoregionů na hypotetickém globálním kontinentu (Bailey 1996, upraveno).

Ekoregiony

Na přelomu 18. a 19. století napsal německý geograf A. von Humboldt Esej o geografii rostlin (dedikovaný Goethovi), v němž razil názor, že rostliny se mají posuzovat nejen podle svých systematických vztahů, ale i podle seskupování v závislosti na zeměpisných podmínkách, v nichž žijí (Humboldt 1805). Nazval tyto skupiny „fyziognomická oddělení“ a identifikoval jich celkem 15 coby hlavních kategorií v celkovém třídění. Zdůraznilo se tak viditelné uspořádání vegetace v podobě společenstev či formací - dnes bychom je označili nejspíš jako **biomy** (Jeník 1995). Jedním z hlavních přínosů tohoto členění se stala myšlenka izotermálních linií po zeměkouli, které vytvářely grafiku rozmístění světového klimatu a zároveň zákonitost, podle níž bylo možno očekávat určité typy rostlinstva v jednotlivých oblastech (Kovář 1995-1998).

Dnes kromě přirozeně pestrých oblastí, ať už geologicky, morfologicky nebo mikroklimaticky, je převážná většina rozlehlých zono-biomů (Walter 1995) více či méně

fragmentována do **mozaik** menších plošných útvarů do různé míry ovlivněných přímým i nepřímým působením lidských civilizací (Jeník 1974, Hadač 1982, Forman et Godron 1993, Kovář 1993). Krajinná mozaika resp. jednoduše krajina bývá také označována jako mesoekosystém (Bailey 1996). Je tvořena prostorově spojenými dílčími ekosystémy odlišitelnými vzájemnou materiálovou a energetickou výměnou (rozměrové pásmo od 10 km² do několika tisíc km²). Horská krajina je klasickým příkladem krajinné mozaiky: výměna materiálů mezi skladebnými ekosystémy je nápadná - voda a produkty eroze se pohybují dolů, vzestupné proudění využívají k svému letu draví ptáci, anemo-orografické systémy přemísťují a kumulují semena rostlin, pyl, sněh nebo aerosoly atmosférického znečištění (Jeník 1961, Kovář 1994, Rektoris et al. 1995, Melichar et al. 1998, Münzbergová et al. 1999). V širším měřítku jsou krajiny propojeny do větších jednotek (makroekosystémů). Např. velké planární rozlohy s osou nížinné říční nivy (jako je polabská křídová tabule) kontrastují s přilehlými horskými pásmy (Krkonoše, Českomoravská vrchovina ap.). Voda stékající z pohoří do údolí a ochrana proti meteorologické exponovanosti jsou dva z velkoměřítkových vlivů, jimiž je region propojen do jednoho reálného ekonomického a ekologického celku, někdy označovaného jako ekoregion (Hadač et Sýkora 1970, Bailey 1996).



Obr. 29: Změny v růstu rostlin s nadmořskou výškou v horských oblastech a v odlišných zeměpisných šířkách (Bailey 1996, upraveno).

Vegetační zóny a stupně

Členění území podle vegetace (synchorologické), tedy komplexnější stupeň typifikace proti chorologické analýze, předpokládá dostatečné poznání a zmapování rostlinných společenstev. V závislosti na měřítku a potřebě generalizace jsou fytoecologické jednotky grupovány do příslušných (hierarchických) ranků, aby byly kartograficky interpretovatelné. Vznikají tak různé mapovací jednotky vyžadující různě obsažnou legendu (Küchler et Zonneveld 1988). V globálním měřítku je nejnápadnějším projevem ekologické diference biomů **vegetační zonálnost** (Walter 1995).

Prvoplánové rozlišení formací je podle rovnoběžkových zón:

od severu k jihu následuje: tundra - tajga (boreální jehličnatý les) - listnatý opadavý les - mozaikovitá lesostep - step (Eurasijský kontinent)/středozemský tvrdolistý les (Mediterrán).

Tropická Afrika - od rovníku k Sahaře: vždyzelený deštný les - poloopadavý deštný les - savanový les - stromovitá savana - travnatá savana - polopoušť.

Vzhledem k nepravdělnostem v horizontálním i vertikálním tvarování a uspořádání souše dochází k narušení zonality (do komplexu faktorů vstupuje kontinentalita nebo oceanita, mohutnost pohoří nebo bazénů odvodňovaných řekami, přítomnost klimatických anomálií souvisejících s mořskými proudy apod.

Vertikální stupňovitost do značné míry simuluje geografickou zonalnost rostlinstva s tím, že změny probíhají v daleko menším prostoru s měnící se nadmořskou výškou. Nejmarkantněji je výšková pásmovitost vyvinuta u mocných, ale méně členitých horských masívů (Kilimandžáro, Andy, Alpy, Vysoké Tatry aj.).

Ve střední Evropě bývá popisována tato výšková stupňovitost:

- (1) stupeň planární - malá nadmořská výška nížin a rovin (lesní porosty luhů a dubohabřin)
- (2) stupeň kolinní - pahorkatina s rozmezím v nižších až středních nadmořských výškách (mozaika dubohabřin, bučin, suťových lesů)
- (3) stupeň montánní (horský) - polohy středně vysokých horských pásem neopouštějících pásma lesa (převažují bučiny)
- (4) stupeň supramontánní (oreální) - vyšší horský stupeň s mezními podmínkami umožňujícími ještě existenci lesa (převažují smrčiny, vzácněji horské bučiny nebo porosty modřínu a limby)
- (5) stupeň alpský - polohy nad hranicí lesa, počínající křovitou vegetací kosodřeviny nebo olše zelené a pokračující vysokohorskými loukami
- (6) stupeň nivální - polohy začínající hranicí permanentního sněhu a ledu, místa s vegetací - jen mechporosty a lišejníky.

Inverze neboli zvrát vegetačních stupňů je v členité středoevropské krajině jevem poměrně častým: označuje skutečnost, že v nižší poloze nacházíme vegetační typ, jehož výskyt za normálních podmínek předpokládáme ve vyšší poloze. Je způsoben zejména anomálními klimatickými situacemi, vznikajícími při střídání dne a noci nebo v rámci ročních období, kdy lokální reliéf převrací teplotní a vlhkostní režimy např. v kaňonech řek.

V současné době v souvislosti se snahami komplexně chránit a racionálně spravovat biotickou a stanovištní rozmanitost se v rámci mezinárodních programů (např. Natura 2000) vytvářejí národní registry biotopů a společenstev, které navazují na stávající systémy ochrany přírody a krajiny (např. Moravec et al. 1995, Chytrý et al. 2001).

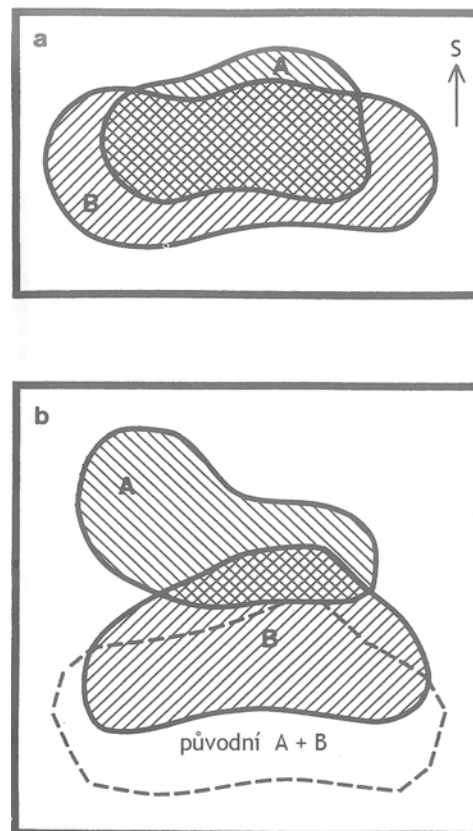
Vývojová chronologie vegetace

Synchronologie resp. paleogeobotanika studuje průběh změn společenstev v minulosti. Musí respektovat fylogenezi (zejména v časově vzdálenějších horizontech) a změny složení porostů skládaných někdejšími paleoflorami. Stěžejní metody poskytuje pylová analýza, analýza makroskopických zbytků rostlin a studium archívních podkladů.

Pro vysvětlení skladby současné vegetace jsou nejdůležitějším obdobím **čtvrtohory (kvartér)**, charakterizované klimatickými výkyvy, kdy se v těsném propojení měnilo podnebí, půda, vegetace, fauna i způsob života člověka, který stále více přírodu ovlivňoval (Ložek 1973).

Trvání kvartéru se podle různých autorů omezuje na 1 - 1,8 miliónů let. Pro nás nejdůležitější nejmladší čtvrtohory zaujímají posledních přibližně 12 - 15 tisíc let. Nejvíce se na utváření vegetace podílely výrazné pleistocénní klimatické výkyvy - střídání studených ledových dob (glaciálů; 4 - 7) a meziledových dob (interglaciálů). Jejich počátek ukončil existenci teplomilných lesů s *Ginkgo*, *Taxodium*, *Sequoia* aj. Nejvýraznější zalednění (zejména Alp) jsou označovány jako günz (G), mindel (M), riss (R) a würm (W). Interglaciály mezi nimi se označují lomítkem jako přechody glaciálů; mimo Alpy platí jiné názvy pro období zalednění a mezidobí (zejména v SZ Evropě a v Americe). Ledové doby měly vnitřní jemnější kolísání podnebí (chladnější stadiály a teplejší interstadiály).

Naše území se nacházelo v tzv. **periglaciální oblasti**, do níž kontinentální ani alpský ledovec nezasahoval (největší zalednění bylo v předposlední době ledové - rissu, kdy pevninský ledovec sahal k našim severním hranicím). Vegetace měla pravděpodobně charakter tajgy, v mladších glaciálech lesostepi a stepi (ve vyšších polohách tundry), ukládaly se zde vrstvy spraší. Během glaciálů náročnější dřeviny vyhynuly, aniž by se stačily vrátit v interglaciálech - pro horské bariéry probíhající převážně v rovnoběžkovém směru (přetrvávaly rody *Pinus*, *Betula*, *Larix*, *Populus*, *Juniperus*, *Salix*; nověji se připouští též *Alnus*, *Picea*, *Coryllus*, *Quercus*). Z třetihor přetrvaly do holocénu pouze rostliny rychlého šíření nebo rychlé adaptace - z dřevin např. *Abies alba*, *Coryllus avellana*, *Carpinus betulus*, *Ulmus*, *Tilia*, *Acer* aj.



Obr. 30: (a) Počáteční rozšíření dvou druhů, A a B, jejichž areály se silně překrývají. (b) Jako reakce na klimatickou změnu (globální oteplování) dochází ke geografickému posunu druhově specifickou rychlostí a tím k oddalování areálů. (Kim et Weaver 1994, upraveno)

Během würmu (před cca 70.000 lety) se objevil *Homo neanderthalensis*, pře 40.000 lety *Homo sapiens sapiens* (v interstadiálu za převládající parkové tajgy). Z období před 25.000

lety je z našeho území známa kultura Gravettien - "lovci mamutů" - koncem této poslední doby ledové vymřel mamut a srstnatý nosorožec (před 12.000 lety). Na konci glaciálu opět převládala parková tajga (borovice, břízy, vrby, v menší míře smrk), mozaikovitě step a tundra. Jako referenční bod v datování počátku holocénu slouží vrstvička popílku rozpoznatelná v profilech a pocházející z výbuchu sopky na území severovýchodní Francie před 8.300 lety. Vývoj vegetace v době poledové se nazývá sekulární sukcese.

Holocén se člení na

preboreál (-8300 - 7700): borové a březové lesy, v nížinách lesostep, počátek šíření dubu, jilmu a lísky, v horských polohách tundra.;

boreál (do - 6000): od počátku silné oteplování (až o 2 st. vyšší roční průměry, kontinentální charakter); mozaika stepí, řídké smíšené lesy s hojnou lískou, v nížinách duboborové lesy;

atlantik (do - 4000): o 3 st. tepleji než dnes a o 70 % vlhčeji - holocénní klimatické optimum - rozvoj teplomilných doubrav (nejvíce zasaženy neolitickým zemědělstvím počínajícím kolem - 5000), výše návaznost mezofilních doubrav (*Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*), ještě výše smíšené lesy ke konci s pronikajícím bukem a jedlí - od JV z předalpských refugií; horní hranice lesa asi o 300 m výše než dnes;

epiatlantik (do - 1200): mírné ochlazování a pozvolné ubývání srážek, vyzrávání půd a stabilizace výškové vegetační stupňovitosti, nástup bronzových kultur;

subboreál (kolem - 1000): stále ještě vlhká a teplá perioda (rozšíření smrku ve středních polohách, formování bučin, v nížinách mezofilní doubravy, na Slovensku první dubohabřiny); vrchol pravěké ekumény - přeměněná krajina;

subatlantik (- 800 až + 600): vlhčí a chladnější klima než dnes - ústup ekumény, šíří se habr (lépe zmlazuje po předchozím vykácení než např. dub); doba laténská (Keltové) - doba železná (Germáni);

subrecent (do stěhování národů): nový nástup zemědělství a odlesňování podhorských až horských oblastí - průvodní jev eroze a nánosová činnost řek (mocné sedimenty a rozvoj lužních lesů); obilnářství a pastevnictví - hlavní formy zemědělství (převod planých předchůdců obilovin do kultury: *Triticum monococcum*, *T. dicoccum*, *Hordeum spontaneum*, *Pisum sativum*; ovce, kozy).

Literatura

Bailey R.G. (1996): Ecosystem geography. - New York.

During H.J., Werger M.J.A. et Willems H.J. [eds.](1988): Diversity and pattern in plant communities. - The Hague.

Forman R. et Godron M. (1993): Krajinná ekologie. - Praha.

Hadač E. et Sýkora T. (1970): Příspěvek k fytogeografii Javořích hor (Žaltmanského pohorí). - Preslia, 42: 187-199.

Hadač E. (1982): Krajina a lidé. Úvod do krajinné ekologie. - Praha.

Hejný S. et Slavík P. [eds.](1988): Květena ČSR. 1. - Praha.

Hengeveld R. (1992): Dynamic biogeography. - Cambridge.

Humboldt A. von (1805): Essai sur la Géographie des Plantes: accompagne d'un tableau physique des régions equinoxiales. - Paris.

Chytrý M., Kučera T. et Kočí M. [eds.](2001): Katalog biotopů České republiky. Interpretační příručka k evropským programům Natura 2000 a Smaragd. - AOPK ČR, Praha.

Jeník J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Kralického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. Teorie anemo-orografických systémů. - Praha.

Jeník J. (1972): Obecná geobotanika. Úvod do nauky o rostlinstvu. - Učební texty vysokých škol, PřF UK, SPN Praha.

Jeník J. (1974): Geobotanická mapa Třeboňska. Druhé přiblížení. - Quaestiones Geobiologicae, 14: 7-32.

Jeník J. (1995): Ekosystémy (Úvod do organizace zonálních a azonálních biotopů). - Skripta PřF UK, Praha.

Kovář P. (1983): Příspěvek k fytoogeografii Českomoravského mezihoří (s doplňky k flóře za léta 1977-1981). - Zpr. Čs. Bot. Společ., 18: 49-60.

Kovář P. (1993): Ekologie krajiny. - Učební texty PřF UK, Praha.

Küchler A.W. et Zonneveld I.S. [eds.](1988): Vegetation mapping. - Handbook of vegetation science, Vol. 10. Dordrecht.

Ložek V. (1973): Příroda ve čtvrtohorách. - Praha.

Melichar V., Pohlová R., Petřík P., Vařeka J., Suchara I. et Kovář P. (1998): The changes in winter ecology of a small water catchment area „U dvou louček“ (Orlické hory-Mts., E. Bohemia) deforested under the impact of atmospheric pollution. - Novit. Bot. Univ. Carol., 12: 89-106.

Meusel H. (1943): Vergleichende Arealkunde. - Berlin.

Meusel H., Jäger E. et Weinert W. (1965): Vergleichende Chorologie der zentraleuropäischen Flora. - Jena.

Moravec J. et al. (1995): Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení. - Severočeskou přírodou, Příloha 1995. 2. vyd. - Litoměřice.

Münzbergová Z., Hédli R., Černý T., Petřík P., Suchara I., Vařeka J. et Kovář P. (1999): Coincidence of winter microclimatic conditions and plant communities of peat-bog and its surroundings in the Rejvíz Natural Nature Reserve in Hrubý Jeseník Mountains. - Novit. Bot. Univ. Carol., 13: 55-71.

Rektoris L., Šustr P. et Kovář P. (1995): Zimní hydrometeorologické poměry v imisně ovlivněném mikropovodí U dvou louček v Orlických horách. - Lesnictví-Forestry, 41: 265-272.

Skalický V. et al. (1982): Regionálně-fytogeografické členění ČSR. - In: Chrtek J., Slavík B. et Tomšovic P., Směrnice pro zpracování Květeny ČSR, p. 108-120. Průhonice.

Walter H. (1954): Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 2. Teil. - Arealkunde. - Stuttgart.

Walter H. (1985): Vegetation of the Earth and ecological systems of the geo-biosphere. 3rd Ed. - Berlin.

Popularizační literatura

Kovář P. (1994): Ekologie z různých stran VI. Ekosystémy střední Evropy VI. Horské ekosystémy. - Živa, 42: 67-69.

Kovář P. (1995, 1996, 1997, 1998): Průvodce ekonomii přírody (1. - 17.). - Živa (kulér), 43(2-4), 44(1-4), 45(1-4), 46(1-6).