

AKADEMIE VĚD ČESKÉ REPUBLIKY

Vědecký redaktor: RNDr. Slavomil Hejný, DrSc.

Recenzenti: RNDr. Emil Hadač, DrSc.,

RNDr. Jiřina Slavíková, CSc.

*Kniha byla vydána za finanční podpory Botanického ústavu AV ČR
z finančních prostředků poskytnutých Grantovou agenturou ČR
na grant č. 204/93/1181.*

Rukopis publikace byl dokončen v roce 1992.

FYTO/ CENO/ LOGIE

(NAUKA O VEGETACI)

JAROSLAV MORAVEC
A KOLEKTIV

ACADEMIA PRAHA 1994

ÚSTŘEDNÍ KNIHOVNA Mendelova zemědělská a lesnická univerzita v Brně Zemědělská 1, 613 00 BRNO
Inv. čís. ÚK: <i>I. 1862/95</i>
Knihovna ústavu: <i>lec. Holau</i>
Signatūra ústavů:

ODD. / číslo

KNIHOVNA
 Ústav botaniky, dendrologie
 a geobiocenologie
 ODD. VI, číslo 1044

© Jaroslav Moravec a kolektiv, 1994
 ISBN 80-200-0457-2

OBSAH

	Předmluva	11
1	Úvod (J. Moravec)	12
2	Historie fytoecnologie (J. Jeník)	14
2.1	Počátky formačního a ekologického výzkumu	14
2.2	Vývoj ve střední a západní Evropě	16
2.3	Vývoj v severní Evropě	17
2.4	Vývoj v Rusku a Sovětském svazu	18
2.5	Vývoj ve Spojených státech amerických a Velké Británii	19
2.6	Vývoj v Československu	20
3	Předmět fytoecnologie — základní pojmy a termíny (J. Moravec)	23
3.1	Rostlinné společenstvo — fytoecnoza	23
3.2	Biocenoza	33
3.3	Životní prostředí	34
3.4	Ekosystém	37
3.5	Synekosystém	39
4	Složení a struktura rostlinného společenstva (J. Moravec a J. Jeník)	41
4.1	Stavební prvky rostlinného společenstva	41
4.1.1	Druhy a jejich populace	41
4.1.2	Vzrůstové formy, životní formy	44
4.1.3	Fyziologické, ekologické a strategické typy rostlin	46
4.2	Druhovité složení rostlinného společenstva	48
4.2.1	Počet druhů v rostlinném společenstvu	48
4.2.2	Kvalitativní druhové složení	48
4.2.3	Kvantitativní druhové složení	48
4.2.4	Druhovité diverzita	49
4.3	Struktura rostlinného společenstva	51
4.3.1	Vertikální stavba	51
4.3.2	Horizontální uspořádání	55
4.4	Časová proměnlivost struktury a složení	57
4.4.1	Diurnální změny	57
4.4.2	Sezónní změny	57
4.4.3	Fluktuální změny	58
4.5	Strukturně ekologické složky rostlinného společenstva	60
4.6	Hranice rostlinných společenstev	61

5	Analýza a popis rostlinného společenstva (J. Moravec)	63
5.1	Studijní plochy a jejich výběr, zápis vegetačního snímku	63
5.1.1	Předběžné rozlišení a vymezení rostlinných společenstev	64
5.1.2	Výběr studijní plochy ve společenstvu a ověření její homogenity	65
5.1.3	Velikost a tvar studijní plochy, stanovení minimiareálu	68
5.1.4	Zápis vegetačního snímku	69
5.2	Strukturní znaky rostlinného společenstva	69
5.2.1	Vertikální stavba	71
5.2.2	Horizontální uspořádání	71
5.2.3	Fenologická periodičita	71
5.3	Kvalitativní druhové složení	73
5.4	Kvantitativní druhové složení	73
5.4.1	Hustota populací	75
5.4.2	Početnost populací	75
5.4.3	Frekvence populací	76
5.4.4	Pokryvnost populací	81
5.4.5	Biomasa populací	84
5.4.6	Významnostní hodnota druhů	84
5.5	Doplňující znaky druhových populací	84
5.5.1	Sociabilita	84
5.5.2	Disperze	85
5.5.3	Vitalita	85
5.6	Analýza hranic rostlinných společenstev	85
6	Syntaxonomie (J. Moravec)	87
6.1	Principy syntaxonomie	89
6.1.1	Objekt syntaxonomie — individuum	89
6.1.2	Klasifikace — ordinace	91
6.1.3	Logická třída — syntaxon	93
6.2	Jednotlivé směry a školy syntaxonomie	93
6.2.1	Fyziognomický směr	95
6.2.2	Severské směry	98
6.2.3	Anglo-americké směry	100
6.2.4	Ruské a sovětské směry (S. Hejný)	100
6.2.5	Curyško-montpeliérský směr	105
7	Technika syntézy fytocenologických dat (J. Kolbek, F. Krahulec a J. Moravec)	111
7.1	Technika vegetační syntézy curyško-montpeliérského směru (J. Kolbek a J. Moravec)	111
7.1.1	Tabelární syntéza vegetačních snímků	111
7.1.2	Použití jednoduchých numerických postupů při tabelární syntéze snímků	119
7.1.3	Tabelární syntéza rozsáhlého fytocenologického materiálu	124
7.1.4	Tabelární syntéza fytocenologických dat pomocí počítače	126
7.1.5	Syntaxonomické zhodnocení diferencované tabulky	127
7.1.6	Vypracování charakterizované fytocenologické tabulky	128
7.2	Numerické metody zpracování fytocenologických dat (F. Krahulec)	129
7.2.1	Úprava fytocenologických dat	130
7.2.2	Výběr míry podobnosti	131
7.2.3	Numerická klasifikace	131

7.2.3.1	Divizivní monotetická klasifikace	131
7.2.3.2	Divizivní polytetická klasifikace	132
7.2.3.3	Aglomerativní polytetická klasifikace	132
7.2.4	Ordinace	135
7.2.4.1	Analýza hlavních komponent	137
7.2.4.2	Metoda mnohonásobného průměrování	138
7.2.4.3	Diskriminační analýza	138
7.2.4.4	Další ordinační metody	138
7.2.5	Přímá gradientová analýza	139
7.2.6	Zjišťování korelací mezi druhy (F. Krahulec a J. Moravec)	139
7.2.7	Zhodnocení numerických metod	140
7.3	Fytocenologická nomenklatura (J. Moravec a J. Kolbek)	141
8	Syneekologie (M. Husová a J. Moravec)	145
8.1	Ekologické faktory (M. Husová a J. Moravec)	145
8.1.1	Třídění ekologických faktorů	145
8.1.2	Působení ekologických faktorů	147
8.1.3	Fytocenologická indikace ekologických faktorů	149
8.2	Klimatické faktory (M. Husová a J. Moravec)	149
8.2.1	Makroklima, mezoklima, mikroklima a fytoklima	150
8.2.2	Radiační režim	150
8.2.3	Teplotní režim	154
8.2.3.1	Modifikace teplotního režimu reliéfem	155
8.2.3.2	Působení teplotního režimu	158
8.2.4	Srážkový režim	159
8.2.4.1	Formy atmosférických srážek	159
8.2.4.2	Modifikace srážkového režimu topografickými faktory	161
8.2.5	Srážkové teplotní režim	162
8.2.5.1	Numerické vyjádření srážkového teplotního režimu	162
8.2.5.2	Bioklimatická zonalita a stupňovitost	163
8.2.6	Světelný režim	165
8.2.7	Vlivy ovzduší	166
8.2.7.1	Chemické složení vzduchu	166
8.2.7.2	Vlhkost vzduchu	167
8.2.7.3	Vítr	167
8.2.8	Vegetace jako klimatogenní činitel	170
8.2.8.1	Světelný režim fytoklimatu	170
8.2.8.2	Teplotní režim fytoklimatu	171
8.2.8.3	Vlhkostní režim fytoklimatu	173
8.2.8.4	Proudění vzduchu v rostlinných společenstvech	173
8.3	Edafické faktory (J. Moravec a M. Husová)	175
8.3.1	Půda a její geneze	175
8.3.1.1	Půdotvorné faktory	175
8.3.1.2	Půdotvorné procesy	177
8.3.2	Půdní složky	177
8.3.3	Půdní profil	182
8.3.4	Přehled klasifikace půd	185
8.3.5	Fyzikální vlastnosti půdy	194
8.3.6	Chemické vlastnosti půdy	196
8.3.7	Půdní vlastnosti v roli ekologických faktorů	201

8.3.7.1	Vliv fyzikálních vlastností	201
8.3.7.2	Vliv chemických vlastností	203
8.4	Faktory vodního prostředí (J. Moravec a M. Husová)	209
8.4.1	Fyzikální faktory	209
8.4.2	Chemické faktory	211
8.4.3	Ekologické jevy na rozhraní vodního a suchozemského prostředí	212
8.5	Antropo-zoogenní faktory (J. Moravec)	215
8.5.1	Okus rostlin	216
8.5.2	Sešlapávání	216
8.5.3	Hromadění výkalů	217
8.5.4	Pastva domestikovaných zvířat	217
8.5.5	Používání ohně	217
8.5.6	Mýcení lesů	217
8.5.7	Orba	217
8.5.8	Hnojení	219
8.5.9	Závlahy a odvodňování	219
8.5.10	Kosení	219
8.5.11	Těžba dřeva a obnova lesů	220
8.5.12	Stavební činnost	221
8.5.13	Používání pesticidů	222
8.5.14	Vliv imisí	222
9	Funkce fytoceenóz a jejich složek v provozu ekosystémů (J. Květ)	223
9.1	Radiační a tepelná bilance rostlinného krytu	223
9.2	Využití fotosynteticky aktivního záření v primární produkci fytoceenóz	225
9.3	Úloha vegetace v biogeochemických cyklech	234
9.3.1	Úloha vegetace v koloběhu vody	234
9.3.2	Účast vegetace v cyklech hlavních biogenních prvků	237
9.4	Další využití primární produkce	244
10	Syndynamika (J. Moravec)	246
10.1	Třídění změn rostlinných společenstev	246
10.1.1	Katastrofické změny	246
10.1.2	Postupné změny	246
10.1.2.1	Opakované změny	247
10.1.2.2	Jednosměrné změny	247
10.2	Exogenní směny společenstev	247
10.2.1	Klimatogenní směny	247
10.2.2	Edafogenní směny	248
10.2.3	Antropogenní a zoogenní směny	248
10.3	Endogenní směny společenstev — sukcese (v užším smyslu)	249
10.3.1	Primární sukcese	250
10.3.2	Třídění sukcesních sérií	252
10.3.2.1	Xerosérie	253
10.3.2.2	Hydrosérie	255
10.3.3	Závěrečné sukcesní stadium — klimax	255
10.3.4	Sekundární sukcese — regenerace	259
10.4	Metody studia dynamiky rostlinných společenstev	261

10.4.1	Přímé sledování těžby studijní plochy	261
10.4.2	Studium společenstev na paralelních plochách	263
10.4.3	Studium zbytků rostlinných společenstev	263
10.5	Fylocenogeneze	263
10.6	Novější názory a směry v syndynamice	265
10.7	Historie vegetace (K. Rybníček a E. Rybníčková)	266
11	Rozšíření rostlinných společenstev a jejich funkce v krajině (Z. Neuhäuslová- -Novotná)	277
11.1	Rozšíření rostlinných společenstev na Zemi	277
11.1.1	Vegetační zóny Země	281
11.1.2	Výšková stupňovitost vegetace	287
11.1.3	Areály rostlinných společenstev	293
11.2	Krajina jako nositelka vegetace	296
11.2.1	Krajina a její členění	296
11.2.2	Vegetační skladba krajiny	301
11.2.3	Vlivy člověka na krajinu	302
11.3	Funkce vegetace v krajině	303
12	Vegetační mapování (R. Neuhäusl)	306
12.1	Předmět a cíle vegetačního mapování	306
12.2	Historie vegetačního mapování	307
12.3	Základní koncepce vegetačního mapování	308
12.3.1	Mapy reálné vegetace	308
12.3.2	Mapy rekonstrukční	309
12.3.2.1	Mapy přírodní vegetace	309
12.3.2.2	Mapy rekonstruované přirozené vegetace	311
12.3.2.3	Mapy potenciální přirozené vegetace	314
12.3.2.4	Mapy přirozené vegetace odpovídající stavu prostředí	315
12.3.3	Mapy odvozené	316
12.4	Metody vegetačního mapování	318
12.4.1	Základní metodické principy	318
12.4.2	Mapovací jednotky	319
12.4.3	Mapovací techniky	320
12.5	Využití vegetačních map	321
13	Využití výsledků a metod fytoceologie (D. Blažková, V. Krečmer, Z. Kropáč, J. Moravec, V. Samek a J. Štěpán)	323
13.1	Typologie lesů (V. Samek)	324
13.2	Využití fytoceologie v zemědělství	329
13.2.1	Využití v lukařství a pastvinářství (D. Blažková)	329
13.2.2	Využití v polním hospodářství (Z. Kropáč)	333
13.3	Využití fytoceologie ve vodním hospodářství (V. Samek a V. Krečmer)	336
13.4	Využití fytoceologie při výzkumu imisních oblastí (V. Samek)	342
13.4.1	Cenotické projevy imisí	345
13.4.2	Metodické přístupy	347
13.5	Využití fytoceologie v územním plánování a urbanismu (J. Štěpán)	348

14	Summary (J. Moravec)	359
15	Literatura	361
	Rejstřík	384

PŘEDMLUVA

Tato příručka vznikla z podnětu akademika Slavomila Hejného spoluprací členů geobotanického oddělení Botanického ústavu ČSAV v Průhonicích (RNDr. Denisa Blažková, CSc., RNDr. Miroslava Husová, CSc., RNDr. Jiří Kolbek, CSc., RNDr. František Krahulec, CSc., RNDr. Jaroslav Moravec, DrSc., † RNDr. Robert Neuhäusl, DrSc., RNDr. Zdenka Neuhäuslová-Novotná, CSc.) i spoluautorů z dalších oddělení ústavu (akademik Slavomil Hejný, DrSc., RNDr. Zdeněk Kropáč, CSc., prof. ing. Jan Jeník, CSc., RNDr. Jan Květ, CSc., † ing. Věroslav Samek, CSc.) a z jiných pracovišť (ing. Vladimír Krečmer, CSc., RNDr. Kamil Rybníček, CSc., RNDr. Eliška Rybníčková, DrSc., RNDr. Jan Štěpán, CSc.). Podíl jednotlivých spoluautorů na textu je patrný z obsahu knihy. Všem spoluautorům patří můj dík za rukopisy i za trpělivost a porozumění s úpravou a krácením textů.

Ke zlepšení úrovně jednotlivých kapitol přispěly nejen připomínky ostatních spoluautorů, ale i dalších kolegů a přátel, jimž za jejich pomoc děkuji; jsou to: RNDr. Marie Albrechtová a Miroslav Škoda (sjednocení chemického názvosloví), RNDr. Jan Němeček, DrSc. (připomínky ke stati o edafických faktorech a zapůjčení části rukopisu připravované knihy: Němeček, Smolíková et Kutílek 1990), RNDr. Karel Prach, CSc. (připomínky ke kapitole o syndynamice), RNDr. Milena Rychnovská, DrSc. (připomínky ke kapitole „Synekologie“), RNDr. Tomáš Herben, CSc., RNDr. Jiřina Květová a RNDr. Jiří Sádlo (připomínky k některým kapitolám).

Konečná úprava textu vznikla na základě připomínek vědeckého redaktora publikace akademika Slavomila Hejného, DrSc., a recenzentů RNDr. Jiřiny Slavíkové, CSc., a člena korespondenta ČSAV Emila Hadače, DrSc., kteří neváhali obětovat svůj čas k projednání sporných pasáží. I jim vyslovuji poděkování nejen za sebe, ale i za celý autorský kolektiv. Za přepsání rukopisu děkuji Zuzaně Fialové a Zdeně Závítkové.

Za pomoc s ilustrací knihy děkuji RNDr. Anně Chrtkové, CSc., a Janě Jelínkové a rovněž děkuji všem autorům fotografií.

Sjednocení jmen rostlin bylo provedeno podle Dostála (DOSTÁL 1982), sjednocení jmen vegetačních jednotek podle Moravce (MORAVEC et al. 1983); v pasážích přejímaných z literatury (hlavně v obrázcích) jsou jména rostlin a rostlinných společenstev ponechána v původním znění.

Jaroslav Moravec

Fytocenologie neboli nauka o vegetaci je v Československu (ale i jinde) označována většinou názvem geobotanika (v užším smyslu). Ve stejném smyslu je užíván výraz fytosociologie nebo rostlinná sociologie. Fytocenologie patří do skupiny biologických věd, které lze označit jako symbiologické, jelikož jejich objekty jsou společenstva či seskupení organismů, na rozdíl od idiobiologických oborů, které studují samotné organismy. Jelikož vegetace představuje významnou součást zemského povrchu, přesahuje fytocenologie z části do geografických oborů jakožto vegetační geografie.

Ačkoliv se rostlinná společenstva (fytoceenózy) vyskytují v přírodě vždy jako složky biocenóz spolu s živočichy a jinými organismy, zůstává fytocenologie dosud těsněji spjata s botanickými obory, než aby tvořila součást biocenologie. Fytocenologie tkví svými kořeny ve speciální botanice, její vývoj však probíhal v jednotlivých zemích odlišně. To se projevuje v tom, že nepředstavuje dosud jednotnou, celosvětově integrovanou vědu, nemá jednotné pojmenování a někdy dokonce není ani za samostatnou vědní disciplínu uznávána. V anglo-americké sféře tvoří nauka o vegetaci součást ekologie (v širokém smyslu) a termín fytocenologie zde prakticky není užíván. Ve frankofonní oblasti je fytocenologie začleňována do širšího oboru, který se kryje s ekologií anglo-amerických autorů, avšak je označován jako „biogéographie“. Fytocenologie nemá proto dosud statutárně zakotvené postavení ani na vysokých školách.

Fytocenologie je svou povahou vědou analyticko-syntetickou. Použití experimentu do ní sice proniká (experimentální fytocenologie), avšak naráží na značné technické obtíže a časové nároky. Až dosud byl pokus užíván spíše pro řešení dílčích fytocenologických otázek (KNAPP 1967, RABOTNOV 1987). Klasický experiment, v němž se jedna podmínka mění a ostatní se udržují konstantní, není ve fytocenologii prakticky proveditelný a dosud stál mimo pracovní možnosti většiny fytocenologů. Totéž platí pro fytocenologický experiment v krajinném měřítku.

Fytocenologie bývá často označována jako věda popisná (deskriptivní), což je nepřesné. Popis sám o sobě nevede k objevům v žádné vědě. Podstatou fytocenologie je odhalování a analýza rozdílů rostlinných společenstev a rozdílů v jejich chování v přírodě (vazbě na určité podmínky prostředí, rozšíření apod.) a srovnávací hodnocení těchto rozdílů a pátrání po jejich příčinách. Bylo by proto přesnější

označovat fytocenologii jako vědu srovnávací (komparativní) a vysvětlující (explikativní), avšak ani to není zcela výstižné. Srovnávací způsob studia vtiskuje fytocenologii specifický rys — výpovědní schopnost výsledků a sféra jejich platnosti se zvětšuje s množstvím srovnávaného studijního materiálu a s rozlohou území, z něhož pochází. Fytocenologové při něm využívají i poznatků a zkušeností získaných dříve, popř. i v jiných územích. Proto stoupá význam osobních zkušeností každého badatele, což budí zdání větší subjektivity fytocenologie.

Územně omezené rozšíření většiny rostlinných společenstev budí dojem pouze regionální platnosti dílčích výsledků, avšak z nich se skládá celková znalost vegetace Země a v této souvislosti nabývají dílčí výsledky obecnou platnost. Dosavadní stav fytocenologie je poznamenán tím, že se rozvíjela především v mimotropických oblastech a často v územích s odvozenou flórou a vegetačním krytem změněným lidskou činností.

Až do poloviny tohoto století neměla fytocenologie vlastní čistě výzkumná pracoviště s výjimkou několika soukromě financovaných ústavů (např. Rübelův geobotanický ústav v Curychu a Mezinárodní stanice pro středomořskou a alpskou geobotaniku v Montpellier). Věnovali se jí převážně vysokoškolské pedagogové, kteří přednášeli botaniku.

Vývoj fytocenologie v Československu probíhal pod silným vlivem curyško-montpellijského směru, ale i pod vlivem uppsalské školy. Jeho trvalým rysem bylo řešení synekologické problematiky, a od padesátých let se jeho součástí stalo vegetační mapování. V posledních desetiletích přistoupila snaha o využití počítačů ve fytocenologii. Všechny tyto vlivy utvářely názory kolektivu autorů této příručky a vtiskly jí svou pečť.

2 HISTORIE FYTOCENOLOGIE

Botanické vědy v širokém smyslu se historicky vyvinuly z lidského zájmu o užitkové rostliny a z běžného pozorování porostů kolem sídlišť a ve volné krajině. První písemné podrobnosti o životě rostlin jsou v díle Aristotelova žáka Theofrasta z Efesu (373 až 288 př. n. l.), který popsal kolem 500 středomořských a asijských kulturních i planých druhů. Dobré znalosti rostlin a jejich prostředí měli starověcí lékaři a kořenáři, mezi nimiž vynikal Dioskorides (1. stol. n. l.) — autor termínu „botanika“. Geobotanika a fytocenologie v dnešním pojetí se však mohly vyvinout teprve ze základů renesančních věd, hlavně po rozvoji fyziky a biologie v 18. a 19. stol.

Vyhovující třídění mnohotvárné říše rostlin nabídl teprve C. Linné (1707 až 1778) a A. P. de Candolle (1777 až 1841). Fyzikální přístroje pro měření teploty, vlhkosti a tlaku vzduchu začal používat v souvislosti s „botanickou aritmetikou“ (= fytogeografií) A. von Humboldt (1769 až 1859) a alpsí geografové. Ti nepřímo inspirovali komplexní výpravu České společnosti nauk v r. 1786 do Krkonoš, v rámci níž T. Haenke (1761 až 1817) zapsal první topograficky vymezené soubory rostlin v Čechách a T. Gruber (1744 až 1806) společně s F. Gerstnerem (1756 až 1832) poprvé měřili meteorologické faktory v terénu a zabývali se hydrologií a funkcí rašelinišť. Dramatickým podnětem pro vývojové i ekologické myšlení se stala kniha Ch. Darwina (1809 až 1882) „O původu druhů přírodním výběrem“.

2.1 Počátky formačního a ekologického výzkumu

Zrychlená osobní doprava a výměna tištěných informací umožnily botanikům a geografům 19. stol. poznání rozmanitých typů rostlinné pokrývky ve všech zeměpisných šířkách a nadmořských výškách. Popisy rostlinných formací a jejich závislosti na vlastnostech ovzduší a půdy se prvně objevily v dílech Švýcara A. L. P. P. de Candollea (1806 až 1893, syn výše jmenovaného taxonoma), německých botaniků A. H. R. Grisebacha (1814 až 1879) a C. G. O. Drudeho (1852 až 1933) a Rakušana A. Kerner (1831 až 1898). Po prvním zpracování globální rozmanitosti vegetace se stalo zřejmým, že díky efarmonické konvergenci lze využít vzrůstové či životní formy druhů k třídění vegetačních jednotek i území floristicky značně rozdílných (viz 6.2.1). V díle „Vegetace Země“ (1872) GRISEBACH rozlišil 60 hlav-

ních formací na kontinentech, jež později podrobněji zpracoval jeho pokračovatel DRUDE v knize „Příručka fytogeografie“ (1890).

Důraz na vzrůstové formy rostlin a celkový vnější vzhled čili fyziognomii porostů umožnil popisovat rostlinnou pokrývku i v zemích, pro něž nebyla k dispozici taxonomická díla — knižní květeny a srovnávací herbáře. Tak mohl například A. F. W. Schimper (1856 až 1901) popsat i vegetaci tropických krajů a podat ucelené vysvětlení vazeb mezi stavbou rostlin a jejich fyziologickými projevy. Protagonistou severoamerické botaniky se stal F. E. Clements (1874 až 1945), který zastával holistický přístup a kladl důraz na dynamiku vegetace, směřující k závěrečnému článku — klimaxu. V CLEMENTSOVÉ metodické knize „Výzkumné metody v ekologii“ (1905) jsou ucelené popsány originální pokusné metody pro studium rostlinných porostů.

Zatímco vzrůstové formy rostlin prvních geobotaniků se týkaly statického vnějšího tvaru dospělých jedinců, pozdější soustavy „životních forem“ braly v úvahu ontogenetický vývoj anebo fyziologické vlastnosti a vazby k prostředí. Sjednocujícím krokem vpřed byla soustava životních forem podle definice dánského ekologa C. Raunkiaera (1860 až 1938), které se dodnes používají ke stanovení tzv. biologického spektra rostlinných společenstev. Další vývoj třídění na životní formy šel dvěma směry: část badatelů prohlubovala a rozšiřovala klasifikaci životních forem (např. J. Braun-Blanquet nebo I. G. Serebrjakov), jiní ustupovali od neúnosných podrobností a kladli důraz na taxonomické složení porostů. Fyziognomické rozlišování rostlinných formací na podkladě vzrůstových nebo životních forem zůstalo podnes jediným přístupem při popisu a mapovém znázornění vegetační pokrývky v kontinentálních a regionálních měřítkách. V této prostorové dimenzi zpracoval světovou vegetaci E. RÜBEL (1876 až 1960), který v r. 1930 vydal známé dílo „Rostlinná společenstva Země“ společně s mapou „Klimaticky podmíněných formačních tříd Země“ svého spolupracovníka H. Brockmann-Jerosche. Formační klasifikace v globálním měřítku má své pokračovatele i v současnosti. Plodem mezinárodní spolupráce pod patronátem UNESCO je hierarchická klasifikace formací, kterou vytvořili ELLENBERG et MUELLER-DOMBOIS (1967).

V průběhu 19. stol. došlo v Evropě a Severní Americe také k všeobecnému rozvoji návazných fyzicko-geografických oborů. Ke studiu stavu atmosféry se připojily teorie a metody vysvětlující výskyt rostlin podle charakteristiky půdy. F. Unger (1800 až 1870)razil teorii půdního chemismu, projevujícího se například na rozdílech vápnomilné a vápnostřežné vegetace. THURMANN svou prací z r. 1849 založil školu, která naopak zdůrazňovala fyzikální vlastnosti substrátu, jmenovitě rozdílnou zrnitost půdy. V polovině minulého století byly i z území Čech a Slovenska publikovány botanické práce s výrazně ekologickým a chorologickým akcentem. Vůdčí osobností v tomto směru byl nepochybně E. Purkyně (1831 až 1882), který široce zasáhl do problematiky patřící v dnešním smyslu do geobotaniky a bioklimatologie. Význam měly i fenologické práce K. Fritsche, monografie o vegetaci Jeseníků z pera lesníka J. Micklitze a přírodovědce A. Kolenatiho, dále

přehled rostlinných formací od L. Čelakovského, práce o rašeliništích F. Sitenského atd.

V evropské literatuře se začaly prosazovat nové pojmy, překračující statické formační názírání a zdůrazňující zákonitost sdružování rostlinných populací i jejich nenáhodnou vazbu k vlhkosti, půdě a ovzduší. V tomto duchu J. Paczowski razil pojem a návazný termín „rostlinná sociologie“, který pro jeho antropomorfní příděch pozdější badatelé nahrazují ekvivalentem „fytoecologie“, za jehož autora se považuje GAMS (1918).

2.2 Vývoj ve střední a západní Evropě

Od konce 19. stol. se ve Švýcarsku a Francii utvářel fytoecologický směr, který v prostředí alpské a středomořské přírody umožňoval rozlišovat maloplošné jednotky na základě úplných floristických zápisů (snímků) a s pomocí doplňovacího měření stanovištních faktorů (viz 6.2.5). C. Flahault považoval za základní floristicky a ekologicky definovanou jednotku vegetačního krytu rostlinnou asociaci, kterou společně se C. Schröterem definovali na Třetím mezinárodním botanickém kongresu v r. 1910 (viz str. 105).

Uvedená definice asociace dovolovala široký výklad a vynutila si stanovit další kritéria. Zatímco Flahault se držel dominance populací, BRÖCKMANN-JEROSCH (1907) již zaváděl pojem konstantních a význačných druhů. V pionýrské práci o vysokohorské vegetaci Alp šel Švýcar BRAUN[-BLANQUET] (1913) v pojetí asociace ještě dále: dominance druhů se stala druhořadým kritériem a důraz byl položen na semikvantitativní poměry populací v rámci jednotlivého snímku a jejich statistické porovnání v rámci celého souboru snímků zapsaného na vymezeném území.

J. Braun-Blanquet (1884 až 1980) se narodil v Churu a vystudoval v Curychu, kde začal svou profesionální dráhu jako kustod herbáře v Rübellově geobotanickém ústavu. Většinu svého čínorodého života strávil ve Francii jako učitel na univerzitě a ředitel polosoukromé „Mezinárodní stanice pro středomořskou a alpskou geobotaniku“ (Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine — zkratka francouzského názvu: SIGMA) v Montpellier. V r. 1928 vydal učebnici „Rostlinná sociologie“, která byla inspirací ke vzniku mezinárodního fytoecologického směru, jenž se nejčastěji označuje přívlaskem „curyško-montpelliérský“ (viz 6.2.5). Sjednocujícím činitelem tohoto směru se staly (1) srovnatelné polní metody snímkování vegetace (tzv. vegetační analýza — viz zejména 5.2 a 5.4.4), (2) jednoduché matematicko-statistické metody v pořádání vegetačních snímků (tabulkové matrice, vegetační syntéza — viz 7.1), (3) využívání jednoduchých metod půdního a klimatického šetření, (4) přehledný způsob ve jménosloví popsaných jednotek (viz 7.3) a (5) hierarchické uspořádání vegetačních jednotek do systémů regionálních a nadregionálních.

Pro vývoj geobotaniky ve střední a západní Evropě měla význam široká spolupráce podporovaná stanicí SIGMA, mezinárodními fytogeografickými exkurzemi

(International Phytogeographic Excursions — IPE), mezinárodními sympozii Mezinárodní společnosti pro studium vegetace (International Association for Vegetation Science — IAVS) a periodickými publikacemi, jakými je například časopis „Vegetatio“ nebo nepravidelně vydávané sborníky „Floristické-sociologické pracovní společnosti“, redigované energickým průkopníkem syntaxonomie R. Tüxenem (1899 až 1980).

Ze středisek ve Francii a Německu se metodologie curyško-montpelliérského směru ještě před 2. světovou válkou šířila do dalších zemí a zapustila kořeny zejména v Polsku (zásluhou W. Szafera a B. Pawłowského), v Maďarsku (R. Sóo), v Jugoslávii (S. Horvatič), v Rumunsku (A. Borza) i v Československu (F. Schustler a dále J. Klika, V. Krajina, R. Mikýška, P. Sillinger a A. Zlatník).

V 2. polovině 20. stol. nastalo ve vědecky rozvinutých zemích světa značné rozrůznění ekologických a geobotanických přístupů, avšak curyško-montpelliérský směr se šířil dále. Ve Skandinávii se s jeho přístupem sblížil R. Nordhagen, ve Velké Británii M. E. D. Poore, v Indii F. R. Bharucha, v Japonsku A. Miyawaki, v Africe J. Lebrun a R. Schnell, v Sovětském svazu B. M. Mirkin atd. Asociální přístup ke studiu vegetace se pochopitelně nevyvíjel jako jednotný proud. Ve středeoevropské fytoecologii byl vedle R. Tüxena dominantní osobností H. Ellenberg (* 1913), který s úspěchem využil metody tohoto směru v zemědělství a krajině ekologii; sám jako autor četných synekologických postupů výstižně v r. 1956 popsal algoritmus tabulkové syntézy, kterou curyško-montpelliérský směr používá při diagnostice nových syntaxonomických jednotek. H. ELLENBERG vydal také monumentální přehled středeoevropské vegetace (3 vydání v letech 1963 až 1982) a zasloužil se o integraci fytoecologie a nově se rodícího ekosystémového výzkumu.

2.3 Vývoj v severní Evropě

Druhově jednotvárnější vegetace a práce velkých osobností, jakými byli v minulém století Švéd H. von Post a Fin R. Hult, ovlivnily podstatně vývoj skandinávské fytoecologie. Pod různými jmény zde byly popisovány maloplošné jednotky, tříděné hlavně podle dominantních druhů nebo jednoduché kombinace stálých druhů. Pokračovatelem Posta byl profesor uppsalské university R. Sernander (1866 až 1944), považovaný za zakladatele výrazné fytoecologické školy (uppsalská škola — viz 6.2.2). Její metodologie je založena na snímkování vegetačního krytu pomocí malých zkusných plošek, pokládáných do fyziognomicky stejnorodých porostů a zpracovávaných v tabulkách do jednotek nejčastěji zvaných „sociace“. Shodou okolností se tato škola konstituovala a diferencovala od curyško-montpelliérského směru ve stejném roce, kdy vyšla BRAUN[-BLANQUETOVA] studie o Alpách (1913). V případě uppsalské školy byla nositelem nového zaměření velká monografie FRIEŠOVA (1913) o vegetaci severního Švédska, v níž jsou obsaženy detailní rozborů tundrové a rašeliništní vegetace s hojným využitím tajnosnubných rostlin.

Moderním mluvčím uppsalské školy se stal Sernanderův nástupce G. E. DU RIETZ (1895 až 1967), který upoutal mezinárodní pozornost knihou „K metodickým základům moderní rostlinné sociologie“ (1921). Du Rietz je autorem množství teoretických prací a metodických návodů konfrontujících pojetí základních jednotek, jmenosloví a třídění různých fytoecologických škol. Konflikt teorií, pojmů a metod uppsalské školy a curyšsko-montpelliérského směru se ze Skandinávie rozšířil na střední a západní Evropu, kde se vhodnost postupů prověřovala při různé skladbě vegetace a pod vlivem silných osobností fytoecologie. Ke smíření přispěl Šestý mezinárodní botanický kongres v r. 1935 a syntézy některých významných autorů. Například norský botanik R. Nordhagen vytvořil v podmínkách alpské a subalpské vegetace klasifikaci, která s úspěchem využívá asociční i sociální přístup.

Evropskou severskou fytoecologii proslavil také finský lesník A. K. Cajander (1879 až 1932), který využil floristické složení bylinného patra k vymezení tzv. lesních typů (viz 6.2.2 a 13.1), tj. plošných jednotek lesa s podobnými stanovištními vlastnostmi a stejnou potenciální produkcí dřeva (bonitou).

2.4 Vývoj v Rusku a Sovětském svazu

Rozměry předrevolučního Ruska a gradientové přechody v zonálních půdách a vegetaci daly základ vlivnému učení petrohradského profesora V. V. Dokučajeva (1846 až 1903) o půdní genezi a třídění půdních typů. Na ně navazovali fyto geograficky zaměřeni botanikové, jako byli S. I. Koržinskij, A. N. Krasnov a G. I. Tanfilev. Počátkem 20. stol. vyšly práce B. A. Kellera (1874 až 1945) o vegetaci ruských stepí, polopouští a pouští. Jejich vliv na ruské ekology je srovnatelný s vlivem zmíněných prací Braun-Blanquetových a Friesových z r. 1913. Z Kellero-vých prací se odvozuje trvalý zájem ruských a později sovětských geobotaniků o ekologické řady, tj. vegetační gradienty ve směru významných změn půdních, hydrologických a klimatických faktorů. Keller zároveň razil pojem „vegetační mozaika“, vyjadřující zákonité seskupování kontaktních typů porostů podle vnitřních (biotických) i vnějších (fyzikálních) činitelů v přírodě.

Kellerovy názory a metody našly pokračování u vynikajícího znalce stepní a luč-ní vegetace L. G. Ramenského (1884 až 1953). Ač silně zaměřen na ekologické aplikace v zemědělství, Ramenskij značně předběhl svou dobu teoretickými názory na strukturu porostů, populační ekologii a rostlinnou sukcesí. Jeho individualistické pojetí vegetace (viz 3.1) přes analýzu zúčastněných rostlinných populací tvůrčím způsobem rozvinul T. A. Rabotnov.

Formační způsob klasifikace rostlinných porostů s důrazem na dominantní pop-ulace a životní formy zastával moskevský botanik V. V. Aljechin. Při snímkování vegetace využíval semikvantitativní stupnice se slovním označením jednotlivých tříd a pro názvy vegetačních jednotek užíval jména dominant v hlavních patrech. Pro hierarchické třídění používal sám i jeho následovníci různé termíny (viz tab. 8 str. 102). Velké území Sovětského svazu vyžadovalo pro inventarizaci vegetační-

ho krytu mapy malého měřítka, pro něž zůstal formační přístup nejméně vhodný. Značné zdokonalení však přinesli pováleční zpracovatelé geobotanické mapy, kte-rou s vysvětlujícím textem redigovali a v r. 1954 vydali E. M. LAVRENKO a V. B. SOČAVA.

Vývoj fytoecologie v SSSR byl pochopitelně víceokrajný a reagoval na globální vývoj geobotaniky i potřeby národního hospodářství. Výraznou osobností byl V. N. Sukačev (1880 až 1967), význačný botanik a lesník, který vypracoval originální teorii fytoecologie a komplexní synekologické nauky — biogeocenologie. Při zpracování vegetace lesů Sukačev rozeznával asociace a nadřazený syntaxon „sku-pina asociací“ a řadil tyto jednotky podél dvou souřadnic stanovištních činitelů. Byliny, tajnosnubné rostliny a dominantní dřeviny se odrážely v názvech jednotek a měly též funkci indikátorů stanovištních a produkčních podmínek lesa. Ve zralém období své vědecké dráhy Sukačev přešel na holistické pojetí přírody a razil pojem biogeocenóza, čímž se z jiného úhlu přiblížil k ekosystémové teorii anglo-ameri-ckých autorů.

V historii fytoecologie má na území Sovětského svazu originální místo též estonský botanik T. Lippmaa, který založil třídění vegetačních typů na základě samostatné analýzy a syntézy synuziálních jednotek, tzv. unionů. Složitější vegetač-ní typy, jakými jsou například lesy, popisoval Lippmaa kombinováním poměrně nezávislých, leč vzájemně se překrývajících unionů. Velkou osobností sovětské geobotaniky byl ukrajinský lesník P. S. Pogrebnjak, jenž vytvářel ordinační modely lesních typů podle vlhkosti a výživnosti půdy (předchůdci „ekodiagramů“ ve smy-slu Ellenbergových). Vynikající shrnutí teoretických základů a metodických přístupů fytoecologie vydal BYKOV v příručkách „Geobotanika“ (1957) a „Úvod do fyto-ecologie“ (1970). V desítkách dalších sovětských učebnic vyniká kompendium „Te-rénní geobotanika“ (5 dílů v letech 1959 až 1976), které shrnuje (pod redakcí E. M. LAVRENKA a A. A. KORČAGINA) základní metody populační i cenotické analý-zy. Ve dvou vydáních vyšla „Fytoecologie“ T. A. RABOTNOVA (1978 a 1983). V posledních letech se v Sovětském svazu prosazuje zásluhou B. M. Mirkina curyš-sko-montpelliérský směr.

2.5 Vývoj ve Spojených státech amerických a Velké Británii

Na přelomu 19. a 20. stol. se energicky rozvíjí také fytoecologie v USA. H. C. Cowles používal bez přísného vymezení za základní vegetační jednotku „societu“ a kladl důraz na dynamiku vegetačních jevů. Právě posledně zmíněný aspekt se stal výrazným objektem díla nejvýznamnějšího amerického ekologa první poloviny tohoto století, jímž byl F. E. Clements (1874 až 1945). Ve zralých dílech tohoto učenice figuruje jako základní jednotka vegetačního krytu formace nahlížená jako komplexní organismus, který „vzniká, roste, zraje a odumírá“. Dospělým organismem je klimaxová formace, k níž vývojově patří návazná vývojová stadia (seral communities). V oblasti jednotného klimatu se může na průměrné půdě vytvořit nakonec jediný klimax (monoklimaxová teorie — viz 10.3).

Organismální pojetí rostlinných společenstev a monoklimaxová teorie ovlivnily mnoho geobotaniků a ekologů v anglofonních zemích. Záhy se však objevily přístupy odlišné. Představitelem jednoho z nich byl H. A. GLEASON, který proklamoval „individualistické pojetí rostlinné asociace“ (1926), tj. převedení problému společenstva na funkci jednotlivých rostlin. Redukce synekologické podstaty přírody na dílčí autekologické a stanovištní složky vedla pak k rozvoji populační ekologie, jejímž nástrojem se staly rozmanité metody kvantitativní ekologie využívající ve značném rozsahu matematiku a počítače.

O syntézu fytoocenologických a ekologických metod usiloval ve svém díle zejména WHITTAKER, jehož review „Klasifikace přírodních společenstev“ (1962) je dosud nejúplnějším zhodnocením všech světových proudů v syntaxonomii. Po mnohých stránkách nepřekonanou je regionální monografie „Vegetace Wisconsinu“ (CURTIS 1959), založená na ordinaci rostlinných společenstev. Jediné dílo, které zachycuje v přehledu rostlinná společenstva celé Severní a Střední Ameriky, sestavil německý fytoocenolog KNAPP (1965).

Do začátků britské fytoocenologie můžeme klást dílo A. G. Tansleyho (1871 až 1955), které navazovalo na práce Smithovy. Tansley se svým spolupracovníkem C. E. Mossem zdůrazňovali význam stanoviště a jeho dynamiku při klasifikaci vegetace; hlavní jednotky skládali ze sukcesních sérií nevyvinutých a zralých společenstev, různě označovaných — jako rostlinná formace, asociace, konsociace nebo societa. V pracích Tansleyových se ztlačně odrážel vliv sukcesní teorie F. E. Clementse, avšak je v nich zastávána přirozená existence početnějších závěrečných článků sukcese (polyklimaxová teorie).

Podobný přístup uplatňovali britští ekologové i při práci v zámořských zemích Britského společenství národů. Mezi nimi vynikla pionýrská práce z afrických tropů od CHIPPA „Lesy Zlatého pobřeží, studie synekologické“ (1927). Většina prací z tropických oblastí se však programově držela prosté formační klasifikace, opírající se o dominantní druhy nebo vzrůstové formy. Známa je v tomto ohledu klasifikace lesních typů Indie a Burmy od CHAMPIONA (1933). Mnozí britští ekologové neberou v úvahu kompletní floristické složení porostů, avšak díla jako například „Vegetace Skotska“ (red. BURNETT 1964) zahrnují podrobné synoptické tabulky zhodnocené rozmanitými statistickými způsoby. Průlomem v metodické literatuře byly knihy „Kvantitativní rostlinná ekologie“ (GREIG-SMITH 1957), „Popis a klasifikace vegetace“ (SHIMWELL 1971) a „Kvantitativní a dynamická ekologie rostlin“ (KERSHAW 1973). Vedle kvantitativního hodnocení zúčastněných populací a studia repartice (pattern) přikládají britští ekologové značný význam vegetačním gradientům od vrcholů k úpatí svahu, jež označují za „půdně vegetační katény“.

2.6 Vývoj v Československu

Počátky čsl. fytoocenologie jsou v pracích K. Domina (1882 až 1953), který v první polovině 20. stol. popsal z hlediska floristického, chorologického a v některých případech i v pojetí cenologickém větší počet nížinných i horských regionů.

V r. 1923 zveřejnil DOMIN první ucelenou příručku rostlinné sociologie s důrazem na studium luk a pastvin. Zavedl vlastní odhadovací metodu při snímkování porostů a jeho desetičlenná stupnice dominance a abundance (viz 5.4.4.5) pronikla v různých úpravách do světové literatury. Domin byl též prvním botanikem, který v Československu kriticky hodnotil „metody sčítací“, tj. kvantitativní přístupy ke studiu rostlinných společenstev. Fytoocenologické aspekty se projevují též v díle jeho současníka J. Podpěry (1878 až 1954), který se podílel i na obecné teorii fytoocenologie, např. v práci „O významu heterií či družin rostlinných ve vývoji porostů“ (PODPĚRA 1923).

Výrazněji se projevila metodika a teorie fytoocenologie až v předčasně ukončeném díle F. Schustlera (1893 až 1925), který po navázání kontaktu se středisky fytoocenologie ve Francii a Švýcarsku přeorientoval své původně fytogeografické zaměření na fytoocenologii (SCHUSTLER 1923, 1924). Největší význam Schustlerův je však v tom, že přímo zapůsobil na odborné zaměření J. Kliky, A. Zlatníka a R. Mikyšky — tří významných tvůrců moderní čsl. fytoocenologie.

V období mezi světovými válkami se vedle vysoce aktivního K. Domina prosadili jeho žáci, kteří monograficky zpracovávali karpatské oblasti Československa. Každý z těchto autorů šel vlastní cestou, při níž používal upravené způsoby snímkování vegetace a v různém rozsahu měřil fyzikální a chemické činitele prostředí. SILLINGER zveřejnil knihu o vegetaci Nízkých Tater (1933) a ke konci života sledoval vazby mezi půdou a rostlinstvem. KRAJINA napsal podrobnou monografii o vegetaci údolí Mlynice ve Vysokých Tatrách (1933), v níž je na vymezeném území nejdůsledněji využit princip význačných druhů pro třídění asociací a výstavbu hierarchického systému. Mimo dnešní území Československa pracoval jiný žák profesora Domina — M. DEYL, jehož monografie o vegetaci pohorí Pop Ivan na Zakarpatské Ukrajině (1940) je ukázkou racionální kombinace fytoocenologických a stanovištních aspektů při budování hierarchického vegetačního systému.

Nejbližší přístupům curyško-montpellierského směru zůstal ve svém díle J. Klika (1888 až 1957). V období své tvůrčí činnosti zpracoval vegetaci všech významných biotů v oblasti Českého masívu a západních Karpat. Byl redaktorem a autorem významných metodických příruček a učebnic fytoocenologie (KLIKA 1935, 1941, 1948, 1954 a 1955). Stal se přímým iniciátorem aplikovaných geobotanických prací, které sledovaly potřeby lesního hospodářství, zemědělství, územního plánování a ochrany přírody (viz 13.5). Jeho žák a spolupracovník R. Mikyška (1901 až 1970) ve svých fytoocenologických pracích ze slovenských Karpat a východních Čech prosazoval jemné členění lesních společenstev a úzkou návaznost lesů na činitele půdní a vývojové; zasloužil se o rekonstrukční geobotanické mapování českých zemí (MIKYŠKA et al. 1968—1972).

Originální metodologickou teorii fytoocenologie razil v Československu A. Zlatník (1909 až 1979). Vypracoval ucelený systém třídění lesních společenstev karpatské části Československa a významně ovlivnil i aplikace fytoocenologie v lesním hospodářství (viz 13.1). Zveřejnil důležité teoretické práce týkající se gnoseologie

a metodiky ekologických věd. Ovlivnil zejména lesnické odborníky usilující o výstavbu lesního hospodářství Slovenska na přírodních základech. V českých zemích se ve stejném směru prosadila klasifikace lesů, kterou navrhli A. Mezera, K. Mráz a V. Samek (viz 13.1).

Fytocenologické základy třídění přirozených lesů a rekonstrukční geobotanické mapování v českých zemích vedli R. Neuhäusl a J. Moravec; druhý ze jmenovaných se podílel na vzniku Kódu fytocenologické nomenklatury, který vznikl pod patronátem IAVS (viz 7.3). V oboru luční vegetace pracovali J. Šmarda a E. Balátová-Tuláčková, která v syntaxonomicky laděných pracích podrobně zhodnotila tento mizející biotop v českých zemích. Synekologicky zaměřený výzkum M. Rychnovské a B. Úlehlové vyústil v četné monografie a metodické příručky. Metodami fytocenologickými i palynologickými studovali rašeliniště manželé E. a K. Rybníčkovi (viz 10.7). Synantropní vegetace plevelných a rudérálních rostlin se rozvíjela pod vedením S. Hejného, Z. Kropáče a K. Kopeckého. J. Vicherek zpracoval třídění a ekologické vazby halofilní a psamofilní vegetace. Vodní a mokřadní vegetaci studoval z fytocenologického a ekologického aspektu kolektiv S. Hejného, D. Dykyjové a J. Květa. K poznání horské vegetace Sudet a Karpat přispěli se svými spolupracovníky HADAČ (např. 1969) a JENÍK (např. 1961).

Na území Slovenska prosazoval syntaxonomický přístup J. Futák (1914 až 1980), jehož rané monografie o Kremnickém pohoří (FUTÁK 1943) a Kňazném Stolu (1947) ovlivnily nastupující poválečnou generaci slovenských geobotaniků. Z ní se uplatnili zejména A. Jurko, T. Krippelová, D. Magic, J. Michalko, M. Ružička a L. Šomšák. Různověrná vegetace Slovenska měla podnětný vliv na mladší autory četných fytocenologických monografií o lesní, luční a horské vegetaci, které vyústily ve vydání rekonstrukční geobotanické mapy pod redakcí J. MICHALKA (1986).

Předmětem fytocenologie je vegetace (rostlinstvo), v níž rostlinná společenstva představují stejnorodější a stabilnější úseky. Konkrétní rostlinná společenstva tvoří pro fytocenologii hlavní opěrné body, a proto bývá vegetace chápána též jako soubor rostlinných společenstev určitého území či celé Země (např. WALTER 1979: 9). Od vegetace je nutno odlišovat flóru (květenu) určitého území, která představuje inventář druhů (resp. dalších taxonů) bez ohledu na jejich seskupení do společenstev. Jako vegetační kryt (vegetace v širokém smyslu) bývá označován soubor všech rostlinných porostů území, včetně těch, které vytvořil člověk.

3.1 Rostlinné společenstvo – fytocenóza

Ve vhodných životních podmínkách se rostliny samovolně rozmnožují či rozrůstají a díky svým rozšiřovacím schopnostem postupně osídluje dostupný prostor (obr. 1). Po určité době vytvoří porost, který tento prostor víceméně souvisle vyplňuje. Hustota populací přítomných druhů přitom stoupá až po určitou mez, kdy se složení a struktura porostu stabilizuje a porost dosáhne určité stejnorodosti. Takové porosty jsou označovány jako rostlinná společenstva (v konkrétním smyslu) neboli fytocenózy.

Výraz rostlinné společenstvo však bývá užíván i v abstraktním smyslu, a to ve smyslu vegetační jednotky (většinou bez určitého ranku). Výraz cenóza znamená společenstvo (od řeckého koinos = společný) a lze jej užít obecně pro společenstvo kterýchkoliv organismů. Předponou lze blíže určit o jaké společenstvo jde; např. fytocenóza – rostlinné společenstvo, mykocenóza – společenstvo hub, zoocenóza – společenstvo živočichů. Část společenstva tvořená organismy určité taxonomické skupiny je označována jako taxocenóza (VAN DER MAAREL 1965); např. mykocenóza – společenstvo hub, malakocenóza – společenstvo měkkýšů.

Fytocenózu lze tedy definovat jako jednu nebo několik druhových populací rostlin (především autotrofních), které společně víceméně stejnoměrně osídluje určité životní prostředí na Zemi, jehož abiotické vlastnosti jim umožňují se v něm samovolně udržovat vlastní množivostí, a které díky vzájemnému působení mezi rostlinami a prostředím a mezi jedinci uvnitř téže druhové populace, popř. mezi populacemi různých druhů, dosahují určité dynamické rovnováhy.



Obr. 1. Okraj společenstva s *Typha angustifolia* pronikající do rybníka Nesytu na j. Moravě (foto Š. Husák).

Výraz populace je zde užit v cenologickém smyslu (cenotické populace či ceno-populace — RABOTNOV 1978: 149), tj. pro soubor jedinců určitého druhu (popř. vnitrodruhového taxonu) žijících společně v určitém prostoru.

Určitá populace je v daném prostředí schopna dosáhnout pouze určitou maximální hustotu, která závisí na nosné kapacitě prostředí a velikosti dospělých jedinců. Přitom se mezi populací a prostředím vytváří mechanismus zpětné vazby, který nastoluje v populaci dynamickou rovnováhu zajišťující jak nepřetržité sebeobnovování populace, tak udržování její hustoty poblíž maximální možné hodnoty (viz 4.1.1). Tento mechanismus je řízen množivostí druhu v daných podmínkách a vnitrodruhovou konkurencí.

Konkurence (kompetice) je antagonistický vztah mezi jedinci podobných nebo alespoň se překrývajících ekologických nároků, který se projevuje jako soutěž o prostor, světlo, vodu a živiny. Vnitrodruhová konkurence vyvolává samozdřevování populace, stoupne-li její hustota nad nosnou kapacitu prostředí (např. při dospívání lesních mlazin), a přirozená množivost zajišťuje doplnění populace, klesne-li její hustota pod tuto hodnotu. Tím je dosahováno nejen určité stability, nýbrž i stejnorodosti porostů.

Obr. 2. Polycenóza květnaté krkonošské louky (foto J. Štursa).



Fytocenózy se skládají většinou z populací několika druhů (polycenózy — obr. 2), jimž dané prostředí vyhovuje. V extrémních podmínkách, které vyhovují jen jedinému druhu, se lze setkat s jednodruhovými fytocenózami (monocenózami — obr. 3). Již v monocenóze vytvářejí interakce mezi rostlinnými jedinci a prostředím a mezi jedinci navzájem biologicko-ekologický systém schopný autoregulace (homeostáze) díky zmíněnému mechanismu zpětné vazby. V polycenózách přistupují jako další regulační mechanismy mezidruhové interakce, z nichž se nejvýznamněji uplatňuje: 1. mezidruhová konkurence, 2. modifikace prostředí určité rostlinné populace jinou populací (či populacemi).

V mezidruhové konkurenci vede úspěch a expanze populace určitého druhu k ústupu až zániku populací jiných druhů. Konkurence působí často prostřednictvím prostředí, tj. snížením nosné kapacity prostředí pro určitý druh; např. živiny či voda intenzivněji odčerpávané populací určitého druhu se stávají hůře dostupné pro populaci jiného druhu. Úspěch určitého druhu v mezidruhové konkurenci závisí na jeho konkurenčních schopnostech, jež jsou určeny rychlostí využívání zdrojů prostředí (vody, živin), rychlostí tvorby biomasy, její dynamikou a způsobem rozložení (vzrůstovou formou). Mezi druhy s podobnou konkurenční schop-



Obr. 3. Monocenóza *Salicornia arabica* na slaniskách u Oranu, Alžírsko (foto J. Moravec).



Obr. 4. Mechy a lišejníky využívají komplementárně prostor mezi trsy *Festuca ovina* (foto J. Moravec).



Obr. 5. Časově komplementární jarní aspekt lužního lesa (foto J. Moravec).

ností a vzrůstovou formou vytváří mezidruhová konkurence jakožto oboustranně působící vztah dynamickou rovnováhu, aniž by jeden z druhů byl vždy zcela potlačen. Jelikož se ekologické konstituce jednotlivých druhů zcela nekryjí, může tato dynamická rovnováha kolísat v závislosti na kolísání podmínek prostředí; např. vlhká léta podporují expanzi vlhkomilnějších druhů, suchá léta expanzi druhů odolnějších vůči suchu.

Populace jednotlivých druhů nevyplňují ani při plném zápoji osídlený prostor beze zbytku. Prostor mezi jejich jedinci bývá osídlen rostlinami drobnějšího vzrůstu, které komplementárně využívají dané prostředí (obr. 4). Kromě prostorově komplementárních druhů se lze v některých společenstvech setkat i s časově komplementárními druhy (WALTER 1979: 92, GRUBB 1977), které vytvářejí nadzemní orgány v odlišných úsecích vegetačního období; příkladem mohou být jarní efemeroidy středoevropských opadavých lesů (obr. 5), jako např. dymnivka dutá (*Pistilochia cava*) apod. (viz též 4.4.2 a 4.5).

Ve strukturně složitějších fytocenózách se setkáváme s jednostranným působením určité druhové populace nebo několika populací na jinou (jiné), aniž by docházelo k rovnocennému opačnému působení, a to modifikací původního abiotického prostředí, které se tak přetváří na vnitřní prostředí fytocenózy. Například stromové patro lesní fytocenózy ovlivňuje jako celek populace nižších pater modifikací kli-

matických faktorů (viz 8.2.8). Modifikace prostředí může být pro některé druhy nepříznivá, takže jejich populace ustupují (např. potlačení světlomilných druhů v zástínu stromového patra — obr. 6) — pak jde o amenzalismus; pro jiné druhy může být příznivá — pak jde o komenzalismus (např. ochrana vlhko- a stínomilných druhů před přehřátím a nadměrnou transpirací ve stínu stromového patra). Lze se setkat i s kombinací mezidruhové konkurence a mezidruhovým působením prostřednictvím modifikace prostředí; např. stromové patro lesa podporuje zástínem rozvoj stínomilných bylin, avšak omezuje jejich růst kořenovou konkurencí o vodu a živiny.

Rostlinná společenstva podobného druhového složení se v určitém území vyskytují opakovaně v podobných životních podmínkách a jsou nápadná přítomností určitých skupin druhů, vykazujících užší korelaci společného výskytu (HEGG 1965). Vznik porostů podobného druhového složení zajišťují dva mechanismy výběrů druhů z dané flóry: první výběr uskutečňují podmínky prostředí, druhý, konečný výběr je výsledkem mezidruhových interakcí (BURRICHTER 1964: 5).

Určité prostředí mohou osídlovat pouze druhy, jejichž ekologické konstituci



Obr. 6. Ovlivnění světelného režimu bylinného patra stromovým patrem (foto J. Moravec).

podmínky daného prostředí vyhovují. Avšak ne všechny z těchto druhů obstojí v porostu, který se v tomto prostředí vytvoří. Mezidruhové interakce některé druhy z porostu vyloučí a naopak jiným umožní se v něm usídlit.

Za charakteristické vlastnosti fytocenózy jsou pokládány: 1. stejnorodost, 2. stabilita, 3. dynamická rovnováha mezi rostlinnými populacemi a prostředím a mezi populacemi navzájem.

1. Stejnorodost (homogenita) fytocenóz není absolutní; je chápána jako opakování druhového složení (a struktury) po celé ploše osídlené fytocenózou (i když s určitým kolísáním). Proto se fytocenózy jeví jako stejnorodější úseky vegetace odlišitelné od přechodných zón, v nichž se druhové složení jednosměrně mění.

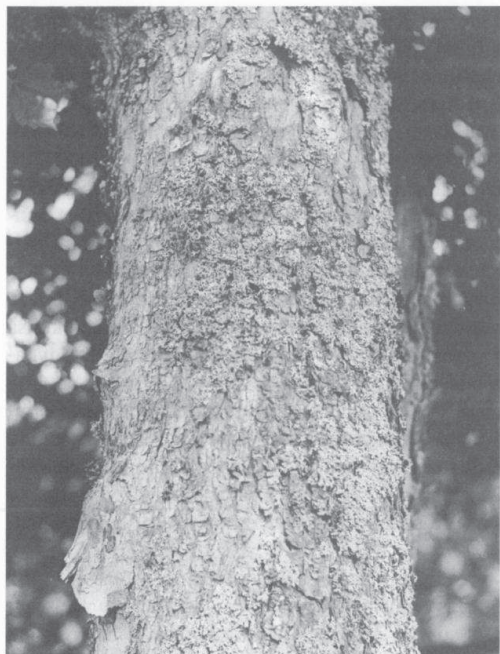
2. Stabilita fytocenóz vůbec neznamená jejich absolutní neměnnost, nýbrž pouze relativní stálost za daných životních podmínek. Přitom druhové složení kolísá kolem určitého průměru v čase v závislosti na kolísání podmínek prostředí a dynamice přítomných druhových populací.

3. Dynamická rovnováha mezi rostlinnými populacemi a prostředím a mezi populacemi navzájem je výsledkem interakcí a působení zpětných vazeb mezi těmito složkami. Systém těchto zpětných vazeb propůjčuje fytocenóze schopnost autoregulace (homeostáze), z níž vyplývá jak stejnorodost a stabilita fytocenózy, tak určitá odolnost proti narušení (rezistence) a schopnost regenerace po narušení (resilience).

Ne každý porost rostlin v přírodě je považován za rostlinné společenstvo či fytocenózu. Někteří autoři nepovažují za rostlinná společenstva porosty zcela vytvořené člověkem (vysetím či výsadbou) a rovněž náhodně vzniklá heterogenní seskupení rostlin. Porosty s dosud nestabilizovaným druhovým složením bývají označovány jako procenózy (BYKOV 1967: 115–116); většinou představují vývojová stadia fytocenóz. Rovněž nezapojené porosty, v nichž rostlinní jedinci na sebe nepůsobí, nebývají považovány za fytocenózy; jako první je od pravých společenstev (fytocenóz) odlišil ALJECHIN (1926) a označil je výrazem „Pflanzensiedlung“ („rostlinné osídlení“). Jsou-li však tyto porosty stabilizovány prostředím, pak je někteří autoři považují za rostlinná společenstva. Nezapojenost porostů nad zemí však ještě neznamená nepřítomnost vzájemného působení rostlin v kořenovém prostoru (WALTER 1964).

Rostlinná společenstva osídľují různé typy prostředí na povrchu Země a jsou na zemský povrch fixována. Za fytocenózy však nutno považovat i populace vodních řas volně se vznášejících ve vodě. Populace epifytických rostlin osídľujících povrch jiné rostliny (zpravidla dřeviny — obr. 7) nebývají považovány za samostatné fytocenózy; jde o dílčí cenózy (merocenózy — viz 4.5), které osídľují dílčí prostředí (merotopy), vytvořené dřevinami fytocenózy; tato dílčí prostředí však nepředstavují životní prostředí dané fytocenózy.

Názory na povahu rostlinných společenstev (fytocenóz), resp. vegetace, prošly vývojem, počínajícím v prvním desetiletí 20. stol., a polarizovaly se do dvou pojetí: integrovaného a individualistického (např. MORAVEC 1989).



Obr. 7. Lišejníková merocenóza na kmeni stromu (foto J. Moravec).

CLEMENTS (1916a) považoval klimaxové rostlinné společenstvo (v orig. „klimaxová formace“) za dospělý komplexní organismus a sukcesi za jeho vývoj. Jeho názory byly dalšími autory označeny jako „organismální“ pojetí. Toto označení však bylo později použito v mnohem širším smyslu, a to autory, kteří rostlinné společenstvo považují za organizovaný systém, a též pro období klasifikace rostlinných společenstev a rostlin.

GLEASON (1917, 1926) v odpovědi na Clementsovy názory položil základy individualistického pojetí rostlinných společenstev, které je považuje za pouhou koexistenci populací navzájem nezávislých a individualisticky se chovajících druhů a nikoliv za přírodní celky (entity) jako takové. Gleason zastával též názor, že vegetační jevy mohou být redukovány na jevy odehrávající se u rostlinných jedinců (redukcionistický přístup). Principy individualistického pojetí rostlinných společenstev formuloval nezávisle na Clementsových a Gleasonových pracích RAMENSKIJ (1924) v třech pravidlech: (1) pravidlo kontinuity vegetačního krytu, (2) pravidlo ekologické (a chorologické) individuality druhů, (3) pravidlo mnohorozměrnosti variability vegetačního krytu. RAMENSKIJ (l. c.: 6) na rozdíl od Gleasona uznává, že uvedená pravidla nejsou v rozporu s existencí zákonitých, vnitřně spjatých cenóz, jejichž členové vstupují do vzájemných cenobiotických vztahů.

Nutno však poznamenat, že jak Ramenskij, tak pozdější američtí autoři (např. WHITTAKER 1967) opírali své názory na vegetační kontinuum o hojnější, popř. převládající druhy (pravidlo kvantity — RAMENSKIJ 1924), které vykazují široké a navzájem se překrývající ekologické amplitudy (obr. 8).

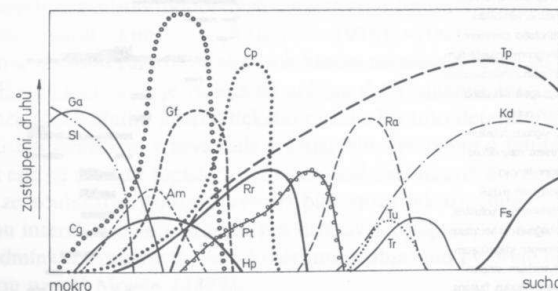
Integrované pojetí fytocenóz vzniklo jako odpověď na nedostatky jak pojetí organismálního, tak i individualistického. Základy položil TANSLEY (1920), který považoval rostlinné společenstvo za organickou entitu integrovanou dynamickou rovnováhou konkurenčních vztahů mezi jedinci druhu a různých druhů. Odmítl však ztotožnění s organismem, a proto je označil výrazem „quasi-organismus“ („jakoby organismus“). Později TANSLEY (1935) nahradil výraz quasi-organismus termínem ekosystém, do jehož rámce zahrnul kromě rostlinného společenstva všechny další živé složky a tu část prostředí, s níž jsou biologické složky v interakci. Integrované pojetí vyjádřil stručně WESTHOFF (1972: 5) v těchto bodech:

1. Fytocenózy jsou funkčními celky, které představují více než pouhý součet jednotlivých složek vybraných abiotickým prostředím.

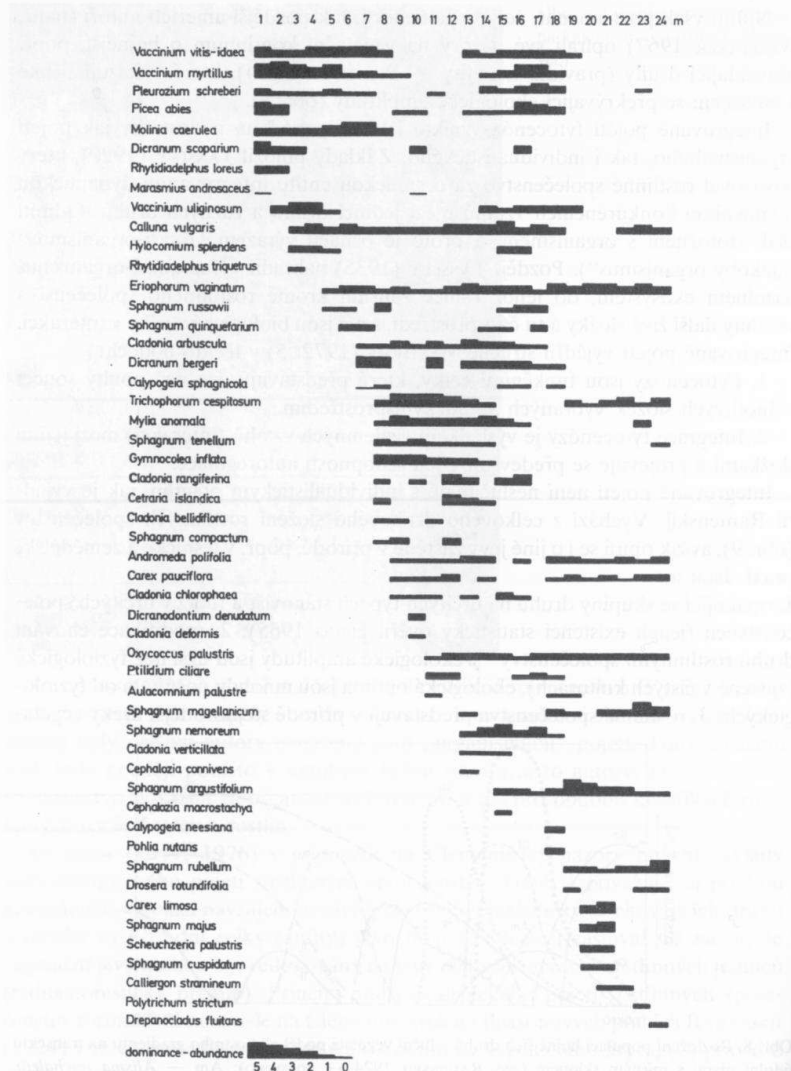
2. Integrace fytocenózy je výsledkem vzájemných vztahů (interakcí) mezi jejími složkami a projevuje se především v její schopnosti autoregulace.

Integrované pojetí není neslučitelné s individualistickým pojetím, jak je vyjádřil Ramenskij. Vychází z celkového druhového složení rostlinných společenstev (obr. 9), avšak opírá se i o jiné jevy zjištěné v přírodě, popř. v lesnické a zemědělské praxi. Jsou to:

1. opakující se skupiny druhů na určitých typech stanovišť a tudíž v určitých společenstvech (jejich existenci statisticky ověřil HEGG 1965); 2. modifikace chování druhů rostlinnými společenstvy — ekologické amplitudy jsou užší než fyziologické (zjištěné v čistých kulturách), ekologická optima jsou mnohdy posunuta od fyziologických; 3. rostlinná společenstva představují v přírodě stejnorodější úseky vegeta-



Obr. 8. Rozložení populací hojnějších druhů v luční vegetaci podél vlhkostního gradientu na transektu údolní nivou s mírným sklonem (sec. RAMENSKIJ 1924 — upraveno): Am — *Alisma micchaletii*, Cg — *Carex gracilis*, Cp — *Caltha palustris*, Fs — *Festuca sulcata*, Ga — *Glyceria aquatica*, Gf — *Glyceria fluitans*, Hp — *Heleocharis palustris*, Kd — *Koeleria delavignei*, Pt — *Poa trivialis*, Ra — *Ranunculus acer*, Rr — *Ranunculus repens*, Sl — *Scirpus lacustris*, Tp — *Trifolium pratense*, Tr — *Trifolium repens*, Tv — *Taraxacum vulgare*.



Obr. 9. Rozložení populací všech druhů na transektu od minerotrofního okraje k ombrotrofnímu středu rašeliníště Hirschbäder Moor v Černém lese (sec. B. et K. DIERSSEN 1984 — upraveno).

ce, mezi nimiž se mohou nalézat relativně výrazné hranice (např. mezi 7 a 8 m na obr. 9) nebo přechodné zóny.

3.2 Biocenóza

Fytocenózy neexistují v přírodě samy o sobě, nýbrž jako složky (subsystémy) biocenóz. V biocenóze přistupuje ještě zoocenóza a složky půdních mikroorganismů (bakteriocenóza a mykocenóza). Fytocenóza bývá označována jako složka producentů, zoocenóza jako složka konzumentů, bakteriocenóza a mykocenóza jako složka dekompozitorů či destruentů (méně vhodně jako reducenti). Fytocenóza představuje v biocenóze první energetickou bránu (MARGALEF 1968) schopnou vázat sluneční energii a přeměňovat anorganické látky v látky organické. Fytocenóza tak vytváří první trofickou hladinu (TISCHLER 1955: 27), na níž závisí ostatní trofické hladiny biocenózy. U suchozemských a pobřežních biocenóz tvoří fytocenóza pevnou kostru, která váže biocenózu na zemský povrch, a vytváří též dílčí prostředí (merotopy — např. kmeny a koruny stromů) pro dílčí společenstva (merocenózy — MÖRZER BRUINS 1947; viz 4.5). Proto v těchto biocenózách hraje fytocenóza rozhodující a klíčovou roli.

Zatímco fytocenóza tvoří v biocenóze relativně jednotitou složku, představují zoocenóza, bakteriocenóza a mykocenóza většinou soubory merocenóz, vázaných na různá dílčí prostředí jak v půdě, tak v nadzemním prostoru fytocenózy.

V biocenóze se uskutečňuje koloběh látek za využití toku energie vázané fytocenózou ze slunečního záření. Vztahy mezi jednotlivými složkami biocenózy jsou především vztahy trofické. Tyto vztahy sjednocují fytocenózu, soubor živočišných merocenóz a mikrobiálních merocenóz v autonomní funkční celek. Proto lze v biocenóze kromě dílčích společenstev a strukturně ekologických složek (synuzií — viz 4.5), tvořených organismy podobných vrůstových forem a podobných ekologických nároků, rozlišit i konzorcie (RABOTNOV 1978); vytvářejí se z organismů různých forem a většinou různých trofických hladin na základě trofické nebo topické závislosti. Každá konzorcie je vázána na určitou determinantu, kterou je populace, popř. jedinec autotrofního neepifytického druhu. Na tuto determinantu je vázáno několik okruhů konzortů: v první řadě fytoparaziti, symbionti a fytofágové (vázaní troficky) a epifyti (vázaní topicky), v druhé řadě masožravci a zooparaziti.

To, co ze souboru organismů vytváří biocenózu jakožto integrovaný funkční systém, jsou interakce uvnitř přítomných druhových populací i mezi nimi v závislosti na podmínkách prostředí. Toto kritérium je obsaženo i v první definici biocenózy, kterou navrhl MÖBIUS (1877).

Mezidruhové interakce jsou velmi mnohotvárné a ne všechny mají stejný význam pro utváření a existenci biocenóz. Působení mezi populacemi dvou druhů může být kladné nebo záporné pro oba druhy nebo jen pro jeden z nich, anebo kladné pro jeden druh a záporné pro druhý; v biocenóze mohou existovat i druhové populace bez vzájemných interakcí (tab. 1).

Tab. 1. Typy mezidruhových vztahů (např. LEMÉE 1967)

Druh A	Druh B	Označení vztahu
+	+	mutualismus, kooperace, symbióza
—	—	konkurence (v užším smyslu)
0	0	neutralismus
+	0	komenzalizmus (sem náleží epifytismus)
—	0	amenzalizmus, antibióza (sem náleží alelopatie)
+	—	parazitismus, predace, vztah býložravce a konzumované rostliny

Pozn.: Termín konkurence bývá používán i v širším smyslu, tj. i pro případ amenzalizmu. Termín komenzalizmus je některými autory užíván v odlišném smyslu, např. BRAUN-BLANQUET (1964) jím označuje vztah nezávislých organismů společně využívajících životní prostředí a vstupujících do konkurence.

Vysvětlivky: + kladný vliv, — záporný vliv, 0 bez vlivu.

Pro utváření druhového složení a prostorové struktury biocenózy jsou rozhodující: konkurence uvnitř druhových populací i mezi populacemi, modifikace prostředí či vytváření dílčích prostředí určitými druhovými populacemi (sem patří komenzalizmus a amenzalizmus), jak již bylo uvedeno u fytoocenózy, a konečně trofické vztahy, jako jsou vztahy mezi býložravci a konzumovanými rostlinami a mezi dravci a jejich kořistí (predace), které organizují biocenózu do jednotlivých trofických hladin (např. TISCHLER 1955).

Biocenózu lze definovat jako soubor populací organismů, které společně víceméně stejnoměrně osídlují určité abiotické prostředí na Zemi a díky interakcím s prostředím, uvnitř populací i mezi nimi dosahují dynamické rovnováhy a autoregulační schopnosti, která zajišťuje jejich relativní stabilitu v daných životních podmínkách.

Pojem biom (CLEMENTS 1916b) je vymezen podobně, a to jako rostlinné společenstvo určité fyziognomie (tj. formace v konkrétním smyslu) spolu s živočišnou složkou. Jelikož Clements používal výraz formace pro klimaxová společenstva (viz 10.3), jsou termínem biom označovány hlavní klimazonální biocenózy, např. tropický deštný les, savana, step, tajga apod.

3.3 Životní prostředí

Životní prostředí — definováno obecně — je fyzický prostor, jehož vlastnosti umožňují a ovlivňují život určitého organismu, populace či cenózy (též ZACHAR 1974). Jelikož vlastnosti životního prostředí působí na organismy či cenózy z vnějšku, mluví se též o vnějším prostředí. Uvedená definice zahrnuje nesmírně širokou škálu typů životního prostředí — od lateritů tropů (s deštnými pralesy) po sněžná pole velehor (s kryofilními řasovými cenózami), od hlubokomořských propadlin

(s hlubokomořskými živočichy) po tělní dutiny jiných organismů (např. se střevními bakteriocenózami) a až po lidská sídla.

Fytoocenózy osídlují různé typy prostředí na Zemi, které lze rozlišit na dvě zásadně odlišné kategorie: na suchozemské (terestrické) a vodní (hydrické) (obr. 10). Suchozemské prostředí se skládá z mobilní atmosféry a víceméně pevné pedosféry či litosféry. Čistě vodní prostředí je tvořeno pouze hydrosférou. Na styku vod a souší se vytvářejí přechodné typy prostředí — terestricko-hydrické, v nichž se kombinuje pedosféra (či litosféra) a hydrosféra, popř. i atmosféra.

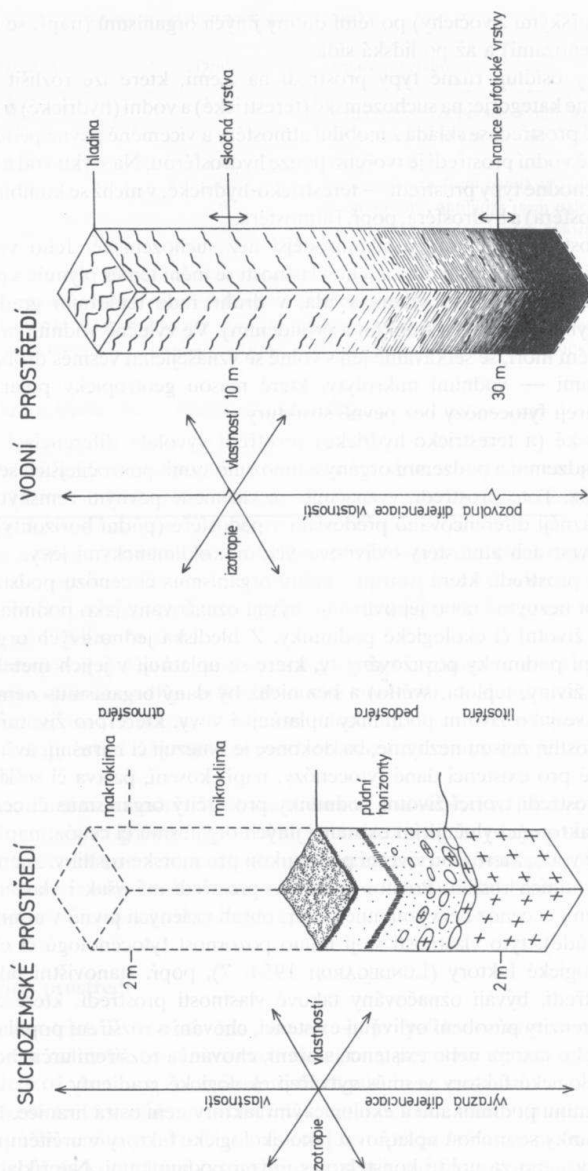
Vodní prostředí je mnohem stejnorodější než suchozemské. Jeho vertikální diferenciaci je relativně pozvolná a jeho vlastnosti se mění téměř plynule s přibývajícím hloubkou (především úbytkem světla, v druhé řadě teplotním gradientem, rušením pohybem vody — vlnobitím a prouděním). Ve výlučně vodním prostředí, např. ve volném moři, se setkáváme jen s volně se vznášejícími vesměs drobnohlodnými rostlinami — vodními mikrofyty, které nejsou geotropicky polarizovány a které vytvářejí fytoocenózy bez pevné struktury.

Suchozemské (a terestricko-hydrické) prostředí vyvolalo diferenciaci rostlinných těl na nadzemní a podzemní orgány a umožnilo vznik pokročilejších sedentárních fytoocenóz. Toto prostředí, vyznačující se víceméně pevným zemským povrchem, je výrazněji diferencováno především v pedosféře (půdní horizonty), méně v přilehlých vrstvách atmosféry ovlivňovaných mikroklimatickými jevy.

Vlastnosti prostředí, které jsou pro určitý organismus či cenózu podstatné, tj. pro jeho život nezbytné nebo jej ovlivňují, bývají označovány jako podmínky prostředí, popř. životní či ekologické podmínky. Z hlediska jednotlivých organismů jsou za životní podmínky považovány ty, které se uplatňují v jejich metabolismu (např. voda, živiny, teplota, světlo) a bez nichž by daný organismus nemohl žít. U fytoocenóz se jako životní podmínky uplatňují i vlivy, které pro životní funkce přítomných rostlin nejsou nezbytné, ba dokonce je omezují či narušují, avšak které jsou nezbytné pro existenci dané fytoocenózy, např. kosení, pastva či sešlapávání. Vlastnosti prostředí tvořící životní podmínky pro určitý organismus či cenózu se mohou stát faktorem vylučujícím existenci jiných organismů či cenóz; např. obsah solí v mořské vodě, které jsou životní podmínkou pro mořské rostliny, znemožňuje život sladkovodních rostlin. Prostor životního prostředí má však i vlastnosti pro život organismů či cenóz bezvýznamné (např. obsah vzácných plynů v atmosféře či křemene v půdě); tyto vlastnosti stojí mimo pozornost fytoocenologů či ekologů.

Jako ekologické faktory (LUNDEGÅRDH 1954: 7), popř. stanovištní faktory či faktory prostředí, bývají označovány takové vlastnosti prostředí, které změnou kvantity či intenzity působení ovlivňují existenci, chování a rozšíření populací nebo jedinců určitého taxonu nebo existenci, složení, chování a rozšíření určitého společenstva. Ekologické faktory vesměs vytvářejí ekologické gradienty.

Mezi životními podmínkami a ekologickými faktory není ostrá hranice. Některé životní podmínky se mohou uplatňovat jako ekologické faktory v určitém rozmezí jejich kvantity nebo za určité konstelace s jinými podmínkami. Například obsah



Obr. 10. Schematické znázornění suchozemského a vodního prostředí (J. Moravec).

vody v půdě působí jako ekologický faktor a vytváří ekologický gradient od naprostého nedostatku vody až po vznik vodního prostředí. Ve vodním prostředí voda sama ekologický gradient nevytváří, zůstává však nezbytnou životní podmínkou pro vodní organismy a jejich společenstva. Některé ekologické podmínky či faktory se uplatňují opakujícími se režimy změn v určitém časovém období (např. roční teplotní režim, denní světelný režim apod.).

Termín biotop označuje prostředí určité cenózy či organismu zahrnující jak abiotické (neživé), tak biotické (živé) faktory. Soubor abiotických faktorů (či podmínek) je nazýváno termínem ekotop (POGREBNJAK et al. 1944 ex SVOBODA 1952: 30, WALTER 1979: 91); člení se na klimatop (soubor klimatických faktorů) a edafotop (soubor edafických faktorů). Termínu biotop odpovídá výraz stanoviště, který však bývá ve fytoocenologii používán i ve smyslu pojmu ekotop. Od stanoviště, jakožto ekologického pojmu, je nutno odlišovat pojem naleziště, který označuje místo výskytu (lokalitu) určitého společenstva nebo taxonu.

Jako biotické faktory je označováno působení organismů na určitý organismus, populaci nebo cenózu (např. OZENDA 1982: 86); sem je zahrnována vnitro- a mezidruhovná konkurence, zoogamie a zoochorie, trofické vztahy mezi organismy, symbióza, působení člověka a domácích zvířat. Pokud se tato působení odehrávají mezi členy určité fytoocenózy či biocenózy, nelze je považovat za působení vnějšího prostředí, nýbrž za interakce uvnitř fytoocenózy či biocenózy. Většinou pouze působení člověka a domácích zvířat představuje pro fytoocenózu působení vnějších faktorů, které lze vhodněji označit jako antropo-zoogenní faktory (BRAUN-BLANQUET 1964: 474). Člověk umožnil odlesnění krajiny vznik nových nelesních fytoocenóz: jsou to fytoocenózy luk a pastvin, plevelové fytoocenózy polí (agropytoocenózy), ruderální fytoocenózy a fytoocenózy, které se vytvářejí v lesních kulturách (kulticenózy). Tyto fytoocenózy bývají označovány jako náhradní či sekundární — na rozdíl od původních či zcela přirozených čili primárních fytoocenóz.

3.4 Ekosystém

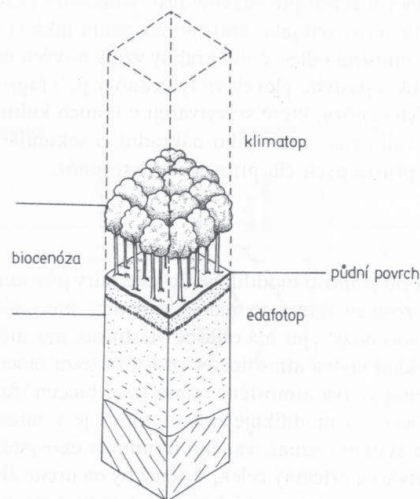
Biocenóza svou životní činností modifikuje do jisté míry původní vlastnosti abiotického prostředí v prostoru, který se nalézá „uvnitř“ biocenózy. Tím se vytváří „vnitřní prostředí biocenózy“, jež má odlišné vlastnosti, než mělo původní abiotické prostředí. Například vrstva atmosféry v prostoru lesní biocenózy vykazuje jiné mikroklima než stejná vrstva atmosféry mimo lesní biocenózu. Části abiotického prostředí, které biocenóza modifikuje nebo s nimiž je v interakci, se tak stávají složkami funkčního systému označovaného termínem ekosystém. Biocenóza a její prostředí však nevytvářejí příčinný celek, v němž by na určité životní prostředí byla vázána vždy biocenóza téhož typu (úzkou korelací by bylo možno očekávat jen v malých územích s jednotnou flórou a faunou a bez rušivých zásahů člověka ale ani tehdy by to nebyl příčinný vztah).

Ekosystém lze tedy definovat jako funkční systém tvořený biocenózou a tou

částí abiotického prostředí, s níž je biocenóza v interakci. Tento termín zavedl TANSLEY (1935: 229) pro systém „zahrnující nejen komplex organismů, ale též celý komplex fyzických činitelů tvořících to, co nazýváme prostředím biomu — stano-
vištních faktorů v nejširším smyslu“ (překlad z angličtiny). Z Tansleyovy definice by se dalo usuzovat, že zmíněný „komplex organismů“ odpovídá biomu, tj. biocenóze ve fyziognomickém pojetí.

V podobném pojetí, tj. pro funkční systém biocenóza + prostředí zavedl FRIEDERICH (1927) ještě před Tansleyem termín „holocoen“* a později SUKAČEV (1942) termín biogeocenóza.

Termín ekosystém začal být hojněji užíván až v druhé polovině našeho stol., a to v různé šíři — pro biocenózu (les) i synuzii (např. LOOMAN 1976), pro celé jezero, ale i akvárium (ODUM 1959: 11), pro město (DUVIGNEAUD 1980: 289), krajinu (LESER 1976: 31—32) i celou biosféru Země (ELLENBERG 1973: 236). Byla vytvořena i typologie či hierarchie ekosystémů (ELLENBERG 1973). Vzhledem k příliš širokému či nejednotnému užívání termínu ekosystém pokládáme za vhodnější užívat pro ekologický funkční systém biocenózy vázané fytocenózou na pevný zemský povrch termín geobiocenóza, pro vodní biocenózu s volně se vznášející rostlinnou složkou termín hydrobiocenóza a pro ekologické funkční systémy, v nichž převažuje člověk a jeho technika, termín techno-antropocenóza (HADAČ 1982: 11).



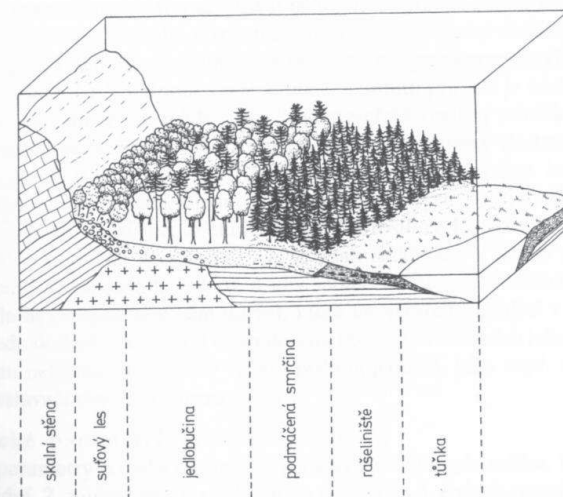
Obr. 11. Schéma prismatického výseku geobiocenózy (J. Moravec).

* Termín „holocoen“ není totožný s geologickým termínem holocén.

Pojem geobiocenóza zavedl SUKAČEV (1942 — v jazykově nevhodném tvaru „biogeocenóza“) zhruba ve vymezení pojmu ekosystém. Ve většině případů však měl autor na mysli suchozemské geobiocenózy (obr. 11). Pro geobiocenózu lze použít jednoduchou definici, kterou navrhli LAVRENKO et DYLLIS (1968: 159): „Geobiocenóza (v orig. biogeocenóza) je ekosystém v hranicích fytocenózy.“ Z toho vyplývá, že geobiocenóza má geografický rozměr, tj. že na povrchu Země zaujímá určitou měřitelnou plochu. Fytocenózy zobrazují mozaiku geobiocenóz, a tím i mozaiku ekotopů určité krajiny, a pomáhají tak vymezit typy krajiny. Soubor geobiocenóz a hydrobiocenóz v krajině představuje funkční systém vyššího řádu — synekosystém.

3.5 Synekosystém

BRAUN-BLANQUET (1964: 6 a 664) definoval synekosystém jako fyziograficky zakrouhlený, makroklimaticky, biocenologicky a biogeneticky jednotný prostor s jeho živým i neživým obsahem. Pro bližší vysvětlení uvádí, že synekosystém zahrnuje četná komplikovaná společenstva organismů, která jsou mnohonásobně spojena jak mezi sebou, tak s anorganickou složkou systému. V určitém synekosystému jsou zahrnuty fytocenózy směřující sukcesí k témuž klimaxu (viz 10.3.3) spolu s živočichy a abiotickými podmínkami a faktory prostředí. Synekosystém odpovídá biogeograficky, geomorfologicky a klimaticky jednotným typům krajiny se stejnou floro-



Obr. 12. Schéma prismatického výseku synekosystému (J. Moravec).

genetickou minulostí. Pro pochopení a vymezení synekosystému přispívají podstatnou měrou vegetační jednotky vymezené fytoocenologicky (BRAUN-BLANQUET 1964: 6).

Tak jako je biocenóza tvořena souborem populací určitých druhů, je synekosystém tvořen souborem určitých geobiocenóz a hydrobiocenóz (obr. 12) zjištěných pomocí klasifikace fytoocenóz. Tento soubor odráží morfologickou a geologickou stavbu krajiny a její klimatické podmínky. O funkčních vztazích a mechanismech uvnitř synekosystému není zatím mnoho známo. Lze předpokládat, že v humidních typech klimatu představuje voda a její pohyb v krajině aktivní faktor, který uskutečňuje určité interakce mezi geobiocenózami (odnos látek z pramenných oblastí a jejich sedimentace v údolích toků apod.). V aridních typech klimatu hraje podobnou roli zřejmě vítr. Je znám i určitý „koloběh“ živočichů mezi geobiocenózami a hydrobiocenózami (např. některé druhy hmyzu s larválním stadiem v hydrobiocenózách žijí v dospělosti v suchozemských geobiocenózách).

Biocenózy vyvolávají svou životní činností sukcese, která v určitém synekosystému směřuje k nivelizaci pestré palety geobiocenóz nástupem jedné nebo několika málo klimaxových geobiocenóz. BRAUN-BLANQUET (1964: 664) proto ztotožňuje z vegetačního hlediska synekosystém s klimaxovým komplexem (viz 10.3.4).

4 SLOŽENÍ A STRUKTURA ROSTLINNÉHO SPOLEČENSTVA

Jako složení rostlinného společenstva (floristické složení) je označován jmenovitý inventář druhů (popř. i nižších taxonů), z jejichž populací je společenstvo složeno. Termín struktura společenstva označuje prostorové uspořádání jedinců jednotlivých druhových populací. Tato struktura vyplývá z druhového složení společenstva, není jím však jednoznačně určena.

4.1 Stavební prvky rostlinného společenstva

4.1.1 Druhy a jejich populace

Fyzickými stavebními prvky rostlinného společenstva jsou rostlinní jedinci (individa) patřící k jednotlivým zastoupeným druhům. Jedinci určitého druhu, kteří jsou schopni se rozmnožovat a tím zajišťovat přítomnost daného druhu ve společenstvu, tvoří jeho populaci. U druhů s vegetativním rozmnožováním zůstávají nové prýty na čas spojeny s mateřskou rostlinou a vytvářejí tak polykormony (PENZES 1960), u nichž lze obtížně rozhodnout, co je jedinec. V tomto případě je účelné považovat nové prýty za jedince jen tehdy, jsou-li od mateřské rostliny natolik vzdáleny, že v meziprostoru mohou růst jiné rostliny, a jsou-li zakořeněny vlastním kořenovým systémem (např. RABOTNOV 1978: 166). Naopak trsnatou rostlinu, která s bočními prýty tvoří kompaktní celek s jednotným kořenovým systémem, zaujímající souvisle určitou plochu, na níž proto nemůže růst jiná rostlina, lze považovat za jednoho jedince. V rostlinných společenstvech se však setkáme i s druhy zastoupenými ojedinělými jedinci. Jsou to jednak druhy společenstvu cizí, náhodně v něm vzešlé a zpravidla neschopné se v něm udržet, které nevytvářejí populaci v pravém slova smyslu, jednak druhy, které ani ve společenstvech odpovídajících jejich ekologickému optimu nebývají zastoupeny větším počtem jedinců, jako např. některé druhy z čeledi vstavačovitých či zárazovitých.

1. Statické parametry druhové populace

Statické parametry populace vyjadřují její stav v určitém okamžiku. Jsou to: 1. počet individuí, 2. zaujatý prostor či biomasa populace, 3. způsob rozmístění (repartice) individuí v prostoru (disperze), 4. věková či velikostní struktura, 5. růstové spektrum (resp. skladba) populace.

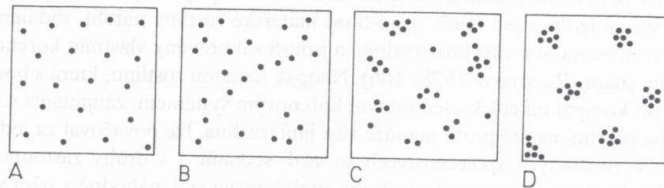
Počet jedinců v populaci (abundance) určitého druhu zpravidla nebývá uváděn v podobě absolutního čísla, nýbrž stupněm hojnosti nebo jako hustota (viz str. 73–75).

Prostor zaujatý populací určitého druhu se vyjadřuje buď procentem pokryvnosti (ve vertikální projekci), nebo přesněji hmotností sušiny (nadzemní) biomasy na jednotku plochy (1 m², resp. 1 ha), řidčeji prostorem, který zaujímá biomasa populace na jednotce plochy (resp. prostoru).

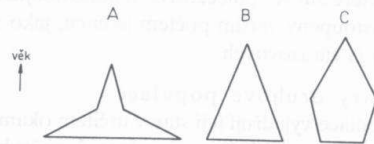
Disperze populace vyjadřuje způsob rozmístění jedinců v prostoru nebo na ploše. Jsou rozlišovány tři základní případy jednoduché disperze populace (obr. 13): rovnoměrná (A), náhodná (B), shlukovitá (C) (mezi nimi mohou existovat přechody). Shlukovitá disperze může vytvářet složenou disperzi, v níž shluky individuů mohou být rozmístěny rovnoměrně (D), náhodně nebo shlukovitě.

Věková struktura populace představuje zastoupení počtu jedinců v jednotlivých věkových třídách. Věková struktura populace se zobrazuje pomocí tzv. „věkových pyramid“ (obr. 14).

Růstové spektrum populace (URANOV ex RABOTNOV 1978: 149) zobrazuje rozdělení jedinců populace do tzv. růstových skupin. RABOTNOV (l. c.) člení životní cyklus víceletých rostlin rozmnožujících se semeny na čtyři období, jimiž charakterizuje zmíněné růstové skupiny: 1. období prvotního klidu (jedinci ve stavu klíčivých semen), 2. období mladosti (virgální jedinci — od vyklíčení do začátku pohlavního rozmnožování), 3. období dospělosti (generativní jedinci), 4. období stáří (senilní jedinci). U některých druhů nebývají všechna období zastoupena (u monokarpických rostlin chybí období stáří), u jiných vstupuje do období mladosti a dospělosti období (i několikaleté) druhotného klidu (rostliny přežívají v podobě podzemních orgánů). Jedinci jednotlivých růstových skupin se mohou lišit



Obr. 13. Příklady disperze populací (sec. WHITTAKER 1970 — upraveno).



Obr. 14. Příklady věkových pyramid populací: A — s vysokým podílem, B — se středním podílem, C — s nízkým podílem mladých jedinců (sec. ODUM 1977 — upraveno).

v ekologických nárocích, resp. odolnosti (např. virgální jedinci některých dřevin snášejí zastínění, zatímco generativní nikoliv).

Věková struktura a růstové spektrum populace vytrvalého druhu zrcadlí její dynamiku a umožňuje vytvořit si obraz o její minulosti a předpovědět její budoucnost.

2. Dynamické parametry druhové populace

Populace určitého druhu v rostlinném společenstvu není statická. Její četnost či hustota kolísá v závislosti na regeneračních cyklech i na fluktučních změnách stanovištních podmínek (např. vlhkosti) v průběhu let a rozmístění jedinců se plynule mění odumíráním starých a vznikem mladých jedinců. Přitom ve stabilizovaném společenstvu se musí průměrná úmrtnost (mortalita) populací rovnat jejich průměrné množivosti (natalitě).

Růst četnosti jediné populace v prostředí s omezenými zdroji (včetně prostoru — obr. 15) vyjadřuje nejlépe Verhulstova-Pearlova logistická rovnice (např. HARPER 1977: 2):

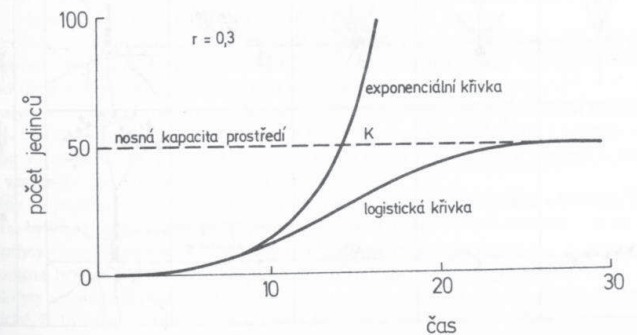
$$dN/dt = rN(K - N)/K,$$

kde růst počtu jedinců (N) za jednotku času (t) závisí na specifické růstové rychlosti (r) a nosné kapacitě prostředí (K — vyjádřené maximálně dosažitelným počtem jedinců). Index r je rozdíl mezi mírou množivosti (b) a mírou úmrtnosti (d): $r = b - d$, přičemž b je vyjádřeno průměrným počtem jedinců vyprodukovaných za jednotku času jedním jedincem; maximální hodnota r_{max} představuje reprodukční (biologický) potenciál určitého druhu.

Růst četnosti určité cenopopulace v polycenóze lze vyjádřit upravenou verzí Lotkovy-Volterrovy konkurenční rovnice (např. VAN HULST 1979: 91):

$$dN_i/dt = r_i N_i (K_i - \sum_j \alpha_{ij} N_j) / K_i, \quad i, j = 1, 2, \dots, n$$

kde α_{ij} je konkurenční koeficient mezi druhy i a j .



Obr. 15. Příklady růstových křivek populací (sec. BARBOUR, BURK, et PITTS 1987 — upraveno).

Uvedené rovnice, označované jako deterministické, platí za podmínek, které ve fytocenózách (zejména terestrických) nebývají splněny. Je to způsobeno jak vlastnostmi populací (jako nerovnocenností jedinců, genotypickou heterogenitou, změnou růstové rychlosti se stárnutím populace, zpomalením odezvy na prostředí), tak fluktuacními změnami nosné kapacity prostředí (např. oscilací klimatických faktorů). To vše může vyvolávat oscilaci maximální hustoty populace, která v polycenózách bývá omezoována nejen nosnou kapacitou prostředí, nýbrž i mezidruhovou konkurencí.

4.1.2 Vzárnstvé formy, životní formy

Populace jednotlivých druhů budují rostlinné společenstvo z těl svých jedinců. Tato těla se liší u jednotlivých druhů velikostí a tvarem a podléhají změnám jak během ontogenetického vývinu jedince, tak sezónním změnám dospělého jedince v průběhu roku (fenofáze). Podle velikosti a tvaru těla (většinou pouze nadzemních orgánů) s přihlédnutím k jeho sezónním změnám vymezili určité morfologické typy rostlin již průkopníci studia vegetace: HUMBOLDT 1806 — Hauptformen, GRISEBACH 1872 — Pflanzenformen, KERNER 1863 — Grundformen; dnes jsou označovány jako vzárstvé formy. Svými vzárstvními formami určují dospělé populace jednotlivých druhů (zejména dominantních) fyziognoimii rostlinného společenstva.

Stromy, keře, byliny a stélkaté rostliny představují čtyři základní kategorie vzárstvných forem nevyžadujících oporu, které rozlišuje i laik. K nim přistupují dvě

Období	TEROFT	GEOFT	HEMIKRYPTOFT	CHAMAEFT	FANEROFT	
vege- tační						semeno
klidu						přetrvá- vající orgány
						krátkodo- bé orgány
						pupeny

Obr. 16. Typy životních forem podle Raunkiaera (J. Jeník).

základní kategorie vzárstvných forem odkázaných na oporu jinými rostlinami, tj. liány a epifytické rostliny.

Myšlenka efarmonie, která ovládala myšlení fytogeografů a ekologů minulého století, vycházela z představy o bezprostředním přizpůsobení rostlinného těla podmínkám prostředí. Na jejím základě byly vymezovány biologické typy rostlin označované jako životní formy. Nejznámější systém životních forem vypracoval RAUNKIAER (1905), který vymezil jednotlivé typy životních forem podle umístění obnovovacích orgánů (pupenů, resp. semen) na rostlině jakožto adaptace na nepříznivé roční období. Tento systém obsahuje pět základních kategorií (obr. 16): 1. fanerofyty — s pupeny v dospělosti více než 30 cm nad zemí, 2. chamaeofty — s pupeny v dospělosti nad zemí nejvýše ve výšce 30 cm, 3. hemikryptofyty — s pupeny na povrchu půdy, 4. kryptofyty (= geofyty) s pupeny pod povrchem půdy, 5. terofyty — jednoleté rostliny přetrvávající nepříznivé období v semenech nebo spórách. Raunkiaerův systém doplnili a rozpracovali BRAUN-BLANQUET (1928) a nověji zejména ELLENBERG et MUELLER-DOMBOIS (1967) tím, že jej zkombinovali s členěním rostlin na vzárstvé formy (tab. 2). IVERSEN (1936) navrhl systém životních forem

Tab. 2. Přehled hlavních životních a vzárstvných forem (sec. BRAUN-BLANQUET 1964 a MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974)

- I — Fanerofyty — obnovovací pupeny v dospělosti nad 30 cm nad zemí; podle výšky lze rozlišit: megafanerofyty — přes 50 m, mezofanerofyty — 5 — 50 m, mikrofanerofyty — (2) 3 — 5 m, nanofanerofyty — pod 2 m; podle vzárstu lze rozlišit: stromy — dřeviny s centrálním kmenem, keře — dřeviny větvené od báze bez centrálního kmene, stonkové sukulenty, travinné a bylinné fanerofyty.
- II — Chamaeofty — obnovovací pupeny nad zemí, nejvýše však 30 cm; podle vzárstu se člení: vzpřímené keřky, poléhavé (špalírové) keřky, polokeřky a chamaeofty polštářové, plazivé, vzpřímené, trsnaté nebo sukulentní.
- III — Hemikryptofyty — obnovovací pupeny na povrchu půdy; podle vzárstu lze rozlišit typy bylinné a travinné resp. hemikryptofyty trsnaté, vzpřímené, růžicovité a poléhavé, popř. plazivé.
- IV — Geofyty — obnovovací pupeny pod zemí; podle vegetačního období můžeme rozlišit: jarní efemeroidy, letní geofyty a geofyty s oddělenou dobou kvetení a olistění; podle vzárstu se člení: geofyty oddenkové, hlízové či cibulkové a geofyty s kořenovými pupeny.
- V — Hydrofity — obnovovací pupeny na vodě nebo pod vodou; rozlišují se: plovoucí hydrofity nezačerněné v půdě, hemikryptofytické hydrofity s obnovovacími pupeny na povrchu dna a geofytické hydrofity s obnovovacími pupeny pod povrchem dna.
- VI — Terofyty — jednoleté rostliny; podle vegetačního období lze rozlišit: jarní, letní nebo podzimní efeméry s krátkým vegetačním obdobím a letní terofyty s vegetačním obdobím v průběhu celé nebo většiny vegetační sezóny; terofyty lze členit podle vzárstu na bylinné a travinné a na terofyty trsnaté, vzpřímené, plazivé, resp. poléhavé a sukulentní.
- VII — Liány — popínavé, resp. ovijivé rostliny; lze rozlišovat liány fanerofytické (dřevnaté, polodřevnaté nebo bylinné), hemikryptofytické, geofytické a terofytické.
- VIII — Epifyty — vyšší neparazitické rostliny osídlující kmene a větve dřevin.
- IX — Stromové hemiparazity — asimilující rostliny parazitující na dřevinách.
- X — Thalofyty — stélkaté rostliny: A. mechorosty — chamaeoftické, hemikryptofytické, terofytické a epifytické, B. lišejníky — keříčkovité, listovité, korovité a epifytické, C. — řasy a sinice (suchozemské) — tvoří terestrické, epilitické a epifytické povlaky.

(hydrotypů) vyjadřující adaptaci rostlin na vodní faktor. Pro vodní a bažinné rostliny vypracoval HEJNÝ (1957) systém životních forem opírající se o přizpůsobení rostlin ke kolísání vodního stavu (tab. 3).

Tab. 3. Přehled typů vodních a bažinných rostlin (sec. HEJNÝ 1957) a jejich závislosti na ekofázích (viz str. 214)

Euhydrofyty — vodní rostliny přizpůsobené hydrofázi a litorální fázi.

Hydrochrofyty — rostliny žijící v hydrofázi, během vývinu procházejí i fází litorální, limózní a terestrickou.

Ochtohydrofyty — většina vývojového cyklu probíhá v litorální a limózní fázi a jen krátce v hydrofázi a terestrické fázi.

Euochtofyty — tvoří reprodukční orgány v litorální fázi; limózní a terestrická fáze trvá dlouho, hydrofáze jen krátce.

Tenagofyty — jsou přizpůsobeny dlouhé fázi litorální a limózní a krátké hydrofázi a terestrické fázi.

Pelochtofyty — jsou vázány na obnažované půdy vodních nádrží a toků; většina vývinu probíhá v limózní fázi po dlouhé hydrofázi a s poměrně krátkou litorální fází.

Pelochtoterofyty — klíčí na hranici limózní a terestrické fáze a žijí většinou v terestrické fázi.

Uliginozofyty — s vývinem většinou v litorální nebo limózní fázi a s kvetením a zráním plodů v terestrické fázi.

Trichohydrofyty — klíčí a vyvíjejí se v terestrické fázi po záplavách.

4.1.3 Fyziologické, ekologické a strategické typy rostlin

Uplatnění určitého druhu v rostlinném společenstvu závisí na fyziologických požadavcích na podmínky prostředí, jež se projevují určitou ekologickou konstitucí daného druhu, která jeví jistou variabilitu v různých částech areálu. Ekologickou konstituci určitého druhu lze definovat rozpětím a optimálními hodnotami jednotlivých ekologických faktorů charakterizujících stanoviště daného druhu v přírodě (viz 8.1.2).

Na ekologické konstituci druhu a jeho vzrůstové (resp. životní) formě závisí jeho chování v rostlinných společenstvech, které je označováno termínem nika („niche“ — ELTON 1927: 63—68) představuje soubor biologických vlastností určitého druhu, které určují jeho místo v prostorové struktuře společenstva, periodicitu jeho populací, způsob využívání zdrojů životního prostředí a způsob interakcí s populacemi ostatních druhů. Druhy podobné ekologické konstituce představující určitý ekologický typ jsou sdružovány do ekologických (resp. socio-ekologických) skupin (DUVIEGNEAUD 1946, ELLENBERG 1950, 1952a).

Prosazení určitého druhu v rostlinném společenstvu závisí jednak na jeho schopnosti tvorby biomasy (tj. na jeho růstu), jednak na jeho odolnosti vůči nepříznivým životním podmínkám a nepříznivému působení ostatních druhů. Tvorba biomasy závisí v prvé řadě na fotosyntéze, která představuje vstup uhlíku a energie do

ekosystému. Podle karboxylačních pochodů, které přitom probíhají, byly rozlišeny tři typy rostlin: 1. C_3 -rostliny (primární produkt karboxylace se třemi atomy uhlíku) dýchají na světle (fotorespirace) — patří k nim takřka všechny druhy mírného klimatu; 2. C_4 -rostliny, které při karboxylaci tvoří postupně sloučeniny se 4 i 3 atomy uhlíku, jsou vesměs vysoce produktivní a mají nízkou fotorespiraci (zahrnují řadu tropických druhů: „tropické trávy“, jako třtina cukrová, kukuřice, aj., ale i některé slanomilné rostliny); 3. CAM-rostliny tzv. sukulentního karboxylačního typu (Crassulacean Acid Metabolism) nejsou příliš produktivní, dovedou však výborně hospodařit vodou v aridních podmínkách (jsou to především tropické a subtropické sukulentní z čeledi *Crassulaceae*, *Opuntiaceae* aj.).

Fyziologické vlastnosti druhu podmiňující jeho produktivitu biomasy a množství, ale i ekologické adaptace na určité životní prostředí, umožňují jeho populacím uplatnit se v určitých společenstvech. Tyto vlastnosti charakterizují typ životní strategie daného druhu. Již RAMENSKIJ (1938 ex RABOTNOV 1978: 143) rozlišil na základě životní strategie populací tři cenotypy, z nichž každý sdružuje druhy se stejným typem životní strategie. K podobnému rozdělení rostlin podle životních strategií dospěl též GRIME (1979), který se opíral o adaptaci vůči zátěži nepříznivými životními podmínkami (stresu) a narušování (disturbanci) biomasy. Grime rozlišil hlavní typy primárních strategií odpovídající třem hlavním cenotypům Ramenského:

1. Konkurenční strategové (C-strategové) odpovídají „violentům“. Jsou to vytrvalé, konkurenčně silné druhy s vysokou energií v tvorbě biomasy, zejména v olistění a kořenovém systému, dosahující velké výšky nadzemních orgánů; vyžadují příznivé podmínky prostředí (nízký stres) a malé narušování.

2. Strategové snášející stres (S-strategové) — „pacienti“ podle Ramenského. Jsou to vytrvalé druhy, schopné odolávat nepříznivým podmínkám, zejména na extrémních stanovištích (např. v arktické zóně, v alpinském a niválním stupni, v pouštích a polopouštích); rostou pomalu, mají nízkou produkci biomasy i dia-spor, jejich listy bývají malé až zcela redukovány (v aridních oblastech) nebo vždy zelené (v chladných oblastech).

3. Ruderální strategové (R-strategové) odpovídají „explerentům“. Tyto rostliny mají nízkou konkurenční schopnost, snášejí však narušování a jsou přizpůsobeny k rychlé expanzi do nově uvolněného prostoru s relativně příznivými podmínkami; jsou to vesměs rychle rostoucí terofyty produkující velké množství semen s vysokou, často mnohaletou klíčivostí, vytvářející v půdě banky semen.

Uvedené typy primárních strategií odpovídají těmto kombinacím zátěže a narušování: 1 — malá zátěž a malé narušování, 2 — velká zátěž a malé narušování, 3 — malá zátěž a velké narušování. Pro kombinaci velké zátěže a velkého narušování nepředpokládá GRIME (l. c.: 8) životaschopnou strategii.

Mezi těmito třemi primárními strategiemi se vytvářejí čtyři typy kombinací či přechodů označovaných jako sekundární strategie: C-S-, C-R-, S-R-, C-S-R-strategové.

4.2 Druhové složení rostlinného společenstva

Druhové složení společenstva znamená jednak inventář přítomných druhů — kvalitativní druhové složení, jednak kvantitativní zastoupení jejich populací — kvantitativní druhové složení.

4.2.1 Počet druhů v rostlinném společenstvu

Počet druhů ve společenstvu se pohybuje od jednoho (monocenózy) po několik desítek druhů (polycenózy). Nejvyšší počet druhů vykazují tropické deštné a mlžné pralesy. Jak však upozorňuje HAEUPLER (1982: 145) pocházejí vysoké počty druhů často z příliš velkých ploch, které zahrnují více typů společenstev z různých stanovišť. Počet druhů ve společenstvu nepředstavuje absolutní a jednoznačně stanovitelnou hodnotu, nýbrž spíše hodnotu stochastickou, vyjadřující průměrný počet druhů zaznamenaných na ploše určité velikosti, která přesahuje plochu minimiareálu (viz 5.1.3). Počet druhů zastoupený na ploše určité velikosti poskytuje základní informaci o druhovém bohatství společenstva, které závisí v podstatě na stanovištních podmínkách: čím jsou příznivější, tím jsou fytoceenózy druhově bohatší.

4.2.2 Kvalitativní druhové složení

Kvalitativní druhové složení vyjadřuje jmenovitě druhy, které dané společenstvo svými populacemi tvoří. Je to prostý seznam druhů bez udání kvantitativního zastoupení, avšak i tak podává o společenstvu jednu z nejvýznamnějších informací. Tímto seznamem jsou zakódovány informace o ekologických parametrech společenstva a o oblasti možného rozšíření vyplývající z průsečíku ekologických konstitucí a geografického rozšíření přítomných druhů.

Avšak ne všechny druhy zjištěné v určitém společenstvu představují jeho skutečné složky v biologickém slova smyslu. Za ně lze považovat jen druhy, které se ve společenstvu udržují samovolnou reprodukcí. Druhy zastoupené jen exempláři neschopnými dosáhnout dospělosti představují jen náhodnou příměs.

4.2.3 Kvantitativní druhové složení

Údaje o kvantitativním zastoupení jednotlivých druhů (viz 5.4) poskytují mnohem přesnější informaci o rostlinném společenstvu. Toto zastoupení vyplývá z hustoty populací jednotlivých druhů a z velikosti jejich nadzemních orgánů, jež společně určují zápoj, pokryvnost i množství biomasy populací jednotlivých druhů.

Druh, jehož populace výrazně převládá (biomasou či vysokou pokryvností), je označován jako dominant (dominant species — CLEMENTS 1905). U vícepatrových fytoceenóz může každé patro mít vlastní dominantu. Dominanty svou biomasou nejvíce ovlivňují vnitřní prostředí fytoceenózy i populace ostatních druhů. Výraz „dominant species“ neznamená v anglo-americké literatuře pouze druh převládající

ci, ale zároveň i „druh ovládající“, tj. mající největší vliv na danou fytoceenózu a její životní prostředí. Přibližně v témže smyslu použil SUKAČEV (1928) termín edifikátor, označující u BRAUN-BLANQUETA et PAVILLARDA (1922) druh s nejvyšší dynamickou hodnotou (v češtině „druh budující“ — KLIKA 1955a: 117).

Druh, který následuje dominantu kvantitativním zastoupením, je označován jako subdominant či kondominant. Jako kondominanty bývá však označováno několik druhů s vysokým zastoupením, avšak aniž by převládali některý z nich. Pro druhy s nízkou pokryvností je zejména v sovětské fytoceenologii užíváno označení „asektátory“ (SUKAČEV 1928) nebo „aditory“ (RABOTNOV 1978: 145).

Kvantitativní zastoupení populací jednotlivých druhů ve společenstvu podléhá určitým zákonitostem. Podle WHITTAKERA (1970: 29) byly v přirozených společenstvech zjištěny dva typy rozložení druhů vzhledem k jejich kvantitativnímu zastoupení:

1. V druhově chudých společenstvech s výraznou dominantou jde o rozložení typu geometrické řady.

2. V druhově bohatých společenstvech, zpravidla bez výrazné dominanty, vykazují počty druhů vůči logaritmicky vyjádřeným třídám kvantitativního zastoupení rozložení zhruba normální (log-normální rozložení).

4.2.4 Druhoví diverzita

Druhoví rozmanitost (diverzita) společenstva závisí na jeho druhovém bohatství. Avšak pouhý počet druhů ve společenstvu, označovaný jako α -diverzita (podle Whittakera) nebo jako místní pestrost či sytost, je nevyváženou mírou druhové rozmanitosti. Podle ODUMA (1959: 281) vyjadřuje diverzitu společenstva poměr počtu druhů k počtu jedinců:

$$I_{\text{div.}} = S/I,$$

kde S = počet druhů a I = počet jedinců. Tento index může kolísat od hodnoty blízké nule, která reprezentuje skutečný případ monocenózy, až po hodnotu 1 v nereálném společenstvu, v němž by každý jedinec náležel k jinému druhu.

Jelikož jsou polycenózy tvořeny cenopopulacemi o různé hustotě, je nutné vzít v úvahu, že do vztahu počtu druhů k počtu jedinců vstupuje geometrické či log-normální rozložení hustot jejich populací. Tento vztah se u fytoceenózy téže průměrné hustoty odráží ve vztahu počtu druhů k velikosti plochy, který v logaritmickém nebo semilogaritmickém zobrazení dává přímku určitého sklonu (obr. 17), který je určen konstantou z v následujících rovnicích:

$$\ln S = \ln k + z \ln A$$

(podobnou rovnici zveřejnil PRESTON 1962: 190) a

$$S = \log k + z \log A,$$

vyjadřující vztah, který objevil již GLEASON (1922). S = počet druhů, A = velikost analyzované plochy, k = konstanta.

Podobnou funkci, jakou má konstanta z v uvedených rovnicích, zastává index α (užívaný též jako index diverzity) ve Fisherově rovnici (FISHER et al. 1943), která vyjadřuje vztah počtu druhů (S) k počtu jedinců (I) ve společenstvu:

$$S = \alpha \ln(1 + I/\alpha).$$

Jak ukázal van der Maarel (ex VAN DER MAAREL et LEERTOUWER 1967: 213), lze index α vyjádřit touto zjednodušenou rovnicí:

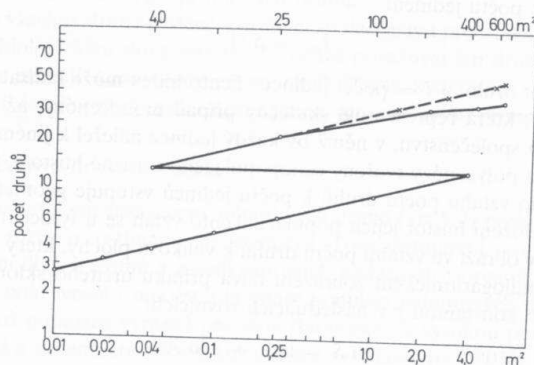
$$\alpha = S/\ln A.$$

V posledních desetiletích se ve funkci indexu diverzity společenstev užívá Shannonova-Wienerova informačního indexu (PIELOU 1966):

$$H' = -\sum p_i \log p_i,$$

kde p_i = proporční část, kterou je i -druh zastoupen (počet jedinců, pokryvnost, biomasa nebo jiná významná hodnota). Jak uvádí PIELOU (1975), má tento index následující výhody: 1. dává nejvyšší hodnotu, jsou-li všechny druhy zastoupeny stejnou proporcí ($p_i = 1/S$ — společenstvo je „úplně stejné“; takový případ nebyl v přirozených společenstvech dosud zjištěn, viz RABOTNOV 1978: 140 a stať 4.2.3); 2. v případě dvou „úplně stejných společenstev“, z nichž jedno je o jeden druh bohatší, je H' vyšší pro bohatší společenstvo; 3. index lze vypočítat i za použití různých kritérií. Nejvyšší hodnoty H' byly zjištěny pro druhově bohaté luční fytoceenózy a pro dokonale smíšené deštné pralesy tropických nížin.

Ze Shannonova-Wienerova informačního indexu byly odvozeny další numeric-



Obr. 17. Vztah počtu druhů k velikosti plochy v logaritmickém zobrazení na příkladu fytoceenózy kanadské prerie (sec. LOOMAN 1976 — upraveno).

ké indexy používané pro kvantitativní vyjádření vyrovnanosti (evenness, equitability) či dominantní struktury cenóz (STÖCKER et BERGMANN 1977, HAEUPLER 1982). Je to především index vyrovnanosti (E), který navrhl PIELOU (1966) a který vyjadřuje procentuální podíl hodnoty indexu H' pro určité společenstvo z maximálně možné hodnoty tohoto indexu ($H_{\max}$) pro daný počet druhů (S):

$$H_{\max} = \ln S \quad a \quad E = \frac{H'}{H_{\max}} \cdot 100.$$

Avšak stejné hodnoty E mohou dosáhnout společenstva s podstatně odlišnými počty druhů, a proto HAEUPLER (1982) navrhuje používat tento index spolu s počtem druhů v podobě diagramu rozmanitosti (Vielfältigkeitsdiagramm).

Jiným indexem užívaným ve fytoceenologii je Simpsonův index:

$$\lambda = \sum p_i^2,$$

který hodnotí pravděpodobnost, že dva ve společenstvu náhodně a nezávisle vybraní jedinci budou patřit k témuž druhu. Tento index je mírou obecnosti výskytu druhu (PIELOU 1975) a měří v podstatě opačnou vlastnost, než je diverzita.

Diverzita společenstev bývá spojována s jejich stabilitou. Tento vztah však není přímý a není proto jednoznačný.

4.3 Struktura rostlinného společenstva

Rostlinné společenstvo je geometricky členitý útvar rostlinné biomasy, která je určitým způsobem rozmístěna v prostoru. U společenstev vázaných na pevný povrch lze v prostorové struktuře rozlišit vertikální stavbu a horizontální uspořádání (obr. 18). Vertikální stavba přímo závisí na vzrůstových formách jedinců přítomných populací, kdežto horizontální uspořádání závisí na vlastnostech populací, zejména na typu jejich disperze.

4.3.1 Vertikální stavba

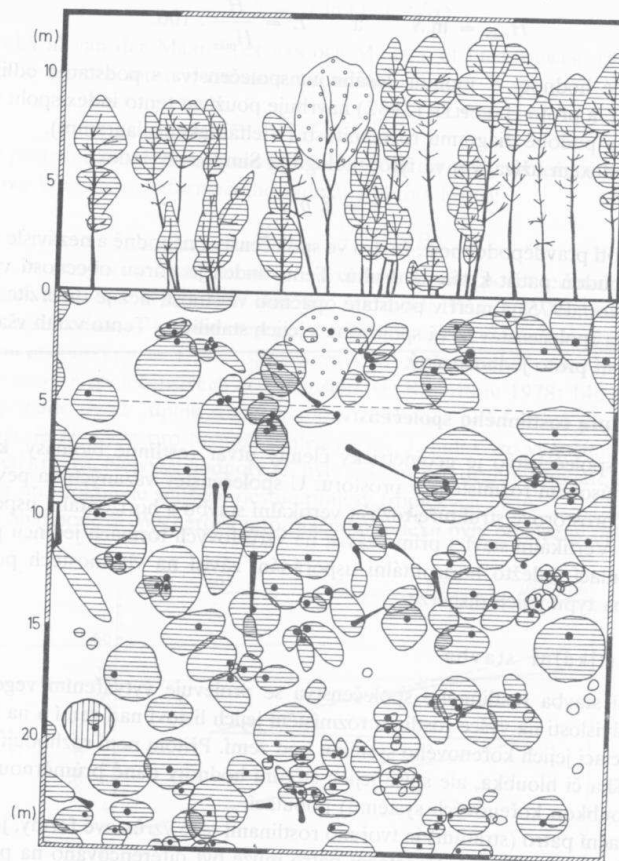
Vertikální stavba rostlinného společenstva se projevuje vytvářením vegetačních pater v závislosti na výšce rostlin a rozmístění jejich listoví nad zemí a na hloubce a diferenciaci jejich kořenového systému pod zemí. Přitom není rozhodující maximální výška či hloubka, ale spíše jejich střední hodnoty dané průměrnou výškou (resp. hloubkou kořenových systémů) populací.

Vegetační patro (stratum) je tvořeno rostlinami téže vzrůstové formy, jež sahají do určité výšky nad zemí. Vegetační patro může být diferencováno na podpatra, dosahují-li v něm rostliny odlišných výškových úrovní.

Nejjednodušší nadzemní vertikální stavbu vykazují bylinná nebo mechová, popř. lišejníková společenstva (obr. 19). S nejsložitější vertikální stavbou se setkáváme u lesních společenstev (obr. 20), která mohou mít až čtyři vegetační patra: stromové, keřové, bylinné a mechové, jež v některých případech (tropické pralesy,

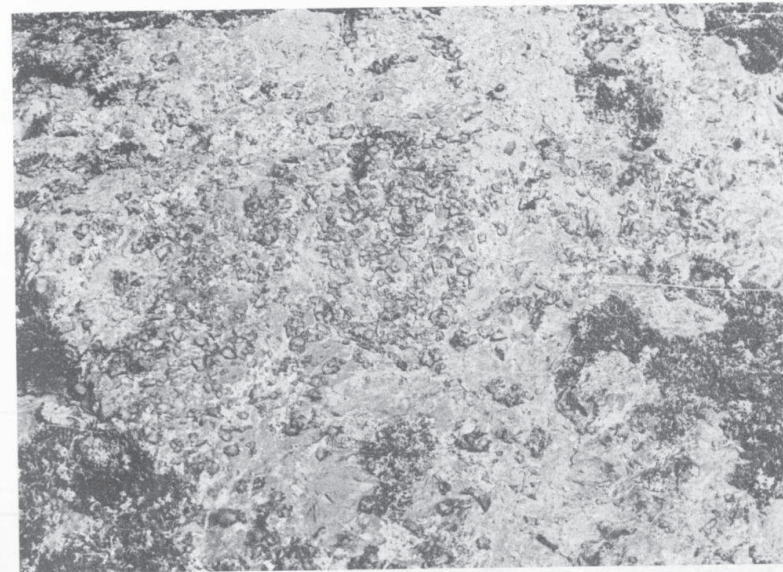
lužní lesy) nemusí být příliš zřetelně oddělena. Tato patra jsou definována konven-
cionálně průměrnou (až maximální) výškou, do níž sahají nadzemní orgány:

Stromové patro (označované v naší literatuře symbolem E_3^*) je tvořeno stromy
dosahujícími výšky nejméně (2 –) 3 (– 5) m, většinou však více. Stromové patro
bývá někdy diferencováno na svrchní, střední a spodní podpatro.



Obr. 18. Schematické znázornění dvou složek struktury terestrických fytoocenóz (na příkladu stromové-
ho patra lesa): nahoře — vertikální stavba, dole — horizontální uspořádání (J. Jeník).

* Zkratka E je odvozena z francouzského výrazu étage = patro; v zahraniční literatuře (ani francouzské)
není téměř užívána.



Obr. 19. Jednopatrové společenstvo lišejníků a mechů (foto J. Moravec).

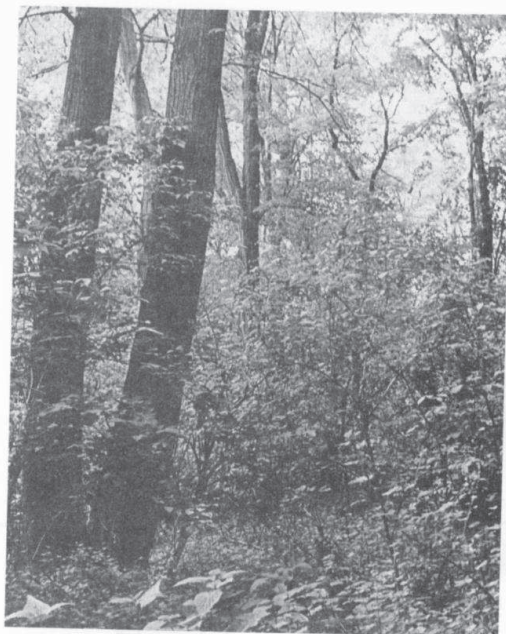
Keřové patro (E_2) je tvořeno dřevinami, jejichž výška kolísá mezi 1 a 3 m. Zahr-
nuje nejen vlastní keře, ale i mladé exempláře stromů.

Bylinné patro (E_1) je tvořeno semennými a vyššími výtrusnými bylinami a polo-
keříky, jejichž výška dosahuje zpravidla 1 m, může však sahát i výše (např. rákos
obecný — *Phragmites australis* přesahující někdy i výšku 3 m tvoří bylinné patro).
Do bylinného patra se počítají i semenáčky dřevin. Toto patro bývá diferencováno
na podpatra: spodní (do 10 cm), střední (10 — 30 cm) a svrchní (nad 30 cm).

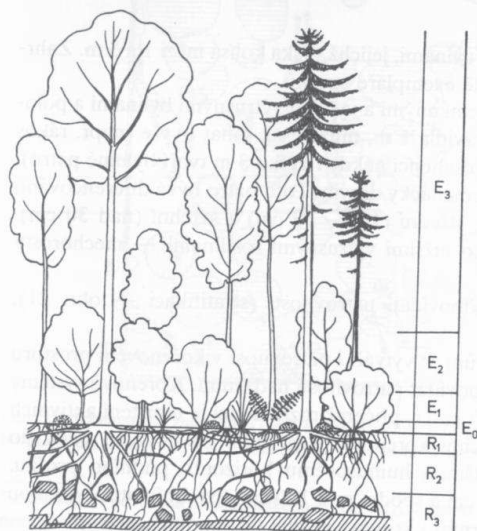
Mechové patro (E_0) je tvořeno nižšími výtrusnými rostlinami — mechorosty
a lišejníky.

Uvedená patra a podpatra odpovídají patrovitosti (stratifikaci — obr. 21),
kterou rozlišil již HULT (1881).

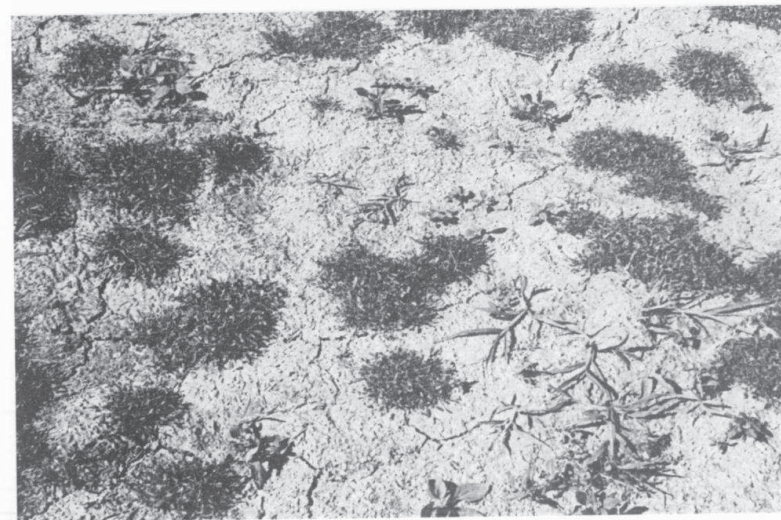
Analogicky k nadzemním patrům se vytváří i patrovitost v kořenovém prostoru
společenstva. Ta však nemusí odpovídat patrovitosti nadzemní. Kořenové systémy
bývají stratifikovány zhruba do tří pater, přičemž rozhodující je umístění aktivních
(absorpčních) částí kořenů. Svrchní kořenové patro sahá od povrchu půdy do
hloubky 20 cm a odpovídá většinou humusovému horizontu půdního profilu.
Střední patro sahá od 20 do 100 cm a spodní pod 100 cm. Svrchní patra (většinou
označovaná jako rhizosféra) zahrnují i kořeny sahající do spodních pater.



Obr. 20. Vícepatrová vertikální stavba listnatého lesa (foto J. Moravec).



Obr. 21. Nadzemní a podzemní patrovitost středoevropského smíšeného lesa (J. Jeník).



Obr. 22. Horizontální mozaika rostlinného společenstva na obnaženém dně (foto D. Blažková).

4.3.2 Horizontální uspořádání

Horizontální uspořádání či mozaikovitost (pattern) rostlinného společenstva (obr. 22) vyplývá z hustoty, zápoje a typu disperze populací přítomných druhů, které na osídlené ploše vytvářejí „koberec o určité mozaice“. „Motiv“ mozaiky reprezentuje „cenotickou molekulu společenstva“ (MORAVEC 1973a) a svým více či méně pravidelným opakováním po osídlené ploše dané společenstvo vytváří. V tomto motivu jsou rozhodující dominantní druhy, jejichž populace tvoří „matrici motivu“. O zbývajícím prostoru se dělí populace druhů s nižší pokrývností.

Hrubozrnnou mozaiku (obr. 23) vytvářejí druhy s velkými trsy, shluky lodyh, s polštářovitým tvarem a polokeře (např. ostřice vyvýšená — *Carex elata*, metlice trsnatá — *Deschampsia caespitosa*, vřes obecný — *Calluna vulgaris*). Jemnozrnnou mozaiku vytvářejí dominanty, popř. kondominanty s rovnoměrnou nebo náhodnou disperzí.

Uvedené typy mozaikovitosti označuje RABOTNOV (1978: 196) jako fytoenní, neboť vyplývají z vlastností populací přítomných druhů. Lze se však setkat i s mozaikovitostí, která je společenstvu vnucena vnějšími faktory, a to buď edafickými (edafotopická mozaikovitost — RABOTNOV l. c.), např. mozaikovitost alpských společenstev s druhy *Carex firma* a *Dryas octopetala*, nebo zoogenními (zoogenní mozaikovitost — RABOTNOV l. c.), např. teráskovitá mozaikovitost svahových pastvin vytvořená přecházejícími ovci (obr. 24).



Obr. 23. Hrubozrná mozaika společenstva se *Stipa tirsia* (foto F. Kotlaba).



Obr. 24. Zoogenní mozaikovitost společenstva na pastvině (foto J. Moravec).

4.4 Časová proměnlivost struktury a složení

Struktura rostlinného společenstva podléhá změnám, které se odrážejí i v jeho druhovém složení, většinou však jen kvantitativním. Tyto změny více či méně pravidelně kolísají kolem určitého průměrného stavu. Ve většině případů vyplývají tyto změny z biologických rytmů rostlin a jejich populací; svůj vliv však vykonávají i periodické či epizodické změny prostředí, které mohou biologické rytmy rostlin synchronizovat a tím zvýraznit. Lze rozlišit tři typy časové proměnlivosti struktury a složení společenstev:

4.4.1 Diurnální změny

Diurnální (cirkadiánní) změny vyvolává střídání dne a noci oscilací světelného a teplotního režimu. Rostliny na ně reagují pohyby listů nebo lístků (sklápění za noci, např. šťavel kyselý — *Oxalis acetosella*, rod *Bauhinia* (čeleď sapanovitě), nebo za denního žáru), což ovlivňuje pouze pokryvnost vegetačního patra, nebo otvíráním a zavíráním květů, což se projevuje změnami barevných květních aspektů. Na kvalitativní druhové složení společenstva, jeho patrovitost a mozaikovitost tyto změny vliv nemají.

4.4.2 Sezónní změny

Tyto změny, označované jako symfenologické, jsou vyvolávány roční periodicitou klimatu. Uskutečňují se cyklickým střídáním jednotlivých fenofází v biologických rytmech rostlin, jako je tvorba nových prýtů, olistění, kvetení a zrání plodů a semen. Cyklus těchto fenofází tvoří vegetační období. Ekologicky nejvýznamnější je fenofáze olistění, která např. v opadavých lesích radikálně mění fyto-klima fyto-cenózy. Nejnápadnější je však fenofáze kvetení.

V mírných a chladných zónách se lze setkat s nápadnou synchronizací fenofází určitých druhů, vyvolanou obdobím chladu. V teplých krajích, kde roční periodicitu fyto-cenóz je určena obdobím sucha, se s tak výraznou synchronizací fenofází nesetkáme.

Synchronizace fenofází některých druhů vytváří ve fyto-cenózách sled aspektů. Fenologický aspekt (vzhled) je určen převládající fenofází. Bohatost sledu aspektů závisí nepřímo na podmínkách prostředí. V horském smrkovém lese nebo na rašelině se nesetkáme s velkým počtem aspektů, kdežto mezofytická louka se během roku mění celou škálou květních aspektů.

Z hlediska struktury fyto-cenóz jsou nejvýznamnější aspekty podmíněné sezónním objevením celých nadzemních orgánů efemeroidních či efemeroidních rostlin, jež vytvářejí biomasu bylinného patra jen po krátkou část celkového vegetačního období. V evropských opadavých lesích jsou to např. výrazné jarní aspekty rozvíjející se před olistěním stromů, tvořené efemeroidy, jako jsou dymnivky (*Pistolochia*



Obr. 25. Jarní (vlevo — detail na obr. 5, str. 27) a letní (vpravo) aspekt polabského lužního lesa (foto J. Moravec).

cava, *P. solida*), sasanky (*Anemonoides ranunculoides*, *A. nemorosa*), křivátek žlutý (*Gagea lutea*) apod., které po olistění stromů z bylinného patra zcela zmizí (obr. 25). Podobně v plevelových společenstvech se lze setkat s jarním aspektem tvořeným efeméry, jako jsou osívka jarní (*Erophilla verna*), rozrazilky (*Veronica arvensis*, *V. triphyllos*, *V. hederifolia*) apod., jehož trvání je rovněž omezeno na několik týdnů. V těchto případech již nejde o pouhé fenologické aspekty určené jednotlivými fenofázemi, nýbrž o časově omezené strukturně ekologické složky společenstva (viz 4.5)

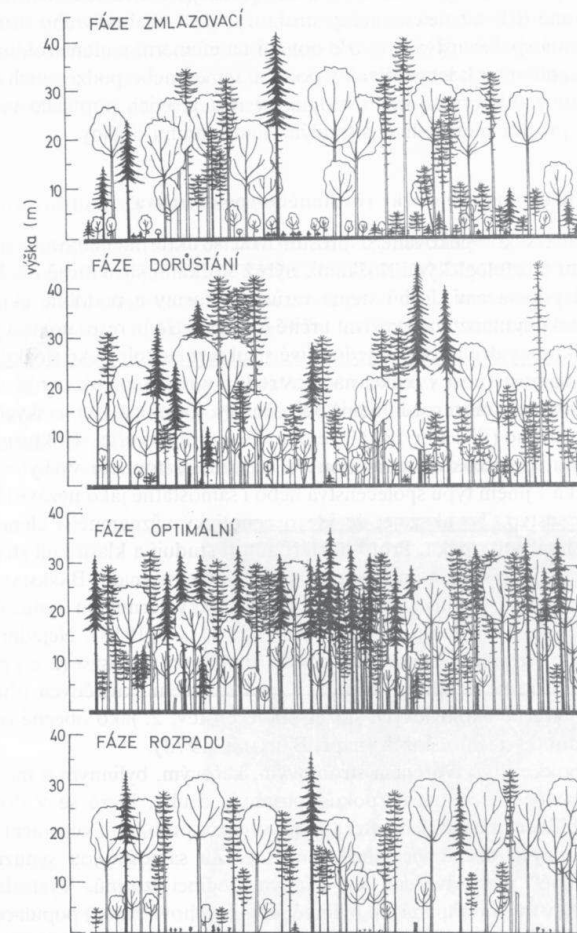
4.4.3 Fluktuční změny

Tyto změny projevují daleko větší nahodilost a opakují se zpravidla v několikaleťtých, nestejně dlouhých cyklech. Jsou podmíněny jednak víceletými biologickými rytmy rostlin, jednak klimatickými oscilacemi vázanými na kolísání sluneční aktivity. Obě příčiny se mohou kombinovat a ve výsledném efektu zesilovat nebo navzájem rušit.

Fluktuční změny podmíněné biologickými rytmy rostlin jsou spojeny s cyklickou obnovou populací přítomných druhů (obr. 26). Proto se jim též říká cyklické změny. Tyto změny závisejí do značné míry na produkci semen, která nemusí být každým rokem stejná (semenné roky některých dřevin). Obnova populací podléhá vlivu klimatických podmínek jednotlivých let. Určitý rok může být nepříznivý pro

expanzi (třeba jen vegetativní) určitého druhu, avšak příznivý pro jiný druh, což může vyvolat jeho krátkodobé převládnutí. Taková výchylka se v bylinných společenstvech v dalších letech vyrovná.

Klimatické podmínky jednotlivých let mohou příznivě či nepříznivě interferovat



Obr. 26. Cyklus střídání obnovovacích fází jedlobukového pralesa, při němž se mění kvantitativní zastoupení, rozmístění a věková struktura přítomných druhových populací, avšak kvalitativní druhové složení zůstává zachováno (sec. WALTER 1979 — upraveno).

se semennými roky lesních dřevin a tak vyvolávat dlouhodobé odchylky ve složení stromového patra.

Klimatické faktory ovlivňují fluktuální změny rostlinných společenstev především režimem atmosférických srážek a to tím více, čím větší jsou odchylky od dlouhodobého průměru. Tyto změny jsou nejvýraznější v aridních oblastech, kde mohou významně ovlivnit nejen změny struktury, ale i kvalitativního druhového složení. Rostlinná společenstva jsou zde bohatá na efemérní a efemeroidní druhy, které období nepříznivých let přežívají v podobě semen nebo podzemních orgánů. Srážkově příznivý rok vyvolá jejich hromadný růst a jejich populace vyplní na několik týdnů prostor mezi jedinci s trvalými nadzemními orgány.

4.5. Strukturně ekologické složky rostlinného společenstva

Ve fytocenózách s komplikovanější prostorovou strukturou nebývají strukturní složky pouhými morfologickými složkami, nýbrž složkami strukturně ekologickými, tvořenými populacemi druhů stejné vrstevné formy a podobné ekologické konstituce, která jim umožňuje využívat určité části prostředí, resp. určitou periodu jeho režimu. Skupiny druhů tvořící jednotlivé strukturně ekologické složky fytocenóz jeví jistou samostatnost v reakci na prostředí a v rozšíření jak uvnitř určitého typu společenstva, tak mezi rozdílnými společenstvy. Zejména v severských oblastech bylo pozorováno (již HULT 1881), že populace druhů tvořící strukturní složku (patro) určitého společenstva se mohou ve stejném zastoupení vyskytovat jako strukturní složka v jiném typu společenstva nebo i samostatně jako nezávislé jednopatrové společenstvo. To ukazuje, že jde o cenoticky významnější element než pouhou morfologickou složku. Proto někteří autoři studují a klasifikují strukturně ekologické složky jako samostatné fytocenologické objekty (např. BARKMAN 1973).

Rada autorů označuje strukturně ekologické složky termínem synuzie, který pochází od Rübela a o jehož rozšíření se zasloužil GAMS (1918). Nejednoznačné vymezení tohoto termínu a nejednotné použití samotným GAMSEM (l. c.) zavinilo, že je dnes používán ve dvojím významu: 1. pro označení skutečných přírodních objektů, tj. strukturně ekologických složek společenstev, 2. jako obecné označení klasifikační jednotky těchto složek (např. BARKMAN 1973).

V lesním společenstvu tvořeném stromovým, keřovým, bylinným a mechovým patrem představuje každé patro (pokud obsahuje druhy, které se v dospělosti nevyskytují v žádném z ostatních pater) jednu synuzii, probíhá-li vegetační období populací přítomných druhů víceméně současně. Za samostatnou synuzii nelze pokládat „keřové“ patro tvořené jen mladými jedinci stromů. Vystřídají-li se v určitém patře (v úvahu připadá jen bylinné nebo mechové patro) populace druhů s časově alternujícími vegetačními obdobími, jde o dvě synuzie střídající se v témže patře (viz 4.4.2). Všechny tyto synuzie se svými podzemními orgány setkávají v jeho rhizosféře, a proto jsou hodnoceny většinou fytocenologů jako strukturně ekologické složky a společenstvo je klasifikováno jako celek.

Uvnitř strukturně složitějších fytocenóz se lze setkat s dílčími společenstvy označovanými též termínem synuzie, které však neobývají totéž životní prostředí. Jsou to jednak cenózy epifytů osídlující povrch kmenů a větví dřevin, jednak cenózy vázané na cizorodé útvary abiotického prostředí (např. izolované balvany či skalní výstupy). Tyto dílčí cenózy však vykazují podobnou samostatnost jako synuzie a jsou hodnoceny a klasifikovány jako samostatná společenstva. Proto je správnější užívat pro ně termín merocenózy (MÖRZER-BRUIJS 1947), neboť ve fytocenózách, které jsou jim domovem a podstatnou měrou ovlivňují nebo spoluvytvářejí jejich prostředí, osídlují dílčí prostředí (merotopy), jež nejsou životním prostředím těchto fytocenóz.

4.6 Hranice rostlinných společenstev

Hranici mezi sousedícími společenstvy představuje přechodná zóna, v níž postupně ubývají (některé) druhy jednoho společenstva a přibývají (některé) druhy druhého společenstva. Tuto zónu označil CLEMENTS (1904: 153) termínem ekoton. Vznik ekotonu je podmíněn změnou ekologických podmínek, která spoluurčuje též šíři a výraznost ekotonu. Užší a výraznější ekotony vyvolávají změny edafických podmínek (např. na styku vápence a silikátové horniny) nebo antropo-zoogenních faktorů (např. odlišné obhospodařování). Změna klimatických faktorů vyvolává širší a rozvleklejší přechodné zóny.

Změny v ekotonu se mohou týkat: 1. kvantitativního zastoupení druhů přítom-



Obr. 27. Na hranici lesa a travinného společenstva se vytváří plášťové společenstvo (tvořené keři z řádu *Prunetalia* — na obr. *Prunus spinosa*) a lemové společenstvo (tvořené bylinami — na obr. *Geranium sanguineum* aj.; foto J. Moravec).



Obr. 28. Výrazné hranice fytocenóz na šumavském rašeliništi (foto S. Kučera).

ných bez změny vertikální stavby v obou společenstvech, 2. kvantitativního zastoupení druhů přítomných v obou společenstvech za současné změny horizontální stavby (hranice formací), 3. kvalitativního druhového složení beze změny vertikální stavby (tj. v rámci téže formace), 4. kvalitativního druhového složení za současné změny horizontální stavby (hranice formací).

Na rozhraní dvou formací se vytváří komplikovanější přechodná zóna, která může obsahovat i specializovaná společenstva (lesní pláště a lemy — obr. 27).

Úzké a výrazné hranice mezi společenstvy (obr. 28), kdy přechodná zóna je někdy měřitelná jen na centimetry, označuje VAN LEEUWEN (1965) jako konvergentní (*limes convergens*); jsou časté v geologicky pestrých územích s výrazným a členitým reliéfem. Široké a málo výrazné hranice mezi společenstvy (zejména klimaxovými), označované jako divergentní (*limes divergens*), se vytvářejí na zónách rozvlekklých ekologických gradientů na vyzrálých půdách v mírně modelovaných územích.

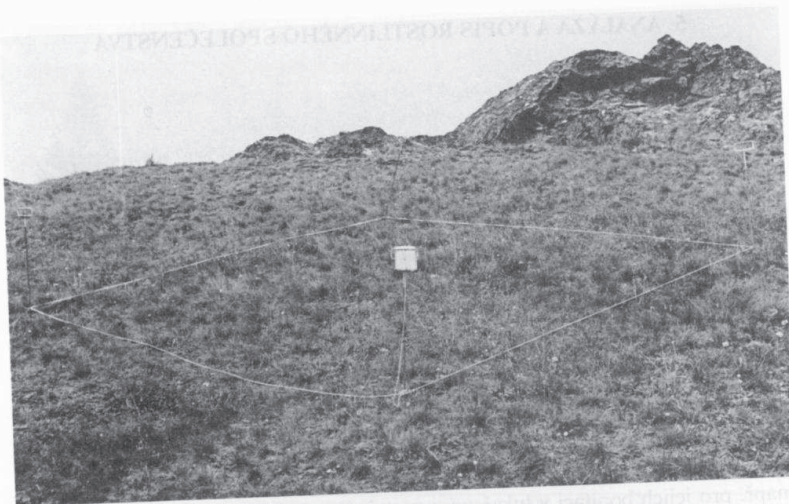
Analýza rostlinných společenstev (vegetační analýza — viz MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 43) je první fází studia vegetace. Jejím účelem je stanovit znaky vyplývající ze struktury a druhového složení společenstva a zachytit je ve stručném popisu pro další zpracování, které může sledovat různé cíle: 1. poznání vegetace určitého území vymezením vegetačních jednotek, jejich inventarizací a klasifikací, 2. studium vlivu ekologických faktorů na složení společenstev a jejich rozmístění v území, 3. sledování jejich změn (dynamiky), 4. hodnocení kvality jejich biomasy (např. pro jejich bonitaci v lukařství a pastvinářství) aj. Analýza a popis určitého společenstva v přírodě se označuje jako fytocenologické či vegetační snímkování a výsledný zápis jako fytocenologický či vegetační snímek.

5.1 Studijní plochy a jejich výběr, zápis vegetačního snímku

Analýza rostlinných společenstev se provádí ve vymezených studijních plochách (obr. 29). Jejich výběr může být subjektivní nebo objektivní. Subjektivní výběr studijních ploch vychází z předběžného rozlišení typů společenstev ve zkoumaném území a v poměrně rovnoměrném rozmístění ploch v jednotlivých typech. Objektivní výběr spočívá buď v náhodném rozmístění ploch v území, nebo v jejich systematickém rozmístění pomocí určité sítě. Zdálo by se, že objektivnímu výběru ploch by měla být dána jednoznačně přednost, avšak srovnání obou postupů, které provedl MOORE et al. (1970), ukázalo, že jejich výsledky se podstatně neliší, že však nároky na pracovní čas jsou při náhodném výběru mnohem větší. Při náhodném nebo systematickém umístění ploch navíc hrozí nebezpečí (není-li jejich počet dostatečně veliký), že maloplošná nebo vzácná společenstva budou opominuta (DOING 1972). Při subjektivním výběru ploch sestává analytická fáze z těchto kroků: 1. předběžné rozlišení a vymezení jednotlivých typů rostlinných společenstev v území, 2. rozmístění studijních ploch, 3. ověření nezbytné minimální velikosti ploch a homogenity porostu, 4. vlastní analýza a zápis vegetačních snímků.

5.1.1 Předběžné rozlišení a vymezení rostlinných společenstev

Rozlišení a vymezení jednotlivých typů společenstev se provádí během několika předběžných exkurzí do studovaného území, kdy se získají znalosti o variabilitě



Obr. 29. Vymezení studijní plochy v rostlinném společenstvu (foto J. Moravec).

prostředí a vymezí se typy prostředí určené morfologií území, jeho geologickou stavbou a jeho pedologickými a hydrologickými poměry. V prvním přiblížení se jednotlivé typy společenstev vymezí na základě jejich fyziognomie, tj. v podstatě podle převládajících druhů a podle charakteru jejich stanoviště. V tomto případě mohou vymezené typy odpovídat formacím, které mohou v sobě skrývat i větší počet asociací. Proto je nutno pokračovat v dalším členění těchto typů pomocí druhového složení, a to podle přítomnosti či nepřítomnosti určitých druhů. Tímto způsobem získáme předběžný inventář typů rostlinných společenstev studovaného území a je třeba ověřit, zda jsou zastoupeny všechny typy prostředí rozlišené v území. Tento postup neodporuje požadavkům statistiky na sběr dat z předem vymezených typů (jde o tzv. „stratified sampling“).

5.1.2 Výběr studijní plochy ve společenstvu a ověření její homogenity

Před umístěním studijní plochy v určitém porostu je nutno se přesvědčit, že stanovištní poměry (zjistitelné pozorováním) zůstávají téměř stejné na kterémkoliv místě plochy. Je třeba se vyhnout umístění plochy tam, kde dochází např. k poklesu hladiny podzemní vody, k poklesu či zvětšování hloubky půdního profilu, ke styku nebo převrstvení dvou různých hornin apod. Nestejnorodost stanovištních podmínek na zvolené ploše ukáže často sám vegetační kryt.

Homogenita rostlinného společenstva uvnitř studijní plochy je nezbytnou podmínkou pro jeho analýzu. Orientačně ji lze ověřit zjištěním, zda se druhy s vyšší

hustotou populací vyskytují opakovaně na různých místech vybrané plochy. Výskyt převládajícího druhu na celé studijní ploše nemusí být vždy důkazem její homogenity.

Pro přesnější stanovení homogenity analyzovaného společenstva možno provést analýzu souboru zkusných plošek o velikosti blízké se jeho minimiareálu (viz 5.1.3), rozmístěných náhodně nebo systematicky v porostu. Na každé plošce se zaznamenává pouze přítomnost druhů, které zde zakořeňují.

Nesourodé úseky ve studovaném porostu lze odhalit pomocí koeficientu floristické podobnosti jednotlivých zkusných plošek vůči průměrnému druhovému složení zkusné plošky, které je reprezentováno druhy seřazenými podle klesající frekvence až do průměrného počtu druhů na plošce. Nízký koeficient indikuje plošky zachycující nesourodé části porostu. Lze též použít analýzy heterogenity podle postupu analýzy heterotony souboru vegetačních snímků (např. MORAVEC 1971: 164).

Na homogenitu fytocenóz bylo též usuzováno podle poklesu frekvenční křivky ve středních třídách frekvence (viz 5.4.3). Homogenita fytocenózy závisí na typu disperze jednotlivých druhových populací (viz 4.1.1). U porostů s hrubozrnnou mozaikovitostí tvořenou shlukovitou disperzí populací dominantních a kondominantních druhů není vždy snadné rozhodnout, jde-li o jedinou fytocenózu s hrubozrnnou mozaikovitostí nebo o mozaiku dvou fytocenóz. Je-li mozaikovitost podmíněna mozaikovitou proměnlivostí stanoviště (např. hloubkou půdy) a lze-li nalézt úseky mozaiky oddělené na odpovídajícím typu stanoviště, jde s největší pravděpodobností o mozaiku dvou fytocenóz. V případě nejistoty je třeba provést souběžné snímkování mozaiky na větší ploše a snímkování jednotlivých úseků mozaiky na menších plochách.

5.1.3 Velikost a tvar studijní plochy, stanovení minimiareálu

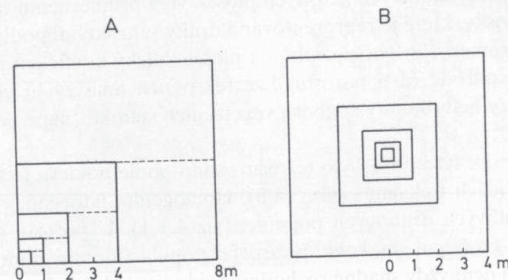
Studijní plocha má být větší, než činí minimiareál (minimální plocha) studované fytocenózy, aby na ní bylo zastoupeno druhové složení její „cenotické molekuly“ (viz 4.3.2). Jinak by snímek zachycoval pouze fragment fytocenózy. Stanovení minimiareálu není dosud metodicky spolehlivě vyřešeno a pro jednotlivé typy společenstev jsou uváděny tyto empirické hodnoty (MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 48):

lesy (včetně stromového patra)	200 — 500 m ²
(pouze nižší patra)	20 — 200 m ²
xeromorfní travinná společenstva	50 — 100 m ²
keřková společenstva (vřesoviště apod.)	10 — 25 m ²
kosené louky	10 — 25 m ²
hnojené pastviny	5 — 10 m ²
plevelová společenstva	25 — 100 m ²
mechová společenstva	1 — 4 m ²
lišejníková společenstva	0,1 — 1 m ²

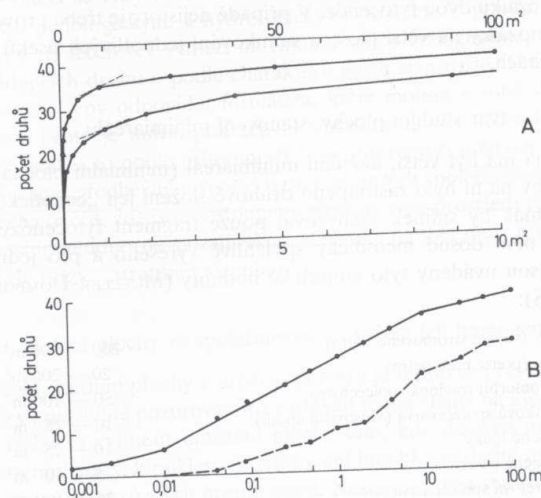
Jako tvar studijní plochy lze u velkoplošných společenstev doporučit čtverec

nebo obdélník, u nichž se snadno určí velikost a plocha se bez obtíží vymezí. Při jejich umístění v dostatečně velkých homogenních porostech nehraje roli tzv. „rohový efekt“ (edge effect), kvůli němuž bývá doporučována plocha kruhová. U společenstev vytvářejících úzké pruhy (např. lemová a plášťová společenstva či pobřežní společenstva) nutno použít protáhlý obdélník, popř. plochu nepravidelného tvaru. U maloplošných společenstev je někdy nutno zapsat snímek na několika menších plochách.

Pro stanovení minimiareálu je dosud většinou doporučována metoda užívající



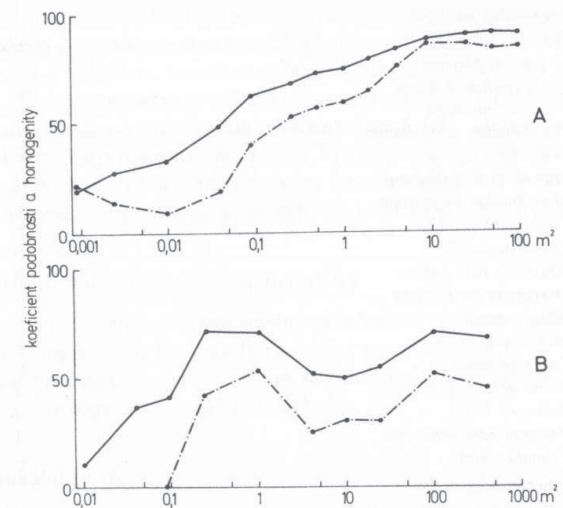
Obr. 30. Postupné zvětšování studijní plochy při stanovení minimiareálu fytocenózy: A — s pevným rohovým bodem (nejčastější způsob — J. Moravec); B — s pevným středovým bodem („centrally nested quadrats“ — LOOMAN 1976).



Obr. 31. Závislost počtu druhů na velikosti studijní plochy v luční fytocenóze (*Sanguisorbo-Deschampsietum*): A — při lineárním vynesení velikosti plochy, B — při logaritmickém vynesení velikosti plochy (--- počet druhů s frekvencí 100 % — sec. MORAVEC 1973a).

křivky závislosti počtu druhů na velikosti plochy. Tato křivka se získá stanovením přírůstku počtu druhů na postupně se zvětšující studijní ploše (obr. 30). Při vynesení v lineárních souřadnicích jev tato křivka nejprve strmý vzestup, pak vytváří ohyb a za ním se vyrovnává téměř do přímky, která většinou velmi zvolna stoupá (obr. 31A). Velikost minimiareálu má být indikována bodem, v němž se ohyb křivky vyrovnává. Až dosud si málo badatelů uvědomilo, že ohyb této křivky vzniká pouze jejím lineárním znázorněním a že jeho poloha závisí na škálách použitých na souřadnicích (obr. 31B).

Vzhledem k těmto obtížím byly navrženy metody stanovení minimiareálu založené na vztahu velikosti zkusné plošky a stupně jejich floristické podobnosti či stupně homogenity jejich souboru (obr. 32). Tyto postupy jsou velmi pracné a jsou proveditelné jen ve fytocenózách značné rozlohy. Proto je nutno se omezit na použití studijní plochy alespoň o velikosti empiricky odhadnutého minimiareálu pro daný typ společenstva a je třeba ověřit, zda je její rozměr dostatečný, a to tímto postupem: Po soupisu druhů na vymezené ploše zdvojnásobíme její velikost a zaznamenáme druhy, které nově přibýly. Prohlídkou okolí zvětšené plochy zjistíme, zda jde o ojedinělé, náhodně se vyskytující jedince, či zda se tyto druhy vyskytují i jinde v porostu. Je-li tomu tak, pak nutno zvětšení plochy opakovat, dokud nepřestanou přibývat druhy roztroušené i jinde ve studovaném porostu.



Obr. 32. Stanovení minimiareálu z křivek koeficientů podobnosti (—) či homogenity (---) v závislosti na velikosti studované plochy: A — v luční fytocenóze (*Sanguisorbo-Deschampsietum*) — minimiareál odpovídá 9 m², B — v bikové bučině (*Luzulo-Fagetum*) — minimiareál odpovídá ploše 100 m² zachycující též dřeviny (sec. MORAVEC 1973a).

5.1.4 Zápis vegetačního snímku

Vegetační (fytoocenologický) snímek sestává: 1. ze záhlaví s údaji o lokalitě studijní plochy, jejích základních přírodních podmínkách, o rázu a velikosti analyzovaného porostu, o velikost studované plochy, datu, autoru analýzy, 2. ze seznamu druhů

Tab. 4. Příklad vegetačního snímku karpatské bučiny

Snímek č. 7301, lokalita Javorníky, Prales Razula u Velkých Karlovic
Expozice: SZ Inklinace: 25°
Nadmoř. výška: 720 m Geol. podklad: flyš
Plocha snímku: 30 × 30 m Datum: 29. 5. 1973
Autor: J. Moravec

Stromové patro	(pokryvnost 90%)
<i>Fagus sylvatica</i>	5
<i>Abies alba</i>	2
<i>Picea abies</i>	+
Keřové patro	(0%)
Bylinné patro	(pokryvnost 45%)
<i>Dentaria glandulosa</i>	3
<i>Dentaria bulbifera</i>	2
<i>Dentaria enneaphyllos</i>	2
<i>Galium odoratum</i>	1
<i>Prenanthes purpurea</i>	1
<i>Senecio fuchsii</i>	+
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+
<i>Viola reichenbachiana</i>	+
<i>Veronica montana</i>	+
<i>Polygonatum verticillatum</i>	+
<i>Sanicula europaea</i>	+
<i>Geranium robertianum</i>	r
<i>Galeobdolon montanum</i>	+
<i>Paris quadrifolia</i>	2
<i>Oxalis acetosella</i>	1
<i>Athyrium filix-femina</i>	+
<i>Dryopteris carthusiana</i>	+
<i>Ajuga reptans</i>	+
<i>Mercurialis perennis</i>	+
<i>Carex sylvatica</i>	r
<i>Salvia glutinosa</i>	r
<i>Rubus cf. hirtus</i>	1
<i>Anemonoides nemorosa</i>	+
<i>Primula elatior</i>	+
Semenáčky dřevin	
<i>Fagus sylvatica</i>	1
<i>Abies alba</i>	+
Mechové patro	(pokryvnost 1%)
<i>Atrichum undulatum</i>	+

zjištěných v analyzovaném porostu s údaji o jejich kvantitativním zastoupení (tab. 4). Obsah záhlaví se upravuje podle typu studované vegetace, avšak určité údaje je třeba uvést pokaždé. V případě, že byl snímek doplňován v jiném ročním období, je k původnímu jeho datu třeba připojit datum doplnění. Pro zachování jednoty a urychlení práce lze pro zápis snímků zhotovit předtiskuté formuláře.

Seznam druhů tvoří nejdůležitější část snímku. Druhy jsou v něm uvedeny latinskými jmény a jsou seskupeny podle účasti v jednotlivých vegetačních patrech; semenáčky dřevin se uvádějí za druhy bylinného patra a podobně i mladé exempláře stromů za druhy keřového patra. Pro každé patro se uvádí celková pokryvnost (u stromového patra případně i zápoj) a výška a je užitečné udat počet druhů. Seznam druhů má být úplný, a proto je u některých typů společenstev nezbytné snímek doplnit v různých ročních obdobích (např. snímky mezofilních opadavých lesů o druhy jarního aspektu). Je třeba prohlédnout i porost v okolí studijní plochy a nově nalezené druhy doplnit v závorce na konci seznamu.

Přesnost údajů o kvantitativním zastoupení jednotlivých druhů (popř. další doplňující údaje) závisí na účelu analýzy společenstva. Mají-li být snímky použity pro syntaxonomické zpracování, uvádí se kvantitativní zastoupení pomocí kombinované odhadové stupnice pro pokryvnost a početnost (viz 5.4.4). Tento údaj bývá doplněn odhadem sociability podle Braun-Blanquetovy stupnice (viz 5.5.1).

Je-li snímek určen k vyjádření kvantitativního složení biomasy, zejména s ohledem na její pícninářskou kvalitu, je nutno provést speciální analýzu (viz 5.4.5).

Pro studium dynamiky analyzovaných společenstev je nutno volit přesnější způsob stanovení a vyjádření kvantitativního zastoupení druhů, např. stanovení pokryvnosti bodovou metodou (viz 5.4.4) či stanovení hustoty populací (viz 5.4.1), popř. detailním zmapováním studijní plochy (viz 5.4.4), kterou nutno vyznačit v terénu jako trvalou pro opakované analýzy. Při studiu fenologické periodicity jsou na trvalých studijních plochách zaznamenávány fenofáze jednotlivých druhů v průběhu roku za případného respektování kvantitativního zastoupení druhů (viz 5.2.3).

5.2 Strukturní znaky rostlinného společenstva

Analýza a zaznamenání vertikální stavby společenstva představuje běžnou součást vegetačního snímkování. Naopak horizontální mozaikovitost bývá studována jen ve speciálních případech a též studium sezónní periodicity představuje speciální odvětví fytoocenologie (tzv. symfenologie).

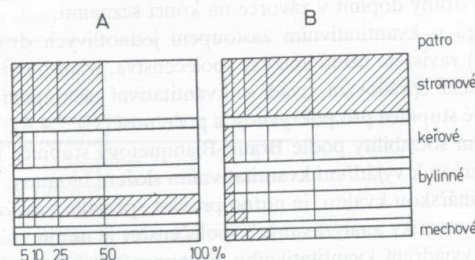
5.2.1 Vertikální stavba

Vertikální stavba společenstva neboli jeho patrovitost se sleduje většinou jen nad zemí. Základním údajem je celková výška jednotlivých pater, tj. maximální výška dosažená vrcholy nadzemních orgánů. Důležitějším údajem by byla průměrná výška jednotlivých pater, tj. výška, kam zasahuje většina vrcholů nadzemních orgánů.

K stanovení výšky vegetačních pater stačí v případě bylinných, mechových a lišejníkových společenstev skládací metr, u keřových společenstev měřičská lať a u lesních společenstev lze výšku stromového patra zjistit přesněji pouze pomocí lesnického výškoměru. Nejčastěji se ke stanovení výšky stromového patra užívá pouhého odhadu, což bez zacvičení není přesné.

Pro každé patro se určuje celková pokryvnost, a to jako vertikální projekce nadzemních orgánů (v procentech). Stanovení se provádí většinou odhadem, lze však použít i některou z přesnějších metod stanovení pokryvnosti (viz 5.4.4). U stromového patra bývá též uváděn zápoj korun, vyjadřující podíl plochy (ve formě desetinného zlomku), který zaujímají ve vertikální projekci koruny stromů bez ohledu na skutečnou pokryvnost korun jednotlivých druhů.

Pokryvnost vegetačních pater lze znázornit i graficky s ohledem na jejich výšku a se zřetelem k výškovému rozvrstvení biomasy buď na základě odhadnuté pokryv-



Obr. 33. Grafické znázornění patrovitosti fytocenózy s vyjádřením celkové pokryvnosti jednotlivých pater: A — světlý bor, B — bučina (sec. WALTER 1979 — upraveno).



Obr. 34. Náčrt vertikálního profilu stepní fytocenózy v decimetrové síti (sec. ALJECHIN 1951 — upraveno).

nosti (obr. 33), nebo na základě stanovení biomasy v jednotlivých výškových vrstvách.

Patrovitost podzemních orgánů lze měřit po jejich vypreparování na půdních profilech odhadem. Přesné údaje poskytuje stanovení biomasy kořenů jednotlivých druhů v půdním monolitu odebraném a analyzovaném po vrstvách.

Vertikální strukturu společenstva lze znázornit nákresey vertikálních profilů (obr. 34).

5.2.2 Horizontální uspořádání

Kvantitativně lze charakter horizontálního uspořádání společenstva (pattern analysis) zjistit z průběhu křivky variance hustoty jednotlivých druhových populací, stanovené na zkusných ploškách různé velikosti (viz 5.5.2).

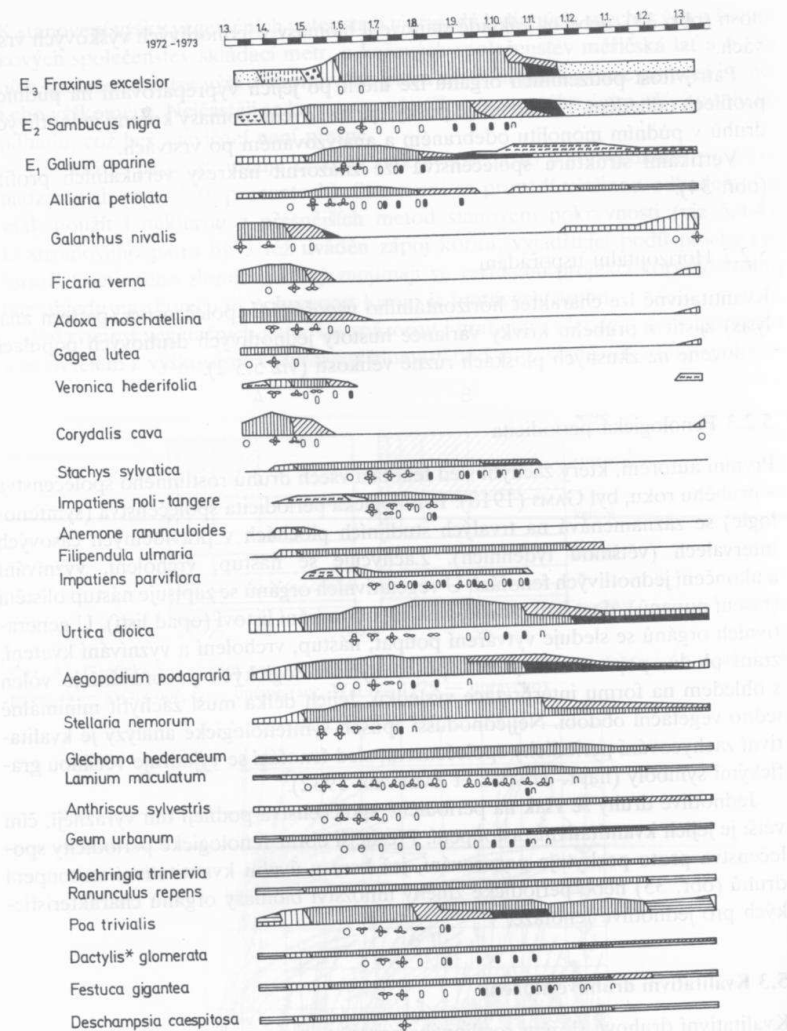
5.2.3 Fenologická periodicitá

Prvním autorem, který zachytil sled fenofází všech druhů rostlinného společenstva v průběhu roku, byl GAMS (1918). Fenologická periodicitá společenstva (symfenologie) se zaznamenává na trvalých studijních plochách v pravidelných časových intervalech (většinou týdenních). Zachycuje se nástup, vrcholení, vyznívání a ukončení jednotlivých fenofází. U vegetativních orgánů se zapisuje nástup olistění (rašení pupenů), dosažení plného olistění, odumírání listů (opad listů). U generativních orgánů se sleduje vytváření pupat, nástup, vrcholení a vyznívání kvetení, zrání plodů, popř. diseminace. Způsob symfenologických pozorování je volen s ohledem na formu interpretace výsledků. Jejich délka musí zachytit minimálně jedno vegetační období. Nejjednodušší způsob symfenologické analýzy je kvalitativní zachycování periodicity společenstva; sled fenofází se vyjadřuje většinou grafickými symboly (např. ZLATNÍK et ZVORYKIN 1932).

Jednotlivé druhy se však na periodicitě společenstva podílejí tím výrazněji, čím větší je jejich kvantitativní zastoupení. Přesnější obraz fenologické periodicity společenstva proto poskytuje pozorování, jež bere v úvahu kvantitativní zastoupení druhů (obr. 35) nebo periodické změny množství biomasy orgánů charakteristických pro jednotlivé fenofáze.

5.3 Kvalitativní druhové složení

Kvalitativní druhové složení rostlinného společenstva se zaznamenává na studijní ploše v podobě jmenovitého inventáře druhů, popř. nižších taxonů. U některých společenstev nestačí jediná analýza pro zachycení úplného druhového inventáře a analýza je nutno doplnit v jiných ročních obdobích. V krajích s kolísajícím klimatickým režimem je třeba druhový inventář doplňovat v průběhu několika let. Při zápisu kvalitativního druhového složení je prvořadým požadavkem správnost taxo-



Obr. 35. Příklad úplného semikvantitativního fenologického diagramu lužního lesa (*Quercus-Populetum typicum*), Úpor u Mělníka (sec. NEUHÄUSL et NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1977).

VEGETATIVNÍ FENOFÁZE :

- pupeny listnatých dřevin zavřeny, bez známek růstu
- pupeny listnatých dřevin zavřeny, avšak již rostoucí
- pupeny listnatých dřevin se zelenými špičkami
- zelené listové kornoutky
- mladé neúplně rozložené listy
- zcela rozložené listy
- zežloutlé listy
- odumřelé listy a výhonky
- přezimující zelené listy
- klíčící rostliny

STUPNĚ POKRYVNOSTI :

- +, -
- 1
- 2
- 3
- 4
- 5

GENERATIVNÍ FENOFÁZE :

- květní pupeny zavřeny nebo květenství zřetelné, avšak zavřené
- květní pupeny silně nalité, květní koruna zřetelná nebo květenství plně viditelné, avšak nerozvinuté
- počátek kvetení, v květenství první květy s dozrálymi prašníky a vyvinutými bliznami
- plné kvetení
- odkvétání
- rostliny zcela odkvetlé
- květenství s květními pupeny a květy
- nezralé plody
- zralé plody
- vysemeněné plody

nomického určení přítomných taxonů, které u kritických skupin může být až dodatečné (v těchto případech nutno sebrat herbarové položky).

5.4 Kvantitativní druhové složení

Kvantitativní zastoupení jednotlivých druhů v rostlinném společenstvu závisí na hustotě či početnosti jejich populací a na velikosti (a tím biomase) jejich jedinců. Tím je určena biomasa populace a prostor, který ve společenstvu zaujímá. Tento prostor lze vyjádřit pokryvností populace v určitém vegetačním patře.

5.4.1 Hustota populací

Hustota neboli denzita populace určitého druhu může být vyjádřena počtem jedinců na určité ploše, průměrnou velikostí plochy připadající na jednoho jedince nebo průměrnou vzdáleností mezi jedinci (v prvním případě jde též o stanovení početnosti populace):

1. Stanovení na zkusných ploškách

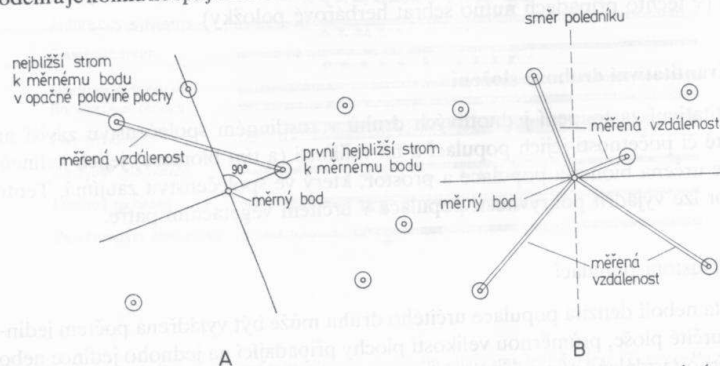
Ke stanovení se užívá soubor plošek stejné velikosti a tvaru umístěných náhodně nebo systematicky (v určité síti) v porostu. Pro statistické hodnocení výsledků je nutno použít náhodného rozmístění. Anglo-američtí autoři doporučují obdélník před čtvercem nebo kruhem, jelikož snižuje variabilitu stanovení na jednotlivých ploškách u společenstev s hrubozrnnou mozaikovitostí (BORMAN 1953 ex MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 70). Velikost zkusné plošky musí být volena úměrně k hustotě populací. U druhově bohatšího společenstva je nutno použít dvou (i více) velikostí: malé plošky pro husté populace, velké pro řídké populace. Počet plošek nutný pro zajištění reprezentativnosti vypočteného průměru hustoty lze stanovit z poklesu velikosti jeho odchylek při postupném zvyšování počtu plošek. Jako hranici je možné použít takového počtu plošek, při němž kolísání kleslo pod 5 % hodnoty průměru.

Tato metoda je velmi přesná, avšak pracná a časově náročná.

2. Stanovení hustoty měřením vzdálenosti jedinců

Tento postup byl vyvinut v několika modifikacích pracovníky Wisconsinské fytoekologické laboratoře a byl používán zejména pro dřeviny (COTTAM et CURTIS 1949, 1956, CURTIS 1959). Lze jej použít i tehdy, není-li ve společenstvu vymezena studijní plocha („plotless sampling techniques“).

První skupina metod měří vzdálenosti mezi dvěma jedinci. Sem patří „metoda nejbližšího souseda“ (nearest neighbour method), která měří vzdálenost dvou jedinců nalézajících se nejbližší k určitému referenčnímu (měrnému) bodu a dále „metoda náhodných párů“ (random pairs method) stanovící vzdálenost mezi jedincem rostoucím nejbližší k měrnému bodu a jedincem nalézajícím se nejbližší k tomu bodu v opačné polovině plochy, oddělené přímkou, která prochází referenčním bodem a je kolmá ke spojnici mezi referenčním bodem a nejbližším jedincem (obr. 36).



Obr. 36. Metoda náhodných párů (A) a metoda kvadrantů (B) pro stanovení hustoty populací měřením vzdáleností jedinců (sec. MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974 — upraveno).

Druhá skupina metod měří vzdálenost mezi jedním nebo několika jedinci a určitým měrným bodem. „Metoda nejbližšího jedince“ (closest individual method) měří vzdálenost měrného bodu od nejbližšího jedince. Za nejlépe vyhovující metodu je považována „metoda kvadrantů“ (point-centered quarter method — COTTAM et CURTIS 1956). Plocha v okolí určitého měrného bodu se rozdělí dvěma kolmicemi (používá se orientace poledníku a rovnoběžek) na čtyři čtvrti a měří se vzdálenost mezi měrným bodem a nejbližším jedincem v každé čtvrti. Průměr těchto čtyř měření odpovídá druhé odmocnině střední plochy jedince.

V obou skupinách metod se vychází z referenčních či měrných bodů umístěných buď náhodně, nebo systematicky (v transektu nebo síti) ve studovaném porostu. Pro metodu kvadrantů považují COTTAM et CURTIS (1956) 20 měrných bodů za nezbytné minimum. Přitom je nutno dodržet podmínku, že žádný jedinec není měřen dvakrát.

5.4.2 Početnost populací

Početnost čili abundance populace určitého druhu představuje v absolutním vyjádření počet jedinců na analyzované ploše. Většinou však bývá vyjadřována relativně a určována odhadem stupně hojnosti jednotlivých druhů. V současné době se odhadu abundance používá již zřídka.

Pro odhad abundance bylo zavedeno několik stupnic, zpravidla velmi subjektivně definovaných. Příkladem může být stupnice Drudeova, používaná dosud v Sovětském svazu, a stupnice Braun-Blanquetova (české znění ex KLIKA 1955a; 28 — tab. 5).

Tab. 5. Stupnice početnosti

Drudeova stupnice druhy	Braun-Blanquetova stupnice druhy
soc. (sociales) — soudržné	5 — velmi hojné
cop. (copiosae) — hojné	4 — hojné
(rozlišovány podstupně cop. ¹ , cop. ² , cop. ³)	3 — méně četné
sp. (sparsae) — roztroušené	2 — roztroušené
sol. (solitariae) — jednotlivé	1 — ojedinelé

5.4.3 Frekvence populací

Frekvence určité druhové populace ve společenstvu je vyjádřena podílem počtu zkusných plošek, na nichž je druh přítomen, z celkového počtu plošek stejné velikosti a tvaru, které jsou umístěny náhodně či systematicky na studijní ploše. Tento podíl se většinou uvádí v procentech. Velikost zkusných plošek musí být menší než minimiáreal studovaného společenstva. Malé zkusné plošky zdůrazňují vysokým procentem frekvence druhy s hustými populacemi. Zvětšováním plošky počet druhů s vysokou frekvencí stoupá, zejména mají-li populace rovnoměrnou nebo náhodnou disperzi.

Stanovení spočívá v pouhém zaznamenání přítomných druhů bez ohledu na kvantitativní zastoupení. Přitom se rozlišuje dvojí způsob stanovení frekvence: při „kořenové“ frekvenci jsou zaznamenávány pouze druhy, které jsou v ploškách zakořeněny; při „stonkové“ frekvenci se zaznamenávají i druhy, které do plošek zasahují svými nadzemními orgány ze sousedství. Obě hodnoty se poněkud liší a je proto třeba vždy uvést, který způsob stanovení byl použit.

Frekvence určité druhové populace (zejména kořenová) je závislá především na její hustotě. Stonková frekvence je ovlivněna i velikostí, popř. vrůstovou formou jedinců. Frekvence však není absolutní kvantitativní hodnota, neboť závisí na rozměru a částečně i na tvaru zkusné plošky. Závislost frekvence na hustotě populace je jednoznačná pouze při náhodné nebo rovnoměrné disperzi a lze ji pak vyjádřit rovnicí (GREIG-SMITH 1964: 14):

$$D = -\ln \left(1 - \frac{F}{100}\right),$$

kde D = denzita, F = frekvence populace. U populace se shlukovou disperzí je hodnota frekvence nižší, než odpovídá denzitě populace.

Stanovení frekvence zavedl do fytoecologie RAUNKIAER (1916, 1918) s cílem získat snáze údaje o kvantitativním zastoupení druhů v bylinném porostu odpovídající zastoupení zjištěnému váhově. Raunkiaer zjistil, že se toho dosáhne na ploškách $0,1 \text{ m}^2$ v počtu minimálně 100.

RAUNKIAER (l. c.) použil průběhu frekvenční křivky v jednotlivých třídách frekvence o rozsahu 20 % (I — 1—20 %, II — 21—40 %, III — 41—60 %, IV — 61 až 80 %, V — 81—100 %) k testování homogenity fytoocenóz. V homogenní fytoce-nóze měla mít křivka průběh:

$$I > II > III \geq IV < V.$$

Tento tzv. „Raunkiaerův zákon“ byl jedním z prvních testů homogenity fytoocenóz. O jeho matematickou interpretaci se pokusil GUINOCHET (1954, 1955). Průběh frekvenční křivky však závisí na velikosti zkusných plošek (obr. 37), jak ukázal DAGNELIE (1962).

5.4.4 Pokryvnost druhových populací

Pokryvnost čili dominance určité druhové populace ve společenstvu je zpravidla definována jako vertikální projekce jejích nadzemních orgánů na analyzovanou plochu a vyjadřována v procentech celkové analyzované plochy (projekční pokryvnost). Používají se tyto metody:

1. Bodová metoda

Bodová metoda stanovení pokryvnosti („point quadrat“ či „point-intercept method“), považovaná za nejpřesnější, byla zavedena anglo-americkými autory (LEVY

et MADDEN 1933, GOODALL 1952, 1953). Jde v podstatě o stanovení frekvence pomocí plošek redukovaných na bodový rozměr. Provádí se spouštěním dlouhých tenkých jehel do porostu většinou pomocí posuvného rámečku (obr. 38) a zaznamenáváním druhů, které se jehly dotýkají. Celkový počet doteků určitého druhu se přepočítává na celkový počet spuštěných jehel a vyjádří se v procentech. Jehly však mají vždy určitý průměr, díky čemuž je stanovená pokryvnost poněkud vyšší než ve skutečnosti. Tyto chyby je možno odstranit použitím optického zařízení, kde bod, přes nějž se ve svislém směru pozoruje porost, je dán průsečíkem dvou na sebe kolmých vláken. MORRISON et YARRANTON (1970) popsali adaptaci zaměřovacího dalekohledu připojením pravouhlého prizmatu umožňující analýzu jak bylinného, tak stromového patra. Jednodušším zařízením je rámeček opatřený po obou stranách přesně se kryjícími sítěmi. Jednotlivé body jsou dány překrytím průsečíků jednotlivých vláken.

Při stanovení projekční pokryvnosti tímto postupem se počítá jen jeden zásah jehly na druh, i když se jehla dotkne jeho jedince několikrát. Počítají-li se všechny doteky na jedinci, lze touto metodou stanovit biomasu populací jednotlivých druhů (např. KUBÍKOVÁ et REJMÁNEK 1973, DAGET et POISSONET ex MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 86).



Obr. 37. Změna tvaru frekvenční křivky v závislosti na zvětšování zkusných plošek (sec. DAGNELIE 1962 — upraveno).

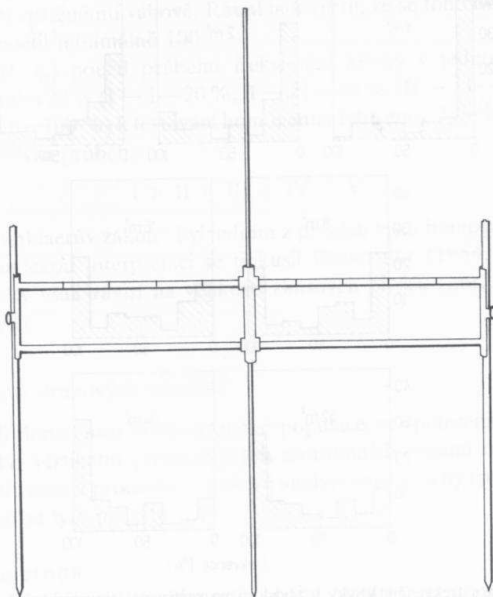
2. Liniová metoda

Při této metodě se odečítají délky úseků překrytých populacemi jednotlivých druhů na měřicím pásmu položeném v analyzovaném porostu. Pokryvnost určitého druhu se vypočte jako podíl délky překryté jeho nadzemními orgány z celkové délky transektu a vyjádří se v procentech. Tak lze stanovit i pokryvnost populací stromového či keřového patra, pozorují-li se jejich nadzemní orgány adaptovaným zaměřovacím dalekohledem z lovecké pušky nebo podobným optickým zařízením posunovaným ve svislé poloze podél měřicího pásma (MORISON et YARRANTON 1970).

3. Grafická metoda

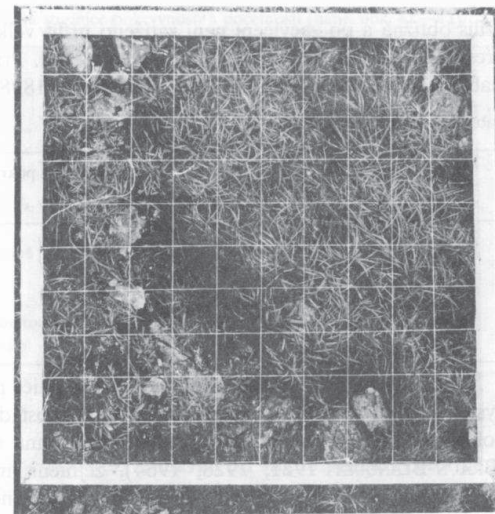
Metoda se opírá o zmapování části analyzovaného porostu a o planimetrické změření plochy jednotlivých druhových populací (např. WEAVER et CLEMENTS 1938: 22–33). Lze použít tři postupů.

Síťový postup přenáší rozmístění populací pomocí čtverce s pravoúhlou sítí (obr. 39) do mapy s podobnou sítí v úměrném zmenšení. Jako druhý způsob lze použít pantografu, kdy dotykovým bodem objíždíme obrysy jednotlivých jedinců, trsů či polštářů a kreslicí raménko kreslí mapu v požadovaném zmenšení. Třetí způsob je přímá vertikální fotografie porostu, vyžadující ovšem speciální, dostatečně vysoký stojan.



Obr. 38. Zařízení pro stanovení pokryvnosti bodovou metodou (J. Lepš).

Obr. 39. Skládací čtvereční metr s decimetrovou sítí pro přesnější zjištění kvantitativního zastoupení jednotlivých druhů ve společenstvu (foto J. Štursa).



Grafická metoda je použitelná jen omezeně. Nehodí se pro druhově bohatá společenstva s překrývajícími se podpatry. Je však vhodná pro dlouhodobé sledování dynamiky vegetace na trvalých plochách.

4. Stanovení bazální pokryvnosti

Zjišťuje se plocha, kterou jedinci jednotlivých druhů zaujímají na povrchu půdy svými bázemi (bazální plocha — MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 80). Bazální pokryvnost užívají hlavně američtí autoři většinou však jen pro dřeviny (např. CURTIS 1959). Stanoví se měřením průměru báze rostlinných jedinců a výpočtem plochy kruhu, který tato báze zaujímá s větší či menší pravidelností. Při větší odchylce báze rostliny od kruhu je nutno provést dvě na sobě kolmá měření a pro výpočet jejich střední hodnotu. U stromů se jako bazální plocha užívá většinou průměru kmene v prsní výši, podobně jako v lesnictví (např. ODUM 1959: 152–153), a označuje se někdy jako „pokryvnost kmenů“ (stem cover).

Při analýze jsou jedinci každé druhové populace rozděleni do tříd o určitém intervalu průměru báze a na analyzované ploše je stanoven počet jedinců v každé třídě. Z těchto údajů se pak provede konečný výpočet bazální pokryvnosti daného druhu. Pro dřeviny se bazální pokryvnost (popř. pokryvnost kmenů) uvádí většinou v m^2/ha . Pro měření bazální pokryvnosti lesních dřevin byl používán též přístroj zvaný „relaskop“ (BITTERLICH 1948).

5. Odhad pokryvnosti

Při tomto způsobu stanovení se většinou používá stupnic pokryvnosti, kde jednotlivé stupně vyjadřují třídy o určitém rozpětí pokryvnosti. Proto není toto stanovení

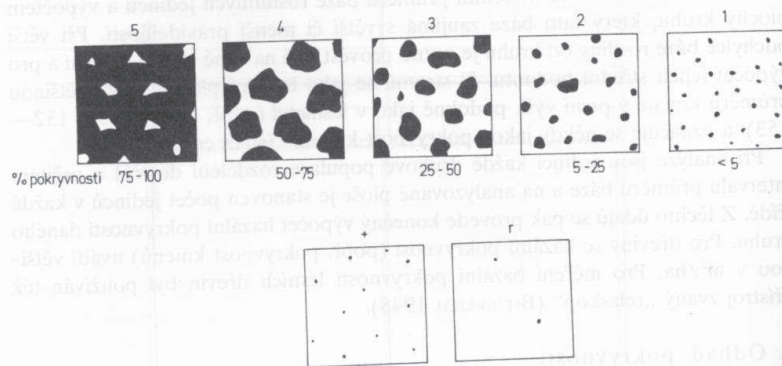
příliš obtížné a po zacvičení není zatíženo příliš velkou subjektivní chybou. Jeho přesnost je ovšem nižší než u předešlých metod. Příkladem mohou být stupnice (tab. 6), které navrhli HULT (1881), SERNANDER (1898) a BRAUN-BLANQUET (1928).

Tab. 6. Stupnice pokryvnosti

Stupeň pokryvnosti	Rozpětí pokryvnosti v %	
	Hult a Sernander	Braun-Blanquet
5	50—100	75—100
4	25— 50	50— 75
3	13— 25	25— 50
2	6— 13	5— 25
1	méně než 6	méně než 5

Největšího použití doznaly kombinované stupnice pokryvnosti a početnosti, kde vyšší stupně vyjadřují pokryvnost, nižší početnost druhových populací s nízkou pokryvností. Nejužívanější je šesti až sedmičlenná stupnice Braun-Blanquetova (BRAUN-BLANQUET 1921, 1928, 1964), zejména mezi fytoecology curyšsko-montpellierského směru (obr. 40). Poněkud přesnější je desetičlenná stupnice Dominova (DOMIN ex KRAJINA 1933: 778) užívaná v různých modifikacích, pokud jde o nižší stupně. Vztah mezi oběma stupnicemi a možnost převodu Dominovy stupnice na Braun-Blanquetovu ukazuje tab. 7.

Přesnost odhadu pokryvnosti lze kontrolovat sečtením procent pokryvnosti populací jednotlivých druhů. U společenstva či vegetačního patra, kde se jednotlivé populace nepřekrývají, se součet má blížit procentu celkové pokryvnosti. Díky vzájemnému překrývání populací, zejména v hustě zapojeném společenstvu, může tento součet značně překročit 100 %.



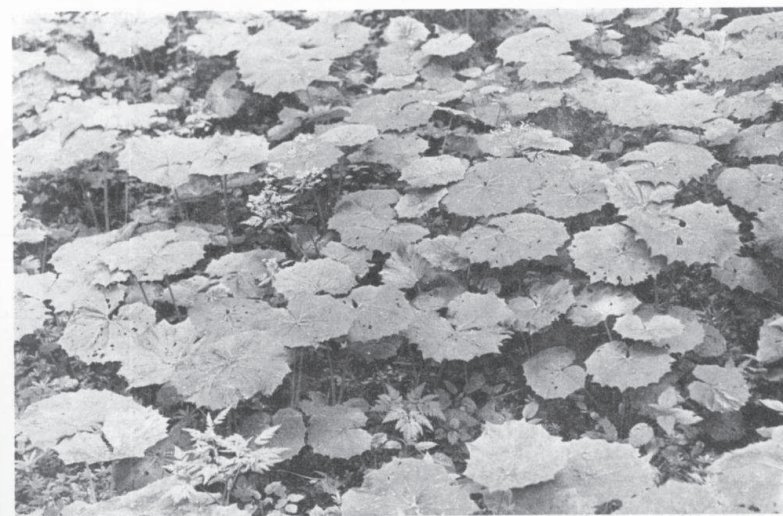
Obr. 40. Grafické znázornění Braun-Blanquetovy stupnice pokryvnosti a početnosti (J. Moravec).

Tab. 7. Braun-Blanquetova a Dominova stupnice pokryvnosti a početnosti (např. obr. 41—43)

Braun-Blanquetova stupnice:	Dominova stupnice:
5 — pokryvnost 75—100 %	10 — pokryvnost 100 %
	9 — pokryvnost více než 75 %
4 — pokryvnost 50—75 %	8 — pokryvnost 50—75 %
3 — pokryvnost 25—50 %	7 — pokryvnost 33—50 %
	6 — pokryvnost 25—33 %
2 — pokryvnost 5—25 % (10—25 % — 1964)	5 — pokryvnost 20 % (—25 %)
	4 — pokryvnost 5 % (—20 %)
1 — pokryvnost pod 5 %, dosti hojně až roztroušeně	3 — pokryvnost pod 5 %, roztroušeně
	2 — velmi roztroušeně
+ — pokryvnost zanedbatelná, roztroušeně	1 — vzácně
r — ojedíněle (někdy užíván symbol —)	+ — zcela ojedíněle

5.4.5 Biomasa populací

Stanovení biomasy se v současné době užívá hlavně při studiu primární produkce rostlinných společenstev. Stojí však za zmínku, že váhové stanovení nadzemní biomasy populací bylo použito již na sklonku minulého století zakladateli moderní fytoecologie pro stanovení kvantitativního zastoupení jednotlivých druhů v lučních porostech (STEBLER et SCHRÖTER 1892). Užívají se tyto metody:



Obr. 41. *Petasites albus* s pokryvností nad 75 % — stupeň pokryvnosti 5 (foto J. Moravec).



Obr. 42. *Galium odoratum* s pokryvností mezi 50 a 75 % — stupeň pokryvnosti 4 (foto J. Moravec).



Obr. 43. *Petasites albus* se stupněm pokryvnosti a početností r (foto J. Moravec).

1. Váhové či objemové stanovení

Při přímém stanovení biomasy se odřezou nadzemní části všech rostlin v několika odběrových ploškách (většinou o ploše 1 m^2 pro bylinné patro). Odřezané části se roztřídí podle druhů, usuší se při teplotě cca 60°C a sušina se zváží. Podíl populací jednotlivých druhů se vyjádří v procentech celkové hmotnosti sušiny.

Daleko řidčeji se používá stanovení objemu biomasy populací jednotlivých druhů; měří se ponořením čerstvých nadzemních částí rostlin do kapaliny v odměrných nádobách.

Oba postupy jsou velmi pracné a časově náročné a přes jejich přesnost vyvstává problém reprezentativnosti výsledků v souvislosti s velikostí odběrových plošek a jejich nezbytným počtem. Přímý odběr znamená navíc zničení části společenstva a pro většinu fytoocenologů je proveditelný jen u bylinné či kryptogamické vegetace. Proto byly navrženy postupy nepřímého (nedestruktivního) stanovení biomasy, vycházející ze vztahu mezi měřitelnými nedestruktivními veličinami (např. průměr a výška stonku či kmene) a biomasou. Sem spadá i použití dotkových jehel (viz 5.4.4).

2. Odhadové stanovení

Odhadové stanovení procentuálního složení biomasy se užívá hlavně při analýze travinných společenstev. Tuto metodu vypracoval KLAPP (1929, 1965: 134) pro stanovení krmné hodnoty píce místo pracného váhového stanovení. Nejprve se odhadne celková nadzemní biomasa na ploše 1 m^2 (a odhad je popřípadě ověřen váhově). Pak se odhadne procentuální zastoupení rostlin travinného typu (*Poaceae*, *Cyperaceae*, *Juncaceae*) a rostlin bylinného typu. Obě skupiny se dále rozdělí v procentuálním poměru na dvě, takže se získají údaje o poměrném procentuálním zastoupení biomasy těchto čtyř skupin druhů:

- trávy (*Poaceae*)
- šáchorovité a sítinovitě (*Cyperaceae* + *Juncaceae*)
- bobovité (*Fabaceae*)
- ostatní byliny

Procentuální zastoupení každé skupiny se dále rozděluje na jednotlivé druhy podle odhadu jejich kvantity. Odhad se uvádí v celých procentech a druhy, jejichž biomasa nedosahuje 1 %, jsou označeny symbolem +. Toto postupné procentuální dělení biomas se kontroluje součtem odhadnutých procent jednotlivých druhů, který má dát 100 %.

Podobně jako u každé odhadové metody závisí přesnost výsledku na zkušenosti pracovníka. Předpokládá se asi 25% chyba při odhadu zastoupení jednotlivých skupin či druhů. Například odhad zastoupení trav na 83 % může znamenat jejich skutečné váhové zastoupení v nadzemní biomase v rozsahu 79–90 % (viz MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 64).

5.4.6 Významnostní hodnota druhů

Jednotlivé druhy mají v rostlinném společenstvu různý význam, vyplývající z jejich kvantitativního zastoupení. To však není jednoznačně vyjádřeno jediným z kvantitativních znaků. Proto bylo zavedeno komplexní číselné vyjádření opírající se o dva či více kvantitativních znaků, označované jako významnostní hodnota (importance value — IV) popř. jako fytoecologická hodnota. Nověji je však tento výraz užíván i pro jediný kvantitativní znak.

CURTIS et MCINTOSH (1951, CURTIS 1959) zavedli jako významnostní hodnotu druhů součet relativní hustoty, frekvence a pokryvnosti. RISSER et RICE (1971) převedli tuto hodnotu na „významnostní procento“ dělením číslem 3.

MORAVEC (1965) použil pro vyjádření kvantitativního významu druhů v lučních společenstvech násobku číselných hodnot Dominovy desetičlenné stupnice dominance a abundance a hodnot frekvence redukováných na interval 0—10.

5.5 Doplnující znaky druhových populací

Údaje o kvantitativním zastoupení druhů v rostlinném společenstvu bývají doplňovány dalšími kvantitativními či semikvantitativními charakteristikami jejich populací. Nejčastěji se setkáváme s údajem o jejich družnosti neboli sociabilitě, daleko řidčeji je uváděna jejich životaschopnost čili vitalita.

5.5.1 Sociabilita

Sociabilita má vyjádřit způsob rozmístění jedinců druhů ve společenstvu. Je zjišťována většinou odhadem a uváděna pomocí Braun-Blanquetovy pětičlenné stupnice (BRAUN-BLANQUET 1921: 334; české znění sec. KUBÍKOVÁ 1970: 23):

- 5 — v souvislých porostech,
- 4 — v menších koloniích,
- 3 — ve velkých trsech nebo polštářích,
- 2 — ve skupinách nebo trsech,
- 1 — jednotlivě.

I když Braun-Blanquetova stupnice budí zdání kvantitativního odstupňování, jde o údaj semikvantitativní, který někdy závisí na hustotě populace (stupeň 5 či 1), jindy na vzrůstové formě rostlin (stupeň 2 a 3). V poslední době se od uvádění sociability upouští.

5.5.2 Disperze

Stanovení typu disperze populace má kvantitativně vyjádřit způsob rozmístění jedinců. Při snímkování společenstev za účelem klasifikace se většinou neprovádí. Náhodné rozmístění jedinců má odpovídat Poissonovu rozdělení a tehdy se má

průměr počtu jedinců na zkusné plošce ($\bar{x}$) rovnat rozptylu neboli varianci (s^2). Poměr $s^2/\bar{x}$ lze užít k charakteristice disperze populace. Rovná-li se jeho hodnota 1, jde o náhodnou disperzi; hodnoty menší než 1 ukazují disperzi blízkou se rovnoměrnou (u zcela rovnoměrné $s^2/\bar{x} = 0$), hodnoty vyšší než 1 svědčí o shlukovitě disperzi. Poměr $s^2/\bar{x}$ umožňuje statistické testování disperze pomocí χ^2 - testu (např. PIELOU 1969: 91). Avšak hodnoty jak $\bar{x}$, tak s^2 závisí na velikosti zkusné plošky, zejména u shlukovité disperze.

Kvantitativní metody stanovení typu disperze určité populace (pattern analysis) vycházejí buď ze stanovení hustoty populace na zkusných ploškách (většinou čtvercích) umístěných v síti nebo transektu (např. GREIG-SMITH 1957, 1983), nebo ze stanovení vzdálenosti mezi jedinci (např. GALIANO 1982). Metoda, kterou navrhl GREIG-SMITH (l. c.) umožňuje stanovit jak intenzitu shlukovitosti, tak velikost shluků. Spočívá ve stanovení variance hustoty populace na zkusných ploškách, které jsou analyzovány jednotlivě, avšak při výpočtu variance jsou sdružovány po dvou, čtyřech, osmi atd., čímž se získají plošky stoupající velikosti. Vrcholy křivky variance hustoty vynesené proti velikosti plošky označují rozměry shluků.

5.5.3 Vitalita

Vitalita je významnou vlastností rostlin ve společenstvu; pozornost je jí však věnována zřídka. Je to znak těžko měřitelný, a proto se určuje pouze odhadem a vyjadřuje se většinou čtyřčlennou stupnicí (BRAUN-BLANQUET 1928, 1964: 62) číselnými nebo grafickými symboly:

- 1 či ● — rostliny dobře vyvinuté s pravidelným životním cyklem,
- 2 či ○ — rostliny slabě vyvinuté, avšak rozmnožující se, nebo rostliny statně vyvinuté s nepravidelným životním cyklem,
- 3 či ○ — krnící, avšak rozmnožující se rostliny s neúplným životním cyklem,
- 4 či ○○ — příležitostně vyklíčené rostliny neschopné rozmnožování.

Se soustavným použitím této stupnice se ve fytoecologických pracích téměř nesetkáme. Zpravidla bývá uváděna jen snížená vitalita (stupeň 3 a 4), indikující druh, který je danému společenstvu vlastně cizí.

5.6 Analýza hranic rostlinných společenstev

Hranici mezi dvěma společenstvy představuje přechodná zóna — ekoton, která tato společenstva od sebe odděluje (viz 4.6). Pro její analýzu se užívá pásový transekt položený napříč a rozdělený do zkusných plošek stejné velikosti. Analýza se většinou opírá o kvantitativní zastoupení druhů v jednotlivých ploškách.

Již RAMENSKIJ (1938) navrhl lokalizovat hranice mezi společenstvy podle nejvyššího součtu rozdílů projektivní pokryvnosti druhů v sousedních ploškách transektu. VASILEVIČ (1969) použil transformaci hodnot pokryvnosti na jejich odmocninu. Neomezil se však na pouhé srovnávání sousedních plošek, nýbrž použil srovná-

ní průměrné rozdílnosti skupin plošek při jejich postupném shlukování — např. skupin plošek 1—3 a 4—10, 1—5 a 5—10... 1—7 a 8—10 (např. PIVNIČKOVÁ 1973). Hranice pak leží mezi ploškami, které oddělují skupiny vykazující největší rozdílnost.

FRESCO (1972) uvádí tři způsoby kvantitativního stanovení hranic mezi společenstvy: 1. výpočtem podobnosti nebo rozdílnosti kvalitativního druhového složení sousedních plošek transektu, 2. indexem vyjadřujícím počet druhů, které v dané plošce vykazují hranici výskytu podél transektu, 3. na základě korelací výskytu párů druhů podél transektu.

Zřetelnost stanovení hranic pouze podle podobnosti či rozdílnosti (zejména kvalitativní) sousedních plošek transektu závisí jak na velikosti plošek, tak na výraznosti hranice. Tento způsob se osvědčuje u zřetelných hranic (PIVNIČKOVÁ 1973); pro rozvleklejší ekotony nutno použít jiných postupů (např. WERGER et al. 1983).

Syntaxonomie je odvětví fytoecologie; jehož úkolem je inventarizace a třídění fytoecoz. Syntetizuje poznatky ostatních úseků fytoecologie za účelem přehledného zpřístupnění výsledků jiným vědním oborům i praktickému využití. Vývoj syntaxonomie probíhal pod silným vlivem antagonistických hypotéz, které často určovaly nejen způsob zpracování fytoecologického materiálu, nýbrž i pojetí a terminologii vegetačních jednotek, a vytvářely antagonistické školy a směry.

6.1 Principy syntaxonomie

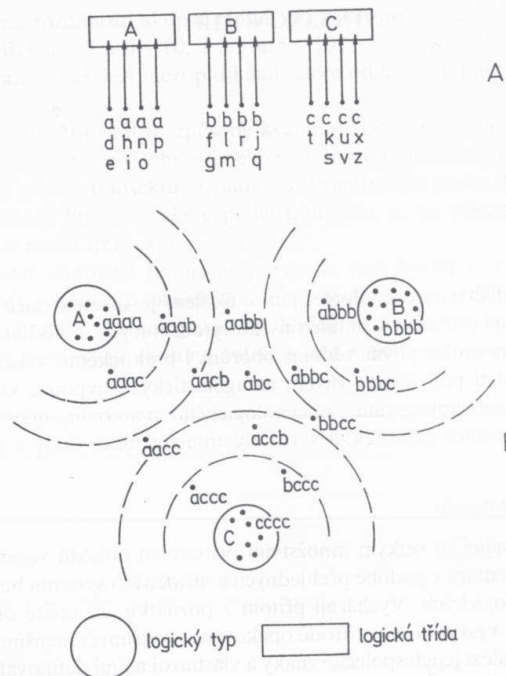
Přírodní vědy zabývající se velkým množstvím přírodních objektů vesměs usilují o sestavení jejich inventáře v podobě přehledných a utříděných systémů buď klasifikačních, nebo typologických. Vycházejí přitom z poznatku, že určité objekty se navzájem podobají a vyskytují se v přírodě opakovaně s většími či menšími odchylkami a že tudíž lze nalézt jejich společné znaky a vlastnosti a jimi definovat a vymezit jednotky jejich třídění. Tímto způsobem se vytvářejí pojmy lidského poznání.

Lidský intelekt používá dva způsoby vytváření obecných pojmů zobecněním znaků a vlastností zjištěných na jednotlivých objektech:

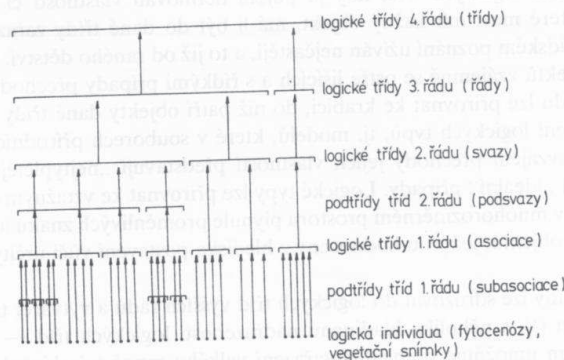
1. Vytváření logických tříd, kdy je pojem definován vlastností či souborem vlastností, které musí mít každý objekt, má-li být do dané třídy zařazen. Tento způsob je v lidském poznání užíván nejčastěji, a to již od raného dětství. Je vhodný v oblasti objektů vzájemně se ostře lišících a s řídkými případy přechodných jevů. Logickou třídu lze přirovnat ke krabici, do níž patří objekty dané třídy (obr. 44).

2. Vytváření logických typů, tj. modelů, které v souborech přírodních objektů spojených navzájem přechody jejich vlastností představují „nejtypičtější“ (popř. nejčastější) či „ideální“ případy. Logické typy lze přirovnat ke vztažným (referenčním) bodům v mnohorozměrném prostoru plynule proměnlivých znaků a vlastností studovaných objektů, jež jsou hodnoceny z hlediska postavení vůči určitým typům (obr. 44).

Logické třídy lze sdružovat do logických tříd vyšších řádů a vytvářet tak hierarchický systém (tj. s několika hladinami nadřazenosti logických tříd — obr. 45). Takový systém umožňuje přehledné zařazení velkého množství objektů patřících do mnoha logických tříd nižších řádů. Příkladem je systém rostlin nebo živočichů.



Obr. 44. Schematické znázornění vytváření logických tříd (A) a logických typů (B): ● — objekty (logické prvky), a, b, c — vlastnosti (znaky) objektů, A, B, C — logické třídy či typy; šipka znázorňuje příslušnost objektu k logické třídě (sec. MORAVEC 1989).



Obr. 45. Schematické znázornění hierarchické klasifikace (sec. MORAVEC 1981).

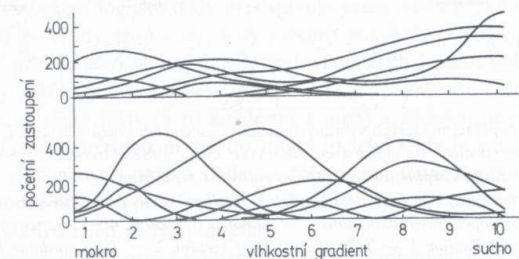
Logické typy (označované někdy jako přírodovědecké typy) jsou navzájem rovnocenné a na principu typizace z nich nelze tvořit hierarchický systém. Lze je užívat za předpokladu, že vylišených typů není příliš mnoho. Jako příklad bývají uváděny psychosomatické typy člověka (např. TUXEN 1955, von GLAHN 1965). Logické typy však lze použít i klasifikačním způsobem (již HEMPEL et OPPENHEIM 1936), když vymezíme rozsah proměnlivosti znaků a vlastností kolem jádra určitého logického typu a jím definujeme určitou logickou třídu. Toto vymezení může být zcela subjektivní nebo empiricko-statistické, vycházející z větší četnosti objektů kolem jádra typu než v přechodech mezi typy.

6.1.1 Objekt syntaxonomie — individuum

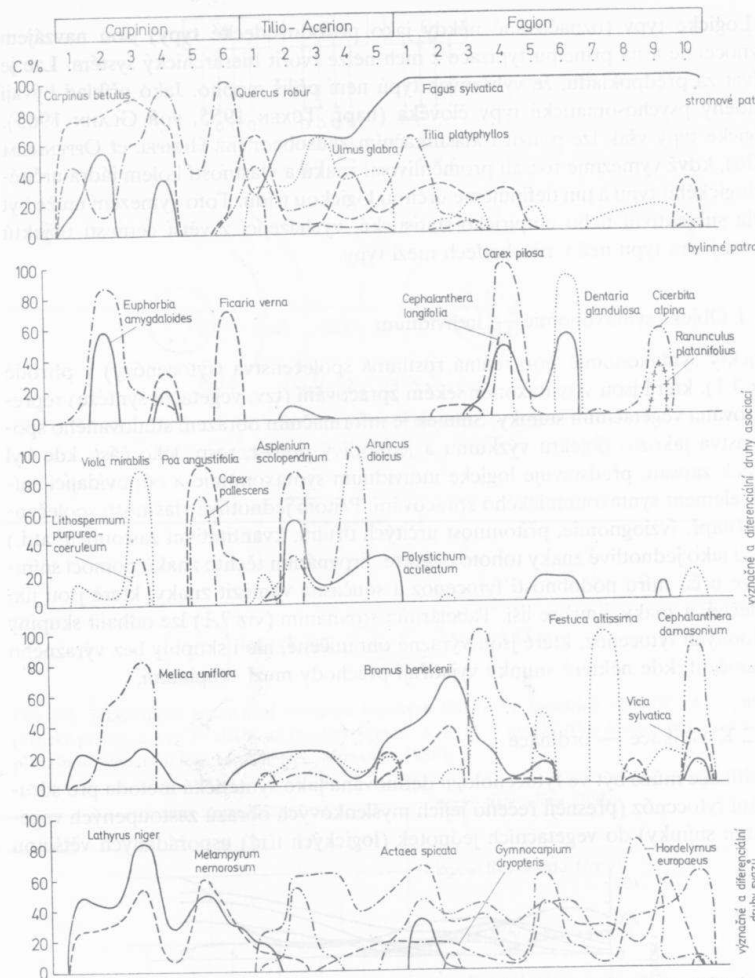
Objekty syntaxonomie jsou reálná rostlinná společenstva (fytocenózy) v přírodě (viz 3.1), která jsou v syntaxonomickém zpracování (tzv. vegetační syntéze) reprezentována vegetačními snímky. Snímek je informačním obrazem studovaného společenstva jakožto objektu výzkumu a jednotlivý porost, resp. jeho část, kde byl snímek zapsán, představuje logické individuum syntaxonomie a odpovídající snímek element syntaxonomického zpracování. Přitom jednotlivé vlastnosti společenstva (např. fyziognomie, přítomnost určitých druhů, kvantitativní zastoupení atd.) slouží jako jednotlivé znaky tohoto objektu. Srovnáním těchto znaků pomocí snímků lze určit míru podobnosti fytocenóz a současně vymezit znaky, které jsou jim společné, a znaky, jimiž se liší. Tabelárním srovnáním (viz 7.1) lze odhalit skupiny podobných fytocenóz, které jsou výrazně ohraničené, ale i skupiny bez výrazného ohraničení, kde některé snímky vyjadřují přechody mezi skupinami.

6.1.2 Klasifikace — ordinace

Klasifikace může být ve fytoecologii definována jako syntetická metoda pro sdružování fytoecenóz (přesněji řečeno jejich myšlenkových obrazů zastoupených vegetačními snímky) do vegetačních jednotek (logických tříd) uspořádaných většinou



Obr. 46. Rozdělení populací některých druhů dřevin podél vlhkostního gradientu v pohořích Siskyou Mts. (nahore) a Santa Catalina Mts. (dole) (sec. WHITTAKER 1967: 229 — upraveno).



Obr. 47. Rozdělení populací některých vybraných druhů v asociacích svazů *Carpinion*, *Tilio-Acerion* a *Fagion* v České socialistické republice (sec. MORAVEC et al. 1982, MORAVEC 1989); *Carpinion*: 1 — *Melampyrum nemorosum*-*Carpinetum*, 2 — *Carici pilosae*-*Carpinetum*, 3 — *Primula veris*-*Carpinetum*, 4 — *Tilio*-*Carpinetum*, 5 — *Tilio-Betuletum*, 6 — *Stellario-Tiliatum*; *Tilio-Acerion*: 1 — *Aceri*-*Carpinetum*, 2 — *Scolopendrio-Fraxinetum*, 3 — *Lunario-Aceretum*, 4 — *Arunco-Aceretum*, 5 — *Mercuriali-Fraxinetum*; *Fagion*: 1 — *Tilio platyphylli*-*Fagetum*, 2 — *Tilio cordatae*-*Fagetum*, 3 — *Melico*-*Fagetum*, 4 — *Carici pilosae*-*Fagetum*, 5 — *Dentario enneaphylli*-*Fagetum*, 6 — *Dentario glandulosae*-*Fagetum*, 7 — *Festuco*-*Fagetum*, 8 — *Viola reichenbachianae*-*Fagetum*, 9 — *Aceri*-*Fagetum*, 10 — *Cephalanthero*-*Fagetum*.

v hierarchickém systému. Přitom určitá fytocenóza nesmí být zařazena současně do několika jednotek téhož ranku. Pomocí pojmenování jednotlivých vegetačních jednotek je možno pojmenovat jednotlivé fytocenózy, které do nich patří. To usnadňuje sdělování informací o studovaných fytocenózách.

Znovuobjevení individualistického pojetí vegetace řadou amerických autorů (např. CURTIS et MCINTOSH 1951, CURTIS 1955 a zejména WHITTAKER 1951, 1956, 1967, 1973) vyústilo v odmítání vegetačních jednotek i klasifikace a v pojetí vegetace jako kontinua druhových populací, v němž vymezení vegetačních jednotek je zatíženo subjektivitou badatele (viz též 3.1). Na plynulé přechody však bylo usuzováno většinou nepřímou z generalizovaných diagramů chování dominant podél ekologických gradientů (obr. 46 — též MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 333). Proto byla těmito autory prosazována ordinace jako jediná adekvátní metoda syntetického zpracování vegetace.

Ordinace je syntetická metoda pro uspořádání fytocenóz v dvou- až mnohorozměrném souřadnicovém prostoru podle stupně podobnosti či vzdálenosti pomocí matematického aparátu moderní statistiky za použití samočinných počítačů (viz 7.2.4). Pojmenování jednotlivých fytocenóz i budování systému zde zpravidla odpadá.

Pravidlo ekologické individuality druhů však není v rozporu s regionální vazbou optim určitých druhů na určité typy fytocenóz tj. na určité vegetační jednotky, ani se sdružováním druhů do skupin vymezujících určité vegetační jednotky (obr. 47).

Klasifikace a ordinace jsou dnes pokládány za vzájemně se doplňující postupy vegetační syntézy.

6.1.3 Logická třída — syntaxon

Dostatečně informativním, přehledným a snadno použitelným obecným fytocenologickým systémem může být pouze otevřený klasifikační systém — hierarchický systém vegetačních jednotek tj. logických tříd. Logická třída může být definována rozsahově (extenzionálně) nebo obsahově (intenzionálně) — (BERKA 1958: 95). Rozsahové vymezení logické třídy představuje výčet jejích prvků a třída je určena jednoznačně jen tehdy, jsou-li uvedeny všechny její prvky. U tříd o předem neznámém počtu prvků, jako je tomu v přírodovědeckých klasifikacích, je důležitější obsahové vymezení, které definuje logickou třídu vlastnostmi (znaky) příslušejícími jen prvkům dané třídy (a to každému z nich) a žádným jiným (např. BERKA 1958). Příslušnost určitého prvku do určité logické třídy je určována souhlasem prvku s definicí třídy. Logická třída je definována jednoznačně jen tehdy, je-li možno rozhodnout, zdali určitý prvek do dané třídy patří, či ne, což není v přírodovědeckých klasifikacích vždy splnitelné.

Logické třídy, jejichž prvky představují logická individua, jsou nazývány třídami prvního řádu. Mohou být seskupovány jako prvky do nadřazené třídy druhého řádu (ranku), třídy druhého řádu jako prvky do třídy třetího řádu atd. Tím vzniká

hierarchický systém logických tříd. Podle teorie logických tříd platí v takovém hierarchickém klasifikačním systému podmínka, že prvkem třídy určitého řádu smí být pouze třída o řád nižší. Tím je podmíněna uzavřenost hierarchické struktury klasifikačního systému. Z uvedeného též plyne, že logická třída obsahující pouze jediný prvek není s tímto prvkem totožná. Například rod *Welwitschia* obsahující pouze jediný druh — *Welwitschia mirabilis* — nesmí být považován za totožný s tímto druhem.

V syntaxonomii odpovídají logickým třídám vegetační jednotky. Pro vegetační jednotky bez určitého ranku byly navrženy termíny „cenon“, resp. „fytoecenon“ (BARKMANN et al. 1958) a „nodum“ (POORE 1955: 259) a někdy bývá v tomto smyslu užíván i výraz „společenstvo“. Pro jednotky určitého ranku se ujal termín „syntaxon“.

Intenzionální definici vegetační jednotky představují znaky, podle nichž lze rozhodnout, zdali určitý prvek (porost či vegetační jednotka nižšího ranku) do dané vegetační jednotky patří, či nikoliv. Extenzionální definici vegetační jednotky pak představují prvky (porosty, resp. vegetační jednotky nižšího ranku), které byly do dané jednotky zařazeny. Pro budování fytoecenologického klasifikačního systému mají prvořadou úlohu intenzionální definice, neboť umožňují zařazení nově studovaných porostů.

V definici vegetační jednotky lze jako znaky použít fyziognomii porostů, převládající druh (nebo druhy jednotlivých vegetačních pater) nebo přítomnost určitého druhu či skupiny druhů (s případným přihlédnutím k jejich kvantitativnímu zastoupení); v úvahu jsou brány i další vlastnosti fytoecenóz vyplývající z jejich ekologie (vazba na určitý typ stanoviště) či rozšíření (vazba na určité území). Druhy, které svou přítomností odlišují určitou jednotku od jiné, byly označeny jako diagnostické druhy (WHITTAKER 1962: 128). Tyto druhy je možno rozlišit na význačné (charakteristické) druhy, jsou-li omezeny pouze na určitou jednotku, kterou vymezují vůči všem ostatním (tj. všestranně), a diferenciální, vymezují-li jednotku pouze vůči některé (některým) a přesahují svým výskytem ještě do dalších jednotek. Určitou vegetační jednotku může vůči všem ostatním vymezit i kombinace diferenciálních druhů. Jako diagnostické druhy možno použít i ty, které odlišují vegetační jednotky výrazným rozdílem kvantitativního zastoupení, tj. s těžištěm kvantitativního zastoupení v určité jednotce a slabým či vyznívajícím zastoupením v ostatních jednotkách.

Diagnostické druhy bývají v korelaci s určitými ekologickými a geografickými charakteristikami společenstev a vegetační jednotky jsou většinou charakterizovány skupinou diagnostických druhů vykazujících vzájemnou cenologickou korelaci, tj. společný, v přírodě se opakující výskyt. Čím početnější je skupina diagnostických druhů, tím výrazněji je daná jednotka charakterizována. Skupiny diagnostických druhů mají však pouze regionální platnost a v jiných územích se jejich druhy mohou vyskytovat v odlišných druhových kombinacích.

Požadavek, aby definice vegetační jednotky obsahovala pouze znaky (či vlast-

nosti) příslušející každému z jejich prvků a žádnému jinému, není v syntaxonomii plně splnitelná. Diagnostické druhy dosahují zřídka stoprocentní stálosti v dané jednotce a často se setkáme s jejich výskytem (i když s nízkou stálostí) v jiných jednotkách. Skupina diagnostických druhů určité jednotky je v maximálním (či dokonce plném) počtu zastoupena jen v některých porostech, které představují „jádro“ jednotky (odpovídající logickému typu). V ostatních porostech druhy s nižší stálostí střídavě chybějí a jejich počet plynule klesá až na spodní mez, která je většinou odhadována subjektivně jakožto syntaxonomická hranice jednotky (přítom bývá brán zřetel i na postupné přibývání diagnostických druhů sousedních jednotek).

Uvedené okolnosti i jevy vegetačního kontinua (přechody mezi fytoecenózami i jednotkami) si vynutily pružnější pojetí intenzionální definice vegetačních jednotek, než jak to vyžaduje teorie klasifikace. Vegetační jednotky (zejména v nižším ranku) začaly být chápány jako logické (přírodovědecké) typy (TUXEN 1955, WHITTAKER 1962, von GLAHN 1965), pro jejichž rozlišení jsou rozhodující jejich „jádra“ a nikoliv hranice. Nicméně porosty uvnitř hranice jednotky jsou považovány za prvky dané jednotky ve smyslu logické třídy, což odpovídá klasifikačně pojatým logickým typům (např. HEMPEL et OPPENHEIM 1936). Nověji se podobnou problematiku snaží řešit z obecného hlediska teorie fuzzy množin (např. NOVÁK 1986).

Takto budovaná fytoecenologická klasifikace nese rysy přirozených klasifikací, a ač je ovlivněna subjektivitou badatelů, nelze ji považovat za zcela umělou. Její vědecký význam tkví v tom, že určuje každému zkoumanému objektu jeho místo, usnadňuje přehlednost celkového inventáře vegetačních jednotek, ukazuje jejich vzájemné vztahy a tvoří tak souřadný systém fytoecenologie.

6.2 Jednotlivé směry a školy syntaxonomie

Vznik jednotlivých směrů a škol syntaxonomie byl pomíněn jednak stavem znalostí flór a velikostí studovaných území, jednak variabilitou vegetace a jejich životních podmínek. Z významnějších lze uvést: 1. fyziognomický směr, 2. severské směry, 3. anglo-americké směry, 4. ruské a sovětské směry, 5. curyšsko-montpelliérský směr. Numerické postupy představují spíše určitou techniku syntaxonomie než samostatný směr (viz 7.2).

6.2.1 Fyziognomický směr

Tento směr stojí na počátku vývoje syntaxonomie a fytoecenologie vůbec. Vznikl na začátku 19. stol. v době velkých přírodovědeckých cest do zemí s dosud neznámou flórou. Za jeho zakladatele jsou považováni Alexander von Humboldt a A. Grisebach. Srovnání vegetace rozsáhlých území s různými makroklimatickými podmínkami umožnila odhalit závislost vegetačních jednotek vymezených na základě fyziognomie (vzhledu) na klimatu. Formace užívaná jako základní jednotka tohoto

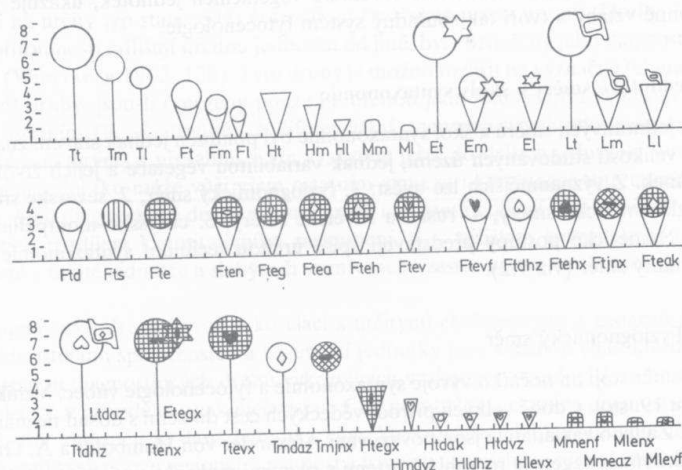
směru byla definována poprvé GRISEBACHEM (1838: 160 — „pflanzegeographische Formation“) jako seskupení rostlin charakterizované určitým fyziognomickým rázem. Tento termín však byl a je užíván jak ve smyslu klasifikační jednotky, tak pro označení jednotlivých fytoocenóz (v konkrétním smyslu).

Fyziognomický (formační) směr vybudoval hierarchický klasifikační systém (formační klasifikace) vycházející z fyziognomické a obecně ekologické charakteristiky formací, zjištěné observačními metodami v terénu, tj. bez analýzy porostů a stanovištních činitelů. Systém má tuto hierarchickou strukturu:

vegetační typ > formační třída > formační podtřída > formační skupina >
> formace > subformace.

Fyziognomický směr pracoval zpočátku deduktivním a divizivním způsobem a zasloužil se o vypracování prvního uceleného klasifikačního systému vegetace celé Země (např. BROCKMANN-JEROSCH et RÜBEL 1912). Deduktivní a divizivní postup spočíval v rozčlenění vegetace Země (určitého území) na vegetační typy, které pak byly členěny na formační třídy — ty dále na formační podtřídy, formační skupiny a formace.

Severští autoři — von POST (1851) a později HULT (1881) a SERNANDER (1898) — začali prosazovat induktivní postup ve fyziognomickém směru, který vycházel z analýzy malých ploch přesně vymezených v jednotlivých porostech. Výsledky těchto prací vyústily ve vymezení vegetačních jednotek na základě převládajících druhů (dominant) a ve vznik uppsalské fytoocenologické školy. To představovalo zjemnění krité-



Obr. 48. Grafické a abecední symboly pro znázornění struktury rostlinných společenstev (sec. DANSE-REAU 1957 — upraveno).

rií fyziognomického směru, neboť shodnou fyziognomii společenstva určuje především tatáž dominant. Znamenalo to krok vpřed, i když v řadě případů bylo vymezení formací prováděno bez analýzy jednotlivých porostů.

Z významných autorů fyziognomického směru lze uvést ještě další: např. De Candolle, Diels, Drude, Rübél, Schimper, Warming a řada ruských autorů (viz 6.2.4). Z československých autorů patřil k tomuto směru zejména DOMIN (1917, 1923a), který pro formaci používal výraz rostlinný útvar.

K modernizaci induktivního přístupu ve fyziognomickém směru přispěli v poslední době KÜCHLER (1947, 1949) zavedením souboru symbolů pro mapování vegetace na fyziognomickém podkladě a zejména DANSEREAU (1951, 1957 — obr. 48), který přepracoval Küchlerův návrh a zavedl abecední a grafické symboly, jimiž lze poměrně přesně vyjádřit strukturu kteréhokoliv rostlinného společenstva bez formální klasifikace.

V poslední době je fyziognomický směr používán při studiu vegetace tropů (např. RICHARDS, TANSLEY et WATT 1940, BEARD 1955) a pro vegetační systém celé Země (např. ELLENBERG et MUELLER-DOMBOIS 1967 a SCHMITHÜSEN 1968).

6.2.2 Severské směry

Tyto směry nepředstavují jednotnou školu, i když mají určité společné rysy. Vyvinuly se ve Skandinávii a některých dalších zemích při Baltském moři. Jde vesměs o klasifikační postupy opírající se o dominantní druhy a o větší či menší nezávislost jednotlivých pater vícepatrových fytoocenóz. Obě tyto koncepce byly vyvolány povahou severské vegetace, druhově chudé a monotónní, jakož i ekologickou jednotvárností území. Rostlinná společenstva jsou zde vesměs ostře odlišená a navzájem ohraničená dominantami bylinného nebo mechového patra. Tato patra se jakoby nezávisle kombinují mezi sebou navzájem, ale i se stromovým patrem, druhově velmi chudým. V severských směrech lze rozlišit tyto školy:

1. Uppsalská škola

Vznik uppsalské školy lze formálně položit k datu 1914, kdy SERNANDER na univerzitě v Uppsale založil Ústav rostlinné biologie — Växtbiologiska Institution (viz TRASS et MALMER 1978: 206). Zde působil Gustav Einar Du Rietz*, významný fytoocenologický teoretik a metodolog a mluvčí této školy, který usiloval o metodologicky jednotnou koncepci studia vegetace jak v analytické, tak v syntetické fázi, a o jasné definice jak studovaných objektů, tak metod a používaného pojmového aparátu. Vývoj uppsalské školy byl silně ovlivněn konfliktem se školou Braun-Blanquetovou.

První teoretickou a metodologickou koncepcí zveřejnil DU RIETZ (1921) na základě starších prací této školy. Podle ní je asociace definována jako rostlinné

* Pozn. aut.: Pro mladší čtenáře uvádíme, že jméno autora se vyslovuje „dyrie“.

společenstvo charakterizované určitými konstantami (tj. druhy se stálostí 90 až 100 %) a určitou fyziognomií (DU RIETZ et al. 1920: 18). Du Rietz předpokládal, že konstanty jsou ostře odlišeny od druhů s nižší stálostí a že jejich počet vždy přesahuje počet druhů v nižších stálostních třídách (pravidlo konstance). Du Rietz však používal výrazy asociace a konstance odlišně než současní i tehdejší zastánci curyško-montpelliérského směru. Výraz asociace používal ve smyslu „konkrétní vegetační jednotky“, tj. pro reálný soubor fytoocenóz (DU RIETZ 1921: 15, 17), a nikoliv pro abstraktní klasifikační jednotku (logickou třídu). Tento přístup označil WHITTAKER (1962: 78) jako „community-unit theory“ (tj. pojetí reálných vegetačních jednotek). V raných pracích nečinila uppsalská škola rozdíl mezi konstancí ve smyslu stálosti (viz 7.1.1) a frekvencí (viz 5.4.3), a proto lze pravidlo konstance označit spíše jako pravidlo frekvence. V praxi však autoři této školy vymezovali asociace pomocí dominant s odůvodněním, že tyto druhy patří mezi konstanty, protože převládají v porostu (DU RIETZ 1921: 216).

Na základě kritiky představ, že konstanty jsou ostře odlišeny od druhů s nižší stálostí, publikoval DU RIETZ (1930) novou koncepci uppsalské školy. Podle ní byla asociace definována dominantou, resp. dominantami jednotlivých pater, a současně byl pro ni zaveden termín sociace (který navrhl RÜBEL – DU RIETZ 1929, 1930: 299).

V letech 1930–1954 se uppsalská škola postupně sblížovala s curyško-montpelliérským směrem a věnovala pozornost i vyšším vegetačním jednotkám, pro něž DU RIETZ (1930: 368) navrhl dva paralelní hierarchické systémy:

1. Synuziální jednotky:

panformion
formion
subformion
federion
asocion
konsocion
socion

2. Fytoocenologické jednotky:

panformace
formace
subformace
federace
asociace
konsociace
sociace

Na 6. mezinárodním botanickém kongresu v Amsterdamu v r. 1935 bylo dohodnuto (DU RIETZ 1936): 1. užívat termín sociace pro vegetační jednotky charakterizované dominantami ve smyslu skandinávských fytoocenologů, 2. užívat termín asociace pro jednotky charakterizované hlavně význačnými a diferenciálními druhy ve smyslu curyško-montpelliérského směru, 3. spojovat sociace a asociace do svazů a ty do vyšších jednotek curyško-montpelliérského systému. Jako první se o to pokusil NORDHAGEN (1937). Na 8. mezinárodním botanickém kongresu v Paříži v r. 1954 předložil DU RIETZ (1957) hierarchický systém kombinující uppsalské jednotky v nejnižších rancích s jednotkami curyško-montpelliérského směru ve středních rancích a s formačními jednotkami v nejvyšších rancích:

panformace > formace > subformace > svaz > podsvaz > asociace >
> subasociace > konsociace > sociace.

V dalších letech uppsalská škola postupně splynula s curyško-montpelliérským směrem, přičemž vznikl současný „švédský přístup“ ve fytoocenologii (TRASS et MALMER 1973: 545), který se zajímá hlavně o maloplošnou variabilitu vegetace a jednotky nižšího ranku — sociaci a union.

Uppsalská škola ovlivnila i vývoj fytoocenologie v Československu. Jako první použil její metodiku a klasifikační principy HILITZER (1925). Sociaci vymezenou podle dominant bylinného patra použil poprvé DOMIN (1931), avšak spíše deduktivním způsobem, tj. bez analytického snímkového materiálu. Principy uppsalské školy použili též DEYL (1940) a NEUHÄUSL (1956).

2. Finská škola

Zakladatelem a vůdčí osobností této školy byl A. Cajander, který jako první aplikoval klasifikační principy a postupy skandinávských fytoocenologů pro lesnické účely. Proto je znám především jako tvůrce moderní teorie a metodiky typologie lesů (CAJANDER 1909). V zapomenutí však upadá, že tento autor použil jako první tabulku vegetačních snímků pro porovnání jejich druhového složení (CAJANDER 1905).

Cajander použil dominant bylinného patra trvalých lesních společenstev pro vymezení stanovištních typů. K určitému stanovištnímu typu přiřazoval též sukcesní a regenerační stadia daného trvalého lesního společenstva. Stanovištní typy byly seskupovány do tříd stanovištních typů podle zásobení stanoviště vodou a živinami. Stanovištním typům byly podřazeny lesní typy vymezené podle dominant stromového patra. Cajander je nazýval asociacemi — odpovídají však sociacím uppsalské školy.

Principy a metody finské typologie lesů byly použity i v jiných zemích, hlavně však v zemích s vegetací severského typu (FREY 1973: 421–422). V Československu byli finskou školou ovlivněni zejména HILITZER (1927) a MIKYŠKA (1928a, 1930).

3. Estonský synuziální směr

Tento směr, jehož vůdčí osobností byl Teodor Lippmaa, představuje pouze absolutizaci zkušeností severských fytoocenologů s relativní nezávislostí jednotlivých vegetačních pater — synuzií — tvořících vícepatrové fytoocenózy. Pojem synuzie jakožto strukturně ekologické složky fytoocenózy (biocenózy) byl propracován ve střední Evropě (GAMS 1918 — viz 4.5) a velmi dobře odpovídal poznatkům severských fytoocenologů o více či méně autonomním chování jednotlivých vegetačních pater (LIPPMAN 1933, 1935).

Základní synuziální jednotka byla autorem nejprve nazývána asociací, popř. jednopatrovou asociací (Einschichtassoziation, association unistrate — 1. c.), později termínem union (LIPPMAN 1938, 1939), který navrhl DU RIETZ (1936: 585).

Jako jednotku podřazenou unionu použil LIPPMAN (l. c.) geografickou facii, jako nadřazené jednotky navrhl asociční rod (resp. rod unionů), asociční čeleď, série a třídu (LIPPMAN 1939). Většího rozšíření, zejména mezi bryo- a lichenocenology doznaly termíny, které navrhl pro synuziální jednotky DU RIEZ (1936: 585), zejména societa pro jednotku podřazenou unionu a federace pro jednotku nadřazenou. Jednotky vyšších ranků — subformion, formion a panformion (viz str. 96) nebyly převzaty a místo nich byly použity termíny řád a třída (WILMANN 1962) nebo ordulus a classcula (BARKMAN 1970).

V duchu Lippmanově pokračuje ve studiích synuzií TRASS (1964) a jeho spolupracovníci (např. MAZING 1965). Jinde nenalezl Lippman mnoho následovníků. Vícepatrové fytoocenózy, jejichž druhové populace zakořeňují přibližně v témže půdním prostoru, jsou klasifikovány vesměs jako celky. Pouze synuzie osídlující odlišná dílčí prostředí ve fytoocenóze (např. epifytické synusie) nebo lišící se svou funkcí bývají klasifikovány samostatně.

6.2.3 Anglo-americké směry

Anglo-americké směry v syntaxonomii rovněž nepředstavují stejnorodý metodologický soubor. Navazují též na fyziognomický směr a na vymezování nižších vegetačních jednotek pomocí dominant, avšak vymezování vegetačních jednotek se dalo dlouho spíše deduktivně. Vegetace byla členěna nejprve v rámci formačního systému a na něj navázalo detailnější členění formací pomocí dominant zjišťovaných zprvu observační metodou, později náročnějšími analytickými postupy. WHITTAKER (1973: 389) nazývá tyto vegetační jednotky dominantními typy (dominance types). Použití dominantních typů zde bylo vyvoláno pracovními obtížemi při studiu druhově bohatých společenstev v nesmírně rozlehlém území. Charakteristickým rysem anglo-amerických směrů je jejich ovlivnění teoriemi z jiných úseků fytoecologie.

1. Clementsův směr

Clementsův směr je poznamenán teorií sukcese a klimaxu, ztotožněním formace s klimaxem (viz 10.3) a připodobněním k organismu. CLEMENTS (1916a) používá tedy termín formace pouze pro klimaxová společenstva a společenstva sukcesních sérií hodnotí jen jako vývojová stadia určité formace.

CLEMENTS (1916a) zavedl dva paralelní hierarchické klasifikační systémy — jeden pro klimaxová společenstva (climax units), druhý pro sukcesní stadia (seral units), které postupně zdokonaloval. Hierarchickou strukturu těchto systémů uvádí tento přehled (WEAVER et CLEMENTS 1938: 99):

Klimaxové jednotky	Sukcesní jednotky
formace	
asociace	asociés
konsociace	konsociés

faciace	facies
societa	sociés
aspekt	aspekt
patro	patro
	kolonie
	rodina (family)

Clementsovo pojetí formace vycházelo z fyziognomického principu a nelišilo se příliš od pojetí ostatních autorů té doby. Členění formace na asociace, vyjadřující klimatické odchylky v rámci určité klimaxové formace, se opíralo o dominanty. Konsociace byly charakterizovány jedinou dominantou a faciace kombinací dominant (WEAVER et CLEMENTS 1938). Society byly charakterizovány subdominantními druhy.

Clementsův systém převládal v první polovině našeho století ve Spojených státech amerických a podstatně ovlivnil i fytoecologii ve Velké Británii (TANSLEY 1939). Nikdy však nebyl převzat v úplnosti a všemi anglo-americkými autory.

2. Další směry

Po druhé světové válce se ve Spojených státech amerických začaly uplatňovat induktivnější postupy v třídění vegetace a klasifikační systém byl oprostěn od sukcesních hypotéz. Dominanční typy začaly být vymezovány na základě detailnějších analýz vegetace, avšak většinou jen na základě kvantitativního zastoupení („importance values“) druhů nejvyššího patra (např. dřevin v lesních a křovinných společenstvech — viz WHITTAKER 1973: 391).

Dominanční typy nalezly široké uplatnění v anglo-americké fytoecologii pro snadnou rozlišitelnost v přírodě bez podrobné znalosti flóry (WHITTAKER 1973: 394) i jistou objektivnost jejich vymezení (znamenající však jen stejné pojmenování pro porosty se stejnou dominantou). Takto pojaté a vymezované dominantní typy, spojované většinou do nadřazených formací, nepředstavují jednotku standardního rozsahu. Nehodí se proto pro obecnou klasifikaci vegetace (WHITTAKER 1973: 394), o kterou anglo-američtí autoři zatím nejeví velký zájem.

V padesátých letech začalo do anglo-americké fytoecologie pronikat použití samočinných počítačů a dominantní typy začínají být studovány v rámci ekologických gradientů. V té době bylo anglo-americkými fytoecology „znovuobjeveno“ Gleasonovo individualistické pojetí (viz 3.1), které zcela ovládlo myšlení amerických autorů. To vše vyvolalo jak ostrou kritiku klasifikačních postupů, zejména curyšsko-montpellierského, tak nástup ordinačních metod za použití numerických technik považovaných za adekvátní kontinuální proměnlivosti vegetace (např. GOODALL 1954, GREIG-SMITH 1957, 1964, WHITTAKER 1973).

Zkušenosti z dalších let ukázaly, že ordinace nemůže být rovnocennou náhradou klasifikace (viz 7.2.7). Ostatně souběžně s ní byly vyvinuty i numerické klasifikační postupy, proti nimž nebylo možno vznést námitky použité proti curyšsko-montpellierskému postupu (viz 7.2.3). Pro řadu amerických zastánců ordinace je příznačné,

že se v ní opírají jen o druhy nejvyššího vegetačního patra jako při vymezování dominantních typů. Například ordinace lesů státu Wisconsin (CURTIS 1959) byla provedena bez zřetele na druhové složení bylinného patra.

6.2.4 Ruské a sovětské směry

Ruská fytocenologie (označovaná většinou termínem geobotanika) se rozvíjela především studiem vegetace rozsáhlých rovinatých území s jednotvárnou vegetací, zejména v boreální zóně. To usnadnilo pronikání vlivů severských směrů do původně formačního přístupu. Ruskou a sovětskou fytocenologii podstatně ovlivnily práce ruských a sovětských pedologů formulující teorii geneze klimazonálních půd. Proto teoretické a metodické principy curyško-montpelliérského směru odvozené ze studia bohaté vegetace maloplošných území s členitou morfologií a pestrrou geologickou stavbou zde dlouho nemohly nalézt odezvu. Ruská a sovětská fytocenologie je naopak charakterizována snahou dokonale porozumět studovaným objektům (rostlinným společenstvům, fytocenózám) a přesně definovat jednotlivé pojmy. Proto se v ní objevuje tolik teoretických prací a diskusí.

S výjimkou školy Ramenského je ruská a sovětská syntaxonomie (tento termín prakticky není v SSSR používán) charakterizována klasifikačním přístupem používajícím smíšený hierarchický systém. Základní jednotka, nazývaná většinou asociace, řidčeji sociace, je vymezována na základě dominant (označovaných často termínem edifikátor viz 4.2.3) hlavních vegetačních pater v podstatě podle principů uppsalské školy a odpovídá rozsahem sociaci této školy (ALJECHIN 1936: 350). Sociace (pokud jsou používány) jsou sdružovány do asociací. Formace je vymezována podle dominanty převládajícího patra, tedy jako dominantní typ odpovídající konsociaci uppsalské školy, a zaujímá v systému střední hierarchický rank. Nadřazené jednotky odpovídají většinou jednotkám fyziognomického klasifikačního systému; jsou to formační skupina, formační podtřída, formační třída a vegetační typ. Tyto jednotky jsou vymezovány podle převládajících ekobiomorf, tj. vzrůstových forem (ALEKSANDROVA 1973: 515), vyjadřujících určité ekologické charakteristiky. Někteří autoři doplňují hierarchii jednotek jednotkami vymezovanými na základě fylogenetických, resp. florogenetických hledisek.

Ruská a sovětská syntaxonomie dovedla organicky spojit deduktivní a divizivní (rozčleňující) postup třídění vegetace rozsáhlých území „shora“ (tj. počínaje od nejvyšších jednotek) na základě fyziognomicko-ekologických kritérií s induktivním a aglomerativním (sdružovacím) postupem „zdola“ rozlišováním nižších vegetačních jednotek podle dominant v rámci omezeného území. Současně s klasifikací však ruští a sovětsští autoři používali souřadnicových soustav ekologických řad pro vyjádření ekologických vztahů nižších vegetačních jednotek. Díky těmto postupům zvládli jak klasifikaci (a zmapování) vegetace celého území Sovětského svazu v generelu, tak detailní studie vegetace malých území s vyjádřením ekologických vztahů rozlišených jednotek.

Moderní ruská fytocenologie se začala rozvíjet po r. 1910 po období formačního směru charakterizovaného pracemi významných autorů, jako byli např. Gordjagin, Koržinskij, Kostyčev, Krasnov, Krylov, Kuznecov, Litvinov, Ruprecht a Tanfiljev. Tehdy vznikly dvě nejvýznamnější klasifikační školy — leningradská a moskevská — a rozvíjel se i Ramenského směr ekologické ordinace. TRASS (1976: 199) uvádí ještě další školy, které se lišily spíše názory na obecné pojmy a termíny než syntaxonomickou metodikou.

Po r. 1950 začíná období přehodnocování a zavádění nových metod a toto období pokračuje plynule až do současného syntetického období. Dosavadní školy (včetně leningradské a moskevské) tehdy zanikají a vytvářejí se nová seskupení vědců (TRASS 1976: 200). Do sovětské geobotaniky pronikají numerické metody (např. VASILEVIČ 1969), vegetační jednotky jsou propojovány s krajinně geografickými (viz str. 102) a výsledky klasifikace jsou aplikovány ve vegetačním mapování. Začínají být přijímány i principy curyško-montpelliérského směru (např. MIRKIN 1968, MIRKIN et ROSENBERG 1978, MIRKIN, GOGOLEVA et KONONOV 1985).

Pro posouzení rozdílů jednotlivých klasifikačních směrů je uvedena srovnávací tabulka (tab. 8); dále jsou uvedeny jen nejdůležitější z nich.

1. Leningradská škola

Zakladatelem a hlavním představitelem byl SUKAČEV (např. 1915, 1918, 1928). Sukačev používal zprvu jako základní vegetační jednotky formace, které rozlišoval podle dominant jednotlivých pater (ALEKSANDROVA 1973: 496, 506). Po r. 1915 vlivem bruselského botanického kongresu nahradil autor termín formace termínem asociace. Asociace představovala pro Sukačeva nejen jednotku základní, ale zároveň nejnižší v hierarchickém systému. V r. 1918 zavedl Sukačev klasifikační jednotky vyšších ranků, které se staly základem hierarchických systémů používaných v Sovětském svazu (tab. 8).

V r. 1942 se Sukačevova pozornost zaměřila na biogeocenózu (viz 3.4), a tím se autor stal zakladatelem sovětského biogeocenologického směru (např. SUKAČEV 1942, 1945, 1960, 1965, SUKAČEV et DYLLIS 1964).

2. Moskevská škola

Vůdčí osobností byl V. A. Aljechin, dalšími členy byly Alerkiev, Dochmanová, Jeleněvskij, N. Ja. Kac, Koževnikov a Uranov. Tato škola přispěla k propracování klasifikace a k prohloubení její metodiky (tab. 8). Aljechin vyloučil z pojmu rostlinného společenstva rostlinná seskupení nemající schopnost obnovy, resp. nevykazující dynamický systém vnitro- a mezidruhových vztahů a vztahů k prostředí, jako jsou např. iniciální stadia, agrofytocenózy či umělé rostlinné porosty (viz 3.1). Avšak na rozdíl od Sukačeva chápal Aljechin pojem rostlinné společenstvo (resp. fytocenóza) jako pojmy obecně označující rostlinná seskupení všech ranků.

Moskevská škola zavedla v r. 1935 jako základní a současně nejnižší klasifikační jednotku sociaci (ALJECHIN 1935), kterou vymezovala podle dominant a kondomi-

nant jednotlivých vegetačních pater (pravidlo převládání — ALJECHIN 1936). Asociace nadřazená sociaci byla vymezována na základě společných edifikátorů a shody většiny dominant ve většině pater.

3. Fylocenogenetická klasifikace

Termín fylocenogeneze zavedl SUKACEV (1942) pro změny, které se ve vegetaci odehrávají v důsledku evoluce druhů (viz 10.5). SOČAVA (1944) použil tento termín pro přirozený systém fytoocenóz odrážející jejich historii a genezi. LAVRENKO (1959) použil v témže smyslu termín historicko-genetická klasifikace a vedle Sočavy řadí k jejím zastáncům Leskova a Korčagina. V. B. Sočava rozpracoval fylocenogenetickou klasifikaci v řadě prací a dosáhl též určité vazby s krajinnými, resp. geografickými jednotkami (SOČAVA 1944, 1946, 1964), a tím spojení geografie s geobotanikou.

Ústřední jednotkou Sočavovy klasifikace se stala fratrie formací, která zahrnuje třídy formací příbuzné fylocenogeneticky, avšak často s odlišnou fyziognomií

Tab. 8. Přehled vegetačních jednotek hlavních ruských a sovětských škol a představitelů

Leningradská škola (SUKACEV 1918)	Moskevská škola (ALJECHIN 1935)	ŠENNIKOV (1935)
vegetační typ (shodná vzrůstová forma dominant)	vegetační typ (shodná převládající vzrůstová forma)	vegetační typ (shodná vzrůstová forma v převládajícím patře)
facie	formační třída	formační třída
—	formační skupina	formační skupina
formace (shodná dominanta nejvyššího patra)	formace (shodná dominanta nejvyššího patra)	formace (shodná převládající vzrůstová forma)
—	—	asociační třída
—	asociační skupina	asociační skupina
asociace (shodné složení a struktura + shoda dominant)	asociace (shoda většiny pater)	asociace (zvláštnosti složení a struktury)
—	sociace (shodné dominanty a kondominanty jednotlivých pater, stejný počet pater)	subasociace/varianta (ekologické, resp. chorologické odchylky)

(např. třídy lesní, křovinné i bylinné — SOČAVA 1944: 11). Do jisté míry odpovídá tato jednotka Braun-Blanquetovu „okruhu společenstev“ (Gesellschaftskreis — BRAUN-BLANQUET 1925, viz ALEKSANDROVA 1973: 515). V ostatních pracích použil SOČAVA (např. 1957, 1968) termíny běžné v sovětské literatuře (tab. 8), avšak dal jim poněkud odlišný obsah: tím odlišnější, čím je rank vyšší. Například vegetační typ představuje vegetační komplex krajiny a území s určitými ekologickými a sukcesními sériemi. Pro vegetační mapu Země vypracoval SOČAVA (1964) klasifikaci vegetace, v níž vegetační typy spojil do nadřazených jednotek: do skupin vegetačních typů a ty do systémů vegetačních typů.

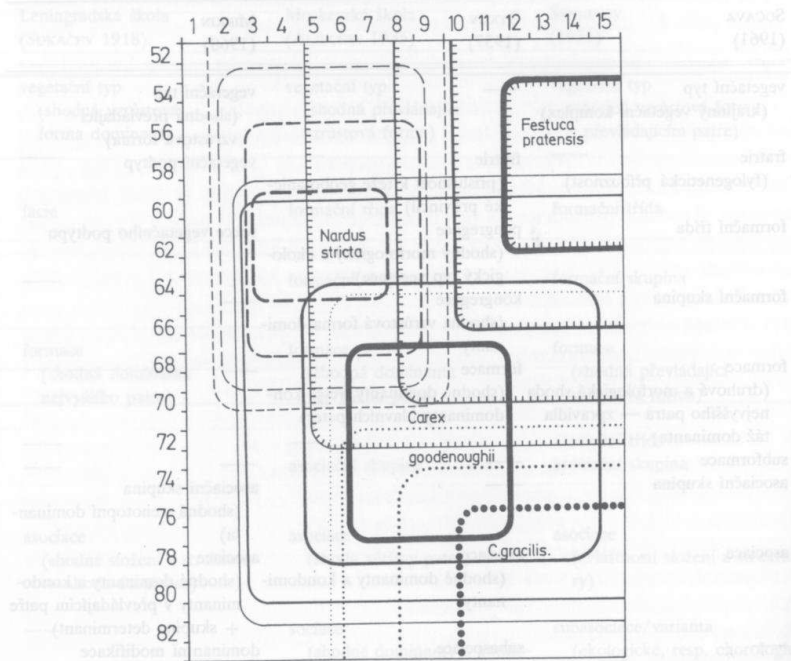
4. Škola ekologické ordinace L. G. Ramenského

Jde o směr neklasifikační, který v ruské a sovětské fytoocenologii založil a rozvinul RAMENSKIJ (1924, 1938, 1953) bez výpočetní techniky na základě pojetí vegetace jakožto kontinua dávno před anglo-americkými autory (viz též 3.1). Ramenskij

SOČAVA (1961)	BYKOV (1957)	MIRKIN (1968)
vegetační typ (krajinný vegetační komplex)	—	vegetační typ (shodná převládající vzrůstová forma)
fratrie (fylogenetická příbuznost)	fratrie (příslušnost k téže geobotanické provincii)	vegetační podtyp
formační třída	pangregace (shodný morfologický a ekologický typ vegetace)	sekce vegetačního podtypu
formační skupina	kongregace (shodná vzrůstová forma dominant)	—
formace (druhov a morfologická shoda nejvyššího patra — zpravidla táž dominanty)	formace (shodné dominanty, resp. kondominanty hlavních pater)	—
subformace	—	—
asociační skupina	—	asociační skupina (shodná stenotopní dominanty)
asociace	asociace (shodné dominanty a kondominanty)	asociace (shodné dominanty a kondominanty v převládajícím patře + skupina determinant)
—	subasociace	dominantní modifikace

považoval uspořádání rostlinných společenstev do řad, resp. soustav ekologických stupnic podle ekologických gradientů za nejlepší způsob systematizace údajů o kontinuální vegetaci, avšak nezavrhoval proto klasifikaci jako takovou (spíše kritizoval její tehdejší metody). Dalším význačným rysem autora je snaha o získání výsledků, které by byly využitelné v praxi, zejména v zemědělství.

Základní myšlenkou Ramenského metodiky ekologické ordinace bylo vyhledat v dané vegetační oblasti určitý počet standardních vegetačních snímků typických pro gradient ekologických faktorů. Na jejich základě lze pak vymezit generalizované jednofaktorové ekologické řady, v nichž změna druhového složení standardních snímků vyjadřuje ekologickou gradaci určitého faktoru. Tyto standardní snímky byly získány jako průměrné snímky výběrem jednoduchou technikou tabelárního srovnávání odchylek druhového složení (za respektování kvantitativního zastoupení) a postupného vylučování nejodlišnějších snímků (RAMENSKIJ 1929, 1930). Jako nejdůležitější ekologické faktory byly sledovány vlhkost a její proměnlivost, trofie půdy, salinita půdy, intenzita aluviálních procesů a intenzita pastvy. Jejich gradace



Obr. 49. Izoplety jednotlivých druhů v souřadnicovém ekologickém diagramu (sec. RAMENSKIJ 1938 — upraveno).

byla většinou zjišťována nepřímo pomocí druhového složení společenstev v ekologických řadách v přírodě. Vyhledání standardních snímků vycházelo ze snímků charakterizujících oba protilehlé póly ekologické řady; z nich byl interpolován hypotetický „střední“ standardní snímek a pomocí tabelárního srovnávání vybrán ze souboru snímků skutečný standardní snímek. Podobně bylo možno stanovit stupně ležící mezi středem ekologické řady a jejími póly atd., čímž byla ekologická řada postupně zjemňována. Generalizované jednofaktorové ekologické řady byly vypracovány pro každý ekologický faktor zvlášť a stupnice bylo možno kombinovat ve vícerozměrný ordinací systém. Výsledky ekologické ordinace vegetačních snímků byly zobecňovány zpravidla v podobě dvourozměrných diagramů (vlhkost — trofie) izoplety jednotlivých druhů, vyjadřujících jejich rozmístění v závislosti na gradientu daných faktorů (obr. 49).

6.2.5 Curyšsko-montpeliérský směr

Tento směr je zde pojat v širším smyslu, než jak jej chápou jeho ortodoxní zastánci. Zahnuje všechny autory, kteří se při diagnóze syntaxonů opírají o celkové druhové složení rostlinných společenstev. Tím se tento směr (označovaný též jako floristicko-fytoocenologický) podstatně liší od předešlých směrů opírajících se o dominanty nebo fyziognomii.

Princípem klasifikačního postupu curyšsko-montpeliérského směru je současná klasifikace rostlinných společenstev a jejich znaků (druhového složení, struktury, ekologických či chorologických charakteristik). Za nejvýznamnější znak je pokládána přítomnost určitého druhu, za méně významné jeho převládnutí (dominanta) nebo funkce ve struktuře společenstva (např. přítomnost stromového patra). Kvantitativní zastoupení druhů a struktura společenstev jsou proto hodnoceny v korelaci s kvalitativním druhovým složením, na něž je kladen největší důraz. Ústředním kritériem pro hodnocení syntaxonomického významu druhů je jejich vazba na určitý syntaxon, pro níž Braun-Blanquet použil ne příliš vhodný termín „věrnost“ druhu.

Vznik tohoto směru byl podmíněn zkušeností autorů s druhově bohatou vegetací morfologicky a geologicky pestrých území (Alpy, Středomoří). Důležitým předpokladem pro jeho vznik byla důkladná znalost flóry, a to nejen jmen a znaků jednotlivých druhů, nýbrž i jejich rozšíření a chování v přírodě.

Zakladatelem tohoto směru je Carl Schröter z Curychu a za jeho počátek bývá považováno zveřejnění práce o loukách (STEBLER et SCHRÖTER 1892), v níž byly základní jednotky (nazývané „Typus“) vymezovány podle druhového složení. Pak následovalo několik vegetačních studií (např. SCHRÖTER et KIRCHNER 1902, BROCKMANN-JEROSCH 1907), jež reprezentovaly tzv. curyšskou školu. BROCKMANN-JEROSCH (l. c.) zavedl pojem stálost druhu, vyjadřující podíl porostů (resp. snímků), v nichž se určitý druh vyskytuje, z celkového počtu analyzovaných porostů. Druhy rozdělil na stálé (konstanty — stálost nad 50 %), přídatné (akcesorické — stálost 25 — 50

%) a náhodné (akcidentální — stálost pod 25 %). Stálé druhy omezené pouze na určitou vegetační jednotku označil autor jako druhy význačné (charakteristické — „Charakterpflanzen“).

Na 3. mezinárodním botanickém kongresu v Bruselu v r. 1910 byla asociace navržena jako základní jednotka vegetačního systému v definici, kterou vypracovali Charles Flahault (Montpellier) a Carl Schröter (Curych) v tomto znění: „Asociace (porostní typ) je rostlinné společenstvo určitého floristického složení, jednotlivých stanovištních podmínek a jednotné fyziognomie“ (FLAHAULT et SCHRÖTER 1910).

V dalším desetiletí jsou vydávány další vegetační studie (RÜBEL 1912, BRAUN [-BLANQUET] 1913, 1915 aj.), v nichž asociace (popř. jejich podjednotky — subasociace a facie) byly vymezovány podle druhového složení, avšak byly včleňovány do formací a nadřazených jednotek fyziognomického klasifikačního systému (např. RÜBEL 1912). Důležitou událostí bylo založení soukromého geobotanického ústavu v Curychu Eduardem Rübelem dne 7. 11. 1918. V tomto ústavu působil až do r. 1926 Rübelův asistent Josias Braun-Blanquet. Z metodologického hlediska jsou významné zmíněné Braun-Blanquetovy práce, v nichž autor rozšiřuje pojem význačných druhů i na druhy s nižší stálostí a definuje je na základě věrnosti. Autor též včleňuje do definice asociace požadavek přítomnosti jednoho či několika význačných druhů, což se stalo podstatou tzv. Braun-Blanquetovy školy.

Významný mezník v rozvoji tohoto směru představují tři práce, které začátkem dvacátých let zveřejnili BRAUN-BLANQUET (1921), BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD (1922) a RÜBEL (1922). Tyto práce vedly k tomu, že TANSLEY (1922) dal tomuto směru název curyško-montpelliérská škola.

BRAUN-BLANQUET (1921: 323) uvádí v této zásadní metodologické práci definici asociace na základě význačných druhů: „Asociace je rostlinné společenstvo charakterizované určitými floristickými a sociologickými (organizačními) znaky, které projevuje přítomností význačných druhů (věrných, pevných a preferujících) jistou samostatností.“ Autor zde člení druhy podle stupně věrnosti na:

A — význačné druhy:

- 5 — věrné — vyskytující se výlučně nebo téměř výlučně v určitém společenstvu (tj. vegetační jednotce),
- 4 — pevné — vázané především na určité společenstvo, ale vyskytující se vzácně i v jiných,
- 3 — preferující — vyskytující se v několika společenstvech, avšak dávající jednomu z nich přednost,

B — průvodní druhy:

- 2 — indiferentní — bez preference určitého společenstva,

C — nahodilé druhy:

- 1 — cizí — nahodile či výjimečně proniknůvší z jiného společenstva.

BRAUN-BLANQUET (l. c.) též rozšířil použití význačných druhů i pro jednotku nadřazenou asociaci („skupinu asociací“), pro niž navrhl termín svaz.

Rübelova kniha je jednou z prvních metodických příruček synekologie a vegetační analýzy a dokumentuje úzké sepětí syntaxonomie curyško-montpelliérského směru se synekologií.

V práci z r. 1925 položil BRAUN-BLANQUET základ hierarchického klasifikačního systému curyško-montpelliérského směru navržením těchto hlavních ranků nadřazených asociaci: svaz, řád, třída a vegetační okruh, vymezovaných (s výjimkou vegetačního okruhu) pomocí význačných druhů. Autor však omezil platnost věrnosti význačných druhů pouze na studované, klimaticky jednotné území (l. c.: 131, 143—144). To sice odpovídá situaci v přírodě, avšak představuje to závažnou překážku pro budování obecně platného klasifikačního systému.

Vymezování asociací a nadřazených syntaxomů pomocí význačných druhů znamenalo rozřídění druhů ve společenstvech na (význačné) druhy asociací, svazové, řádové a třídní. K nim pak přibýly diferenciální druhy (viz 6.1.3), nejprve pro subasociaci (KOCH 1926), později pro další hierarchické ranky. Systém byl budován induktivně počínaje vymezením asociací, jejich sdružováním do svazů, svazů do řádů a řádů do tříd a nebyl zpočátku zcela uzavřen (tj. klasifikace nebyla prováděna až po třídy). Rovněž členění druhů podle diagnostického významu se dalo induktivně na základě tabelární syntézy snímkového materiálu (viz 7.1) vesměs floristicky jednotných území. Důležitým mezníkem bylo založení Mezinárodní stanice pro středomořskou a alpskou geobotaniku (Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine — zkratka SIGMA) Braun-Blanquetem v Montpellier v r. 1930 za finančního přispění jeho manželky G. Blanquetové. Braun-Blanquet byl přednostou této stanice až do své smrti v r. 1980, kdy stanice přestala prakticky existovat. Ze zkratky francouzského názvu „SIGMA“ byl odvozen název sigmatismus, používaný pro Braun-Blanquetovu školu hlavně ve francouzské literatuře.

Studium vegetace dalších území ukázalo omezenou platnost význačných druhů, což se stalo zdrojem oprávněné kritiky. Odlišné diagnostické hodnocení téhož druhu v různých územích a jeho časté přehodnocování jen posílilo nedůvěru v metodologický princip Braun-Blanquetovy školy.

Přes tyto obtíže začal Braun-Blanquet a jeho žáci budovat na principu význačných druhů obecně platný fytocenologický systém. Dálo se tak v jednotlivých svazcích „Prodromu“ (BRAUN-BLANQUET et al. 1933—1940), v nichž byl shrnut a přehodnocen snímkový a tabulkový materiál dosud známých syntaxonů Evropy. Byl to krok k syntaxonomii na vyšší úrovni, který však vedl k devalvaci pojmu „význačný druh“. Význačné druhy stanovené v menších územích byly většinou přehodnoceny na druhy diferenciální s případnou platností lokálních význačných druhů v některých územích (BRAUN-BLANQUET et MOOR 1938: 5).

Poslední pokus o záchranu význačných druhů, jakožto obligátního požadavku pro asociaci, provedl KNAPP (1942) návrhem ranku „hlavní asociace“ (Hauptassoziation), která spojuje příbuzné, geograficky vymezené asociace a je natolik široce pojatá, že může být charakterizována ještě obecně platnými význačnými druhy. Tento návrh však nebyl následován.

S devalvací význačných druhů stoupl význam diferenciálních druhů a zejména význam význačné druhové kombinace pro vymezení asociace, zahrnující též druhy s vysokou stálostí (BRAUN-BLANQUET 1925: 146, BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD 1925: 10).

Období od druhé světové války po současnost se vyznačuje pružnějšími přístupy ke klasifikaci rostlinných společenstev na základě druhového složení, jakož i snahou o objektivizaci syntaxonomických postupů — řazení vegetačních snímků a detekce syntaxonů na základě koeficientů podobnosti buď pomocí matic, nebo dendritů podobnosti (viz 7.1.2). Významný mezník tvoří práce SCAMONIHO (1955) a ELLENBERGA (1956), v nichž byl poprvé přesně popsán postup tabelární syntézy snímkového materiálu (viz 7.1.1).

Poznatek, že většina význačných druhů nemá obecnou platnost, vedl k jejich rozčlenění na význačné druhy lokální, regionální (teritoriální) a absolutní (BRAUN-BLANQUET 1951) a v důsledku toho k rozlišení asociací lokálních, regionálních a generálních (WESTHOFF et VAN DER MAAREL 1973: 660—662). Neuspokojivost tohoto řešení a stoupající počet asociací bez význačných druhů (byť jen lokálních), nalézajících se mnohdy i v rozmezí ekologického optima určitých svazů („centrální asociace“ — viz DIERSCHKE 1981), si vynutily ústup od ortodoxního Braun-Blanquetova učení.

Jednou z cest bylo vymezování asociací pomocí diferenciálních druhů (nabývajících popř. významu lokálních význačných druhů) ve spojení s význačnými druhy svazu, resp. vyšších syntaxonů (např. OBERDORFER 1957). Význačné druhy začínají být chápány pouze jako druhy ohniskové, mající těžiště výskytu v určitém syntaxonu („Schwerpunktarten“ — OBERDORFER 1973: 168), což lépe vystihuje situaci v přírodě. Ústup od ortodoxního pojetí význačných druhů byl vyjádřen i navržením neutrálních termínů, jako „indikační druhová skupina“ (např. HOLUB, HEJNÝ, MORAVEC et NEUHÄUSL 1967) a „diagnostické druhy“ pro význačné a diferenciální druhy (WHITTAKER 1962: 128).

Další cestou bylo vymezování asociací (popř. vyšších syntaxonů) pomocí kombinace skupin druhů podobného fytoocenotického chování („sociologické, resp. fytoocenologické skupiny druhů“), z nichž některé mohou odpovídat význačným druhům určitých syntaxonů (SCAMONI et PASSARGE 1959, PASSARGE et HOFMANN 1964, HEGG 1965, MORAVEC 1965, JURKO 1973). Tento postup bývá někdy označován jako škola SCAMONIHO, PASSARGEHO a HOFMANNA (1965) — KLÖTZLI (1972).

Von GLAHN (1965: 24) přesněji formuloval Gamsův názor (GAMS 1941), že není principiálního rozdílu mezi význačnými a diferenciálními druhy: význačné druhy představují mezní případ diferenciálních druhů tím, že vymezují určitý syntaxon vůči všem ostatním, tj. všestranně; jejich přítomnost však není nezbytná na žádné hierarchické úrovni. Diferenciální druhy vymezují určitý syntaxon jen vůči některému syntaxonu (některým syntaxonům), tj. jednostranně, a teprve jejich kombinace jej vymezuje všestranně; to označil JURKO (1973) jako multilaterální diferenciální syntaxonů.

Až v této době se curyšsko-montpelliérský směr začíná vyrovnávat s druhově chudými rostlinnými společenstvy bez význačných a diferenciálních druhů (např. DIERSCHKE 1981). Stoupá syntaxonomický význam vyšší dominance některých druhů, hodnocené jako projev cenotického optima (ohniskový význačný druh) — viz asociace řádu *Magnocaricetalia*.

Vzniká též snaha o vyrovnání se s ekologickou a chorologickou (geografickou) variabilitou syntaxonů, jež se navzájem prolínají. Chorologická variabilita byla objevena později než variabilita podmíněná ekologicky a v ranku asociace byla vyjadřována geografickými epitety, např. *Caricetum davallianae bohemicum* KLIKA 1931, *Caricetum davallianae carpaticum* SILLINGER 1933. Po druhé světové válce vedla tato dvojí variabilita ke vzniku dvou až vícerozměrných systémů i u autorů hlásících se k Braun-Blanquetově škole. MEIJER DREES (1951) zavedl pro podjednotku asociace tři jednotky téhož ranku, avšak mající odlišný statut: vikařiantu (podmíněnou geograficky), variantu (podmíněnou makroklimaticky, popř. též geograficky) a subasociaci (podmíněnou edaficky nebo mikroklimaticky). Tento návrh byl následován Oberdorferem a spolupracovníky, Barkmanem, Neuhäuslem a Neuhäuslovou-Novotnou.

V šedesátých letech byla věnována pozornost geografické variabilitě vyšších syntaxonů (např. SOO 1964). PASSARGE et HOFMANN (1967, 1968) rozšířili tento princip na všechny hierarchické ranky, přičemž podřadili geograficky pojaté syntaxy dosavadním „ekologicko-edafickým“.

Tato dualita fytoocenologického systému není dosud vyřešena. Přes věcně zdůvodnitelné rozlišení určitého hierarchického ranku na jednotky různého statutu ztrácí dvou- a vícerozměrný systém na přehlednosti a jednoznačnosti a nelze jej doporučit (MORAVEC 1975a, 1980).

V této době se přistupuje i k syntaxonomickému hodnocení antropicky ovlivněných rostlinných společenstev, jež byla dosud opomíjena. Jde o polopřirozené lesy, v nichž určité druhy v důsledku hospodářského zásahu vytvářejí faciální degradační fáze (MIKYŠKA 1964), dále o ruderalní společenstva bez význačných druhů, která BRUN-HOOL (1966) a KOPECKÝ et HEJNÝ (1973) řadí jako jednotky bez určitého ranku („společenstva“) do nejbližší nadřazeného syntaxonu identifikovatelného význačnými druhy, a konečně o společenstva lesních kultur cenoticky cizích dřevin (HADAČ et SOFRON 1980).

Definice syntaxonů na základě druhového složení umožnila tomuto směru vybudovat induktivně syntaxonomický systém s touto hierarchickou strukturou:

Syntaxony hlavního ranku:	Syntaxony vedlejšího ranku:
třída (classis)	podtřída (subclassis)
řád (ordo)	podřád (subordo)
svaz (alliancia)	podsvaz (suballiancia)
asociace (associatio)	subasociace (subassociatio)
	varianta
	subvarianta

Facie, která je charakterizovaná pouze lokálním převládnutím některého druhu v porostu bez kvalitativní změny jeho druhového složení, již nebývá za syntaxon považována.

Syntaxony hlavního ranku tvoří uzavřenou kostru systému, z níž plynou tyto důsledky:

1. Asociace představuje základní syntaxon tohoto systému, tj. nejnižší povinnou klasifikační jednotku, která se stává skutečně nejnižší u společenstev, jejichž variabilita neumožňuje vymezení podjednotek nižšího ranku. Asociace musí (dříve či později) být podřazena jednomu jedinému svazu, svaz jednomu jedinému řádu a řád jedné jediné třídě.

2. Kterýkoliv syntaxon nadřazený asociaci musí obsahovat alespoň jeden syntaxon nejbližší nižšího hlavního ranku.

3. Syntaxony vedlejšího ranku jsou oprávněné jen tehdy, jestliže byly rozlišeny v rámci již existujícího nadřazeného syntaxonu hlavního ranku.

První důsledek vyjadřuje zásadu enkapse hierarchického klasifikačního systému a mohlo by se zdát, že je v rozporu s dosavadní praxí syntaxonomie. Určitá asociace bývá jednotlivými autory řazena do různých svazů podle individuálního syntaxonomického pojetí. To však není v rozporu s uzavřeností hierarchického systému, pokud tato asociace není zařazena současně do několika svazů v jedné a téže práci.

Syntaxony vedlejšího ranku tvoří povinnou složku hierarchického systému a jsou používány jen v případě potřeby. Syntaxony vedlejšího ranku podřazené asociaci nejsou dosud stabilizovány (s výjimkou subasociace).

Syntaxony nadřazené třídě rovněž nejsou stabilizovány a systém není v celosvětovém měřítku dobudován. Zvolna se prosazuje užívání ranku oddělení (divisio — JAKUCS 1967), který je ještě definován na základě druhového složení. Neméně nadějně a i snadněji proveditelné se zdá navázání floristicko-fytocenologického systému pomocí formace, jakožto syntaxonu nadřazeného třídě (PASSARGE 1966), na systém formačních jednotek. První praktický pokus provedl PASSARGE (1978) pro středo-evropská společenstva.

7 TECHNIKA SYNTÉZY FYTOCENOLOGICKÝCH DAT

Analytická data o jednotlivých fytocenózách získaná v terénu (viz kap. 5) jsou nepřehledná a obtížně sdělitelná. Představují elementární fytocenologická data (většinou v podobě snímků), která nutno utřídit a zobecnit v procesu jejich syntetického zpracování, označovaném jako vegetační syntéza.

O zpracování vegetační syntézy pro účely syntaxonomické klasifikace se zasloužil zejména curyšsko-montpeliérský směr (viz 6.2.5). Tato syntéza se opírá především o druhové složení (zejména kvalitativní) a o strukturní znaky fytocenóz. Jejím cílem je vymezení vegetačních jednotek a určení znaků, které jsou pro ně charakteristické a odlišují je od jiných vegetačních jednotek. Proto vegetační syntéza curyšsko-montpeliérského směru zvýrazňuje diskontinuity ve vegetaci. Nejjednodušším způsobem syntetického zpracování fytocenologických dat (snímků či souhrnných tabulek) je jejich tabelární syntéza. Tabelární zpracování snímků však bylo použito (byť mnohem řidčeji) i při studiu hranic či přechodů mezi společenstvy (např. FALIŇSKI 1962, viz též 5.6).

Numerické metody (viz 7.2) mají tendenci prezentovat výsledky zpracování fytocenologických dat v podobě kontinua. To se týká i metod numerické klasifikace, zejména metody jednoduché cesty (viz 7.2.3.3); pouze diskriminační analýza (7.2.4.3) je schopna určit, zda mezi rozlišenými skupinami snímků existují diskontinuity.

7.1 Technika vegetační syntézy curyšsko-montpeliérského směru

7.1.1 Tabelární syntéza vegetačních snímků

Srovnávání druhového složení snímků velmi usnadní, jsou-li zapsány ve fytocenologické tabulce. Tato tabulka je maticí, v níž sloupce představují snímky a řádky jsou použity pro druhy. Každý snímek je zde zapsán v odpovídajícím sloupci hodnotami kvantitativního zastoupení přítomných druhů (viz 5.4) v řádcích odpovídajících druhů. Počet polí (prvků) v matici fytocenologické tabulky je dán násobkem počtu snímků a počtu zastoupených druhů. Část matice zůstává prázdná, tj. obsahuje pole bez záznamu druhu.

Aby tabulka podávala informaci o floristické podobnosti snímků přehledně, tj. aby byly odlišeny skupiny snímků podobného složení a rovněž skupiny druhů

[illegible]

Uvedený postup byl podrobně popsán a ilustrován příklady až v polovině padesátých let (SCAMONI 1955, ELLENBERG 1956), a proto byl dlouho považován za subjektivní a pro začátečníky to byl nesnadný úkol.

Při tabelární syntéze je možno v tabulkách zachovat rozčlenění druhů do jednotlivých vegetačních pater, není to však nutné. V určitých případech se lze omezit na nejbohatší patro a ostatní patra doplnit až do první verze diferencované tabulky.

Při sestavování hrubé tabulky (tab. 9) se snímky patřící k určitému typu vegetace

Do předposledního sloupce tabulky se u každého druhu zapíše počet snímků s jeho

Stálost druhů (v procentech) se vypočítá podle vzorce:

3. Vypracovať a odovzdať: 100% (100%)

$$C_i = \frac{a_i}{n} \cdot 100,$$

Tab. 10. Stálостní tabulka (snímkový materiál jako v tab. 9 — sestavil J. Moravec)

[illegible]

Někdy bývá stálost vyjadřována zlomkem, kde v čitateli je počet snímků s výskytem daného druhu a ve jmenovateli celkový počet snímků a_i/n . Často se stálost vyjadřuje v podobě tříd stálosti (většinou pěti) podle této stupnice:

Třída stálosti	Rozpětí stálosti v %
V	81—100
IV	61— 80
III	41— 60
II	21— 40
I	1— 20

Toto vyjádření stálosti (řidčeji se užívá desetičlenné stupnice) se zdá být dostatečně přesné a přehlednější než údaje v procentech. Jeho nevýhoda se však projeví při zpracování synoptických tabulek, zejména při výpočtu průměrné stálosti skupiny snímkových souborů. Vyjádření stálosti pomocí pěti tříd by nemělo být používáno, obsahuje-li soubor méně než 5 snímků; v těchto případech se stálost uvádí pouze počtem snímků (arabskou číslicí) s výskytem daného druhu.

3. Sestavení stálostní tabulky

Ve stálостní tabulce (tab. 10) se pořadí snímků nemění, druhy jsou však seřazeny podle klesající stálosti (a při stejné stálosti podle klesající dominance). Skupiny druhů s určitým rozpětím stálosti („stálостní skupiny druhů“ viz MORAVEC 1975b) je účelné oddělit volným řádkem, do něhož zapíšeme počet druhů skupiny v jednotlivých snímcích. Podle početního zastoupení stálостních druhových skupin (zejména o střední stálosti) ve snímcích lze provést nové seřazení snímků, které využijeme při vypracování dílčí tabulky.

4. Sestavení dílčí tabulky a vyznačení diferenciálních druhů

V této dílčí tabulce (tab. 11) jsou snímky řazeny v novém pořadí; druhy zůstávají seřazeny do stálостních skupin, z nichž se vypouštějí skupiny nejvyšší stálости a z druhů nejnižší stálости jsou uvedeny jen ty, které jsou nahromaděny v některých snímcích. Různým podtržením údajů dominance druhů lze zvýraznit podobnost jejich rozmístění v souboru snímků, což usnadní sestavení skupin diferenciálních druhů.

Dílčí tabulku lze použít též k úpravě seřazení snímků a k jejich rozdělení do výraznějších podsouborů.

5. Vypracování diferencované tabulky

V diferencované tabulce se skupiny diferenciálních druhů uspořádají podle snímků, které rozlišují. Jako první stojí skupina diferencující snímky při levém okraji tabulky, pak postupně skupiny druhů soustředěných do snímků střední části tabulky a nakonec skupina diferencující snímky při pravém okraji tabulky. Bloky dife-

renciálních druhů vytvoří tzv. „diagonální strukturu tabulky“. Za nimi následují další druhy seřazené podle klesající stálosti. Skupinu druhů o vysoké stálosti je však možno předradit před skupiny diferenciálních druhů. Druhy s nejnižší stálostí vyskytující se ve snímcích jednotlivě se zápisí za tabulku v pořadí snímků (popř. podle abecedy) s údajem čísla snímku a dominance.

První verze diferencované tabulky (tab. 12) nebývá dokonalá a často naznačí možná zlepšení v seřazení druhů nebo snímků, což vede k vypracování další verze tabulky. Do definitivní verze se do záhlaví doplní údaje o stanovištních poměrech každého snímku a k tabulce se připojí seznam lokalit s dalšími údaji (autor snímku, datum jeho zapsání, popř. doplnění, popř. citace práce, z níž byl snímek převzat ap.). Skupiny diferenciálních druhů se zvýrazní orámečkováním, které zdůrazní též podsoubory snímků, které již mohou odpovídat určitým syntaxonům.

Tab. 11. Dílčí tabulka s vyznačením diferenciálních druhů (J. Moravec)

Poradové číslo	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Pracovní číslo	13	11	8	1	6	15	4	18	9	5	10	12	3	17	16	2	7				
<i>Hemagone alpina</i>							1	1	1				1	1	1	2	1				12
<i>Vaccinium myrtillus</i>							+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+				12
<i>Hieracium alpinum</i>												1	2	1	1	1	1				10
<i>Solidago nemoralis</i>							1	+													10
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>												+	+	+	+	+	+				10
<i>Deschampsia cespitosa</i>							1	+	+	+	1										8
<i>Callamagrostis villosa</i>											1	+	+	1	+	+					8
<i>Malina coerulea</i>							4	4	3	4	4										6
<i>Polypodium bistorta</i>							2														6
<i>Phlox alba</i>																					6
<i>Trisetum europaeum</i>																					5
<i>Festuca rubra</i>																					5
<i>Calluna vulgaris</i>																					5
<i>Helianthemum sylvaticum</i>																					4
<i>Geranium robertianum</i>																					4
<i>Potentilla aurea</i>																					3
<i>Polypodium bistorta</i>																					3
<i>Rhinanthus alpinus</i>																					1
<i>Hypochaeris uniflora</i>																					1
<i>Leucorchis alba</i>																					1
<i>Deschampsia cespitosa</i>																					8
<i>Veratrum lobelianum</i>																					2
<i>Luzula lucida</i>																					2
<i>Hypericum selago</i>																					2
<i>Polytrichum formosum</i>																					8
<i>Cetraria islandica</i>																					7
<i>Pleurozium schreberi</i>																					6
<i>Polytrichum strictum</i>																					6
<i>Dicranum scoparium</i>																					3
<i>Cladonia rangiferina</i>																					3
<i>Sphagnum capillifolium</i>																					3
<i>Dicranum majus</i>																					1
<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>																					1
<i>Cladonia uncialis</i>																					1
<i>Phlox alba</i>																					3
<i>Hylocomium splendens</i>																					2
<i>Sphagnum russowii</i>																					2
<i>Sphagnum girgensohnii</i>																					2
<i>Barbilotopsis lycopodioides</i>																					2

V této diferencované tabulce (tab. 13) lze rozlišit dva výraznější podsoubory snímků, které lze pokládat za odlišené syntaxy; stálost druhů je proto v nich vypočtena odděleně. Podsoubor P je druhově chudší (4 — 12 druhů s průměrem 7,8) a prakticky bez mechového patra. Podsoubor Q je druhově bohatší (16 — 28 druhů s průměrem 15,2) a s vyvinutým mechovým patrem; zdali i ostatní skupiny snímků a jejich diferenciální druhy představují vegetační jednotky, je nutno prověřit.

Tab. 12. První verze diferencované snímkové tabulky krkonošských nardet (J. Moravec)

Poradové číslo snímku	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Pracovní číslo snímku	13	11	8	1	6	15	4	18	9	5	10	12	3	17	16	2	7				
<i>Nardus stricta</i>	5	4	3	1	3	2	1	4	5	4	2	5	5	5	4	4	4				18
<i>Deschampsia flexuosa</i>	2	2	2	2	2	2	1	1	2	3	1	1	1	1	1	2	2				18
<i>Anthriscus odoratum</i>	+	2	+	+	1	1	+	2	+	1	2	+	+	+	+	1	1				18
<i>Carex bigelowii</i>	2	1	+	1	+	+	1	+	2	+	1	+	1	+	1	1	1				17
<i>Molinia caerulea</i>							4	4	3	4	4	+									7
<i>Luzula stricta</i>							+	1	1												4
<i>Hemagone alpina</i>											1	1	+	1	1	1	1	2	1		12
<i>Vaccinium myrtillus</i>											+	+	+	1	+	+	1	+	+		12
<i>Solidago nemoralis</i>											+	1	+	+	+	+	+	+	+		10
<i>Callamagrostis villosa</i>											1	+	1	+	+	+	+	+	+		8
<i>Hieracium alpinum</i>													1	1	+	+	2	1	1		10
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>													+	+	+	+	1	+	+		10
<i>Pulsatilla alba</i>																+	+	+	+		6
<i>Trisetum europaeum</i>																+	+	+	+		6
<i>Festuca rubra</i>																	+	+	+		5
<i>Calluna vulgaris</i>																	+	+	+		5
<i>Helianthemum sylvaticum</i>																		+	+	+	5
<i>Geranium robertianum</i>																			+	+	5
<i>Potentilla aurea</i>																				+	3
<i>Polypodium bistorta</i>																				+	6
<i>Rhinanthus alpinus</i>																					1
<i>Hypochaeris uniflora</i>																					1
<i>Leucorchis alba</i>																					1
<i>Deschampsia cespitosa</i>																					8
<i>Veratrum lobelianum</i>																					2
<i>Luzula lucida</i>																					2
<i>Hypericum selago</i>																					2
<i>Polytrichum formosum</i>																					8
<i>Cetraria islandica</i>																					7
<i>Pleurozium schreberi</i>																					6
<i>Polytrichum strictum</i>																					6
<i>Dicranum scoparium</i>																					3
<i>Cladonia rangiferina</i>																					3
<i>Sphagnum capillifolium</i>																					3
<i>Dicranum majus</i>																					1
<i>Rhytidadelphus squarrosus</i>																					1
<i>Cladonia uncialis</i>																					1
<i>Phlox alba</i>																					3
<i>Hylocomium splendens</i>																					2
<i>Sphagnum russowii</i>																					2
<i>Sphagnum girgensohnii</i>																					2
<i>Barbilotopsis lycopodioides</i>																					2

Tab. 13. Druhá verze diferencované snímkové tabulky krkonošských nardet (J. Moravec)

Podspolob	P				M = 9	Q				M = 9
<i>Podspolob disto scintu</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
<i>Podspolob disto scintu</i>	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
<i>Podspolob disto scintu</i>	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
<i>Podspolob disto scintu</i>	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42
<i>Podspolob disto scintu</i>	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52
<i>Podspolob disto scintu</i>	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62
<i>Podspolob disto scintu</i>	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72
<i>Podspolob disto scintu</i>	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82
<i>Podspolob disto scintu</i>	83	84	85	86	87	88	89	90	91	92
<i>Podspolob disto scintu</i>	93	94	95	96	97	98	99	100	101	102
<i>Podspolob disto scintu</i>	103	104	105	106	107	108	109	110	111	112
<i>Podspolob disto scintu</i>	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122
<i>Podspolob disto scintu</i>	123	124	125	126	127	128	129	130	131	132
<i>Podspolob disto scintu</i>	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142
<i>Podspolob disto scintu</i>	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152
<i>Podspolob disto scintu</i>	153	154	155	156	157	158	159	160	161	162
<i>Podspolob disto scintu</i>	163	164	165	166	167	168	169	170	171	172
<i>Podspolob disto scintu</i>	173	174	175	176	177	178	179	180	181	182
<i>Podspolob disto scintu</i>	183	184	185	186	187	188	189	190	191	192
<i>Podspolob disto scintu</i>	193	194	195	196	197	198	199	200	201	202
<i>Podspolob disto scintu</i>	203	204	205	206	207	208	209	210	211	212
<i>Podspolob disto scintu</i>	213	214	215	216	217	218	219	220	221	222
<i>Podspolob disto scintu</i>	223	224	225	226	227	228	229	230	231	232
<i>Podspolob disto scintu</i>	233	234	235	236	237	238	239	240	241	242
<i>Podspolob disto scintu</i>	243	244	245	246	247	248	249	250	251	252
<i>Podspolob disto scintu</i>	253	254	255	256	257	258	259	260	261	262
<i>Podspolob disto scintu</i>	263	264	265	266	267	268	269	270	271	272
<i>Podspolob disto scintu</i>	273	274	275	276	277	278	279	280	281	282
<i>Podspolob disto scintu</i>	283	284	285	286	287	288	289	290	291	292
<i>Podspolob disto scintu</i>	293	294	295	296	297	298	299	300	301	302
<i>Podspolob disto scintu</i>	303	304	305	306	307	308	309	310	311	312
<i>Podspolob disto scintu</i>	313	314	315	316	317	318	319	320	321	322
<i>Podspolob disto scintu</i>	323	324	325	326	327	328	329	330	331	332
<i>Podspolob disto scintu</i>	333	334	335	336	337	338	339	340	341	342
<i>Podspolob disto scintu</i>	343	344	345	346	347	348	349	350	351	352
<i>Podspolob disto scintu</i>	353	354	355	356	357	358	359	360	361	362
<i>Podspolob disto scintu</i>	363	364	365	366	367	368	369	370	371	372
<i>Podspolob disto scintu</i>	373	374	375	376	377	378	379	380	381	382
<i>Podspolob disto scintu</i>	383	384	385	386	387	388	389	390	391	392
<i>Podspolob disto scintu</i>	393	394	395	396	397	398	399	400	401	402
<i>Podspolob disto scintu</i>	403	404	405	406	407	408	409	410	411	412
<i>Podspolob disto scintu</i>	413	414	415	416	417	418	419	420	421	422
<i>Podspolob disto scintu</i>	423	424	425	426	427	428	429	430	431	432
<i>Podspolob disto scintu</i>	433	434	435	436	437	438	439	440	441	442
<i>Podspolob disto scintu</i>	443	444	445	446	447	448	449	450	451	452
<i>Podspolob disto scintu</i>	453	454	455	456	457	458	459	460	461	462
<i>Podspolob disto scintu</i>	463	464	465	466	467	468	469	470	471	472
<i>Podspolob disto scintu</i>	473	474	475	476	477	478	479	480	481	482
<i>Podspolob disto scintu</i>	483	484	485	486	487	488	489	490	491	492
<i>Podspolob disto scintu</i>	493	494	495	496	497	498	499	500	501	502
<i>Podspolob disto scintu</i>	503	504	505	506	507	508	509	510	511	512
<i>Podspolob disto scintu</i>	513	514	515	516	517	518	519	520	521	522
<i>Podspolob disto scintu</i>	523	524	525	526	527	528	529	530	531	532
<i>Podspolob disto scintu</i>	533	534	535	536	537	538	539	540	541	542
<i>Podspolob disto scintu</i>	543	544	545	546	547	548	549	550	551	552
<i>Podspolob disto scintu</i>	553	554	555	556	557	558	559	560	561	562
<i>Podspolob disto scintu</i>	563	564	565	566	567	568	569	570	571	572
<i>Podspolob disto scintu</i>	573	574	575	576	577	578	579	580	581	582
<i>Podspolob disto scintu</i>	583	584	585	586	587	588	589	590	591	592
<i>Podspolob disto scintu</i>	593	594	595	596	597	598	599	600	601	602
<i>Podspolob disto scintu</i>	603	604	605	606	607	608	609	610	611	612
<i>Podspolob disto scintu</i>	613	614	615	616	617	618	619	620	621	622
<i>Podspolob disto scintu</i>	623	624	625	626	627	628	629	630	631	632
<i>Podspolob disto scintu</i>	633	634	635	636	637	638	639	640	641	642
<i>Podspolob disto scintu</i>	643	644	645	646	647	648	649	650	651	652
<i>Podspolob disto scintu</i>	653	654	655	656	657	658	659	660	661	662
<i>Podspolob disto scintu</i>	663	664	665	666	667	668	669	670	671	672
<i>Podspolob disto scintu</i>	673	674	675	676	677	678	679	680	681	682
<i>Podspolob disto scintu</i>	683	684	685	686	687	688	689	690	691	692
<i>Podspolob disto scintu</i>	693	694	695	696	697	698	699	700	701	702
<i>Podspolob disto scintu</i>	703	704	705	706	707	708	709	710	711	712
<i>Podspolob disto scintu</i>	713	714	715	716	717	718	719	720	721	722
<i>Podspolob disto scintu</i>	723	724	725	726	727	728	729	730	731	732
<i>Podspolob disto scintu</i>	733	734	735	736	737	738	739	740	741	742
<i>Podspolob disto scintu</i>	743	744	745	746	747	748	749	750	751	752
<i>Podspolob disto scintu</i>	753	754	755	756	757	758	759	760	761	762
<i>Podspolob disto scintu</i>	763	764	765	766	767	768	769	770	771	772
<i>Podspolob disto scintu</i>	773	774	775	776	777	778	779	780	781	782
<i>Podspolob disto scintu</i>	783	784	785	786	787	788	789	790	791	792
<i>Podspolob disto scintu</i>	793	794	795	796	797	798	799	800	801	802
<i>Podspolob disto scintu</i>	803	804	805	806	807	808	809	810	811	812
<i>Podspolob disto scintu</i>	813	814	815	816	817	818	819	820	821	822
<i>Podspolob disto scintu</i>	823	824	825	826	827	828	829	830	831	832
<i>Podspolob disto scintu</i>	833	834	835	836	837	838	839	840	841	842
<i>Podspolob disto scintu</i>	843	844	845	846	847	848	849	850	851	852
<i>Podspolob disto scintu</i>	853	854	855	856	857	858	859	860	861	862
<i>Podspolob disto scintu</i>	863	864	865	866	867	868	869	870	871	872
<i>Podspolob disto scintu</i>	873	874	875	876	877	878	879	880	881	882
<i>Podspolob disto scintu</i>	883	884	885	886	887	888	889	890	891	892
<i>Podspolob disto scintu</i>	893	894	895	896	897	898	899	900	901	902
<i>Podspolob disto scintu</i>	903	904	905	906	907	908	909	910	911	912
<i>Podspolob disto scintu</i>	913	914	915	916	917	918	919	920	921	922
<i>Podspolob disto scintu</i>	923	924	925	926	927	928	929	930	931	932
<i>Podspolob disto scintu</i>	933	934	935	936	937	938	939	940	941	942
<i>Podspolob disto scintu</i>	943	944	945	946	947	948	949	950	951	952
<i>Podspolob disto scintu</i>	953	954	955	956	957	958	959	960	961	962
<i>Podspolob disto scintu</i>	963	964	965	966	967	968	969	970	971	972
<i>Podspolob disto scintu</i>	973	974	975	976	977	978	979	980	981	982
<i>Podspolob disto scintu</i>	983	984	985	986	987	988	989	990	991	992
<i>Podspolob disto scintu</i>	993	994	995	996	997	998	999	1000	1001	1002
<i>Podspolob disto scintu</i>	1003	1004	1005	1006	1007	1008	1009	1010	1011	1012
<i>Podspolob disto scintu</i>	1013	1014	1015	1016	1017	1018	1019	1020	1021	1022
<i>Podspolob disto scintu</i>	1023	1024	1025	1026	1027	1028	1029	1030	1031	1032
<i>Podspolob disto scintu</i>	1033	1034	1035	1036	1037	1038	1039	1040	1041	1042
<i>Podspolob disto scintu</i>	1043	1044	1045	1046	1047	1048	1049	1050	1051	1052
<i>Podspolob disto scintu</i>	1053	1054	1055	1056	1057	1058	1059	1060	1061	1062
<i>Podspolob disto scintu</i>	1063	1064	1065	1066	1067	1068	1069	1070	1071	1072
<i>Podspolob disto scintu</i>	1073	1074	1075	1076	1077	1078	1079	1080	1081	1082
<i>Podspolob disto scintu</i>	1083	1084	1085	1086	1087	1088	1089	1090	1091	1092
<i>Podspolob disto scintu</i>	1093	1094	1095	1096	1097	1098	1099	1100	1101	1102
<i>Podspolob disto scintu</i>	1103	1104	1105	1106	1107	1108	1109	1110	1111	1112
<i>Podspolob disto scintu</i>	1113	1114	1115	1116	1117	1118	1119	1120	1121	1122
<i>Podspolob disto scintu</i>	1123	1124	1125	1126	1127	1128	1129	1130	1131	1132
<i>Podspolob disto scintu</i>	1133	1134	1135	1136	1137	1138	1139	1140	1141	1142
<i>Podspolob disto scintu</i>	1143	1144	1145	1146	1147	1148	1149	1150	1151	1152
<i>Podspolob disto scintu</i>	1153	1154	1155	1156	1157	1158	1159	1160	1161	1162
<i>Podspolob disto scintu</i>	1163	1164	1165	1166	1167	1168	1169	1170	1171	1172
<i>Podspolob disto scintu</i>	1173	1174	1175	1176	1177	1178	1179	1180	1181	1182
<i>Podspolob disto scintu</i>	1183	1184	1185	1186	1187	1188	1189	1190	1191	1192
<i>Podspolob disto scintu</i>	1193	1194	1195	1196	1197	1198	1199	1200	1201	1202

řit při dalším výzkumu a doložit novým materiálem snímků (pokud možno i z jiných území).

7.1.2 Použití jednoduchých numerických postupů při tabelární syntéze snímků

Snaha o objektivizaci tabelární syntézy snímků vedla k použití jednoduchých výpočtů k hodnocení podobnosti snímků na základě druhového složení (floristická podobnost) a k jejímu použití pro seřazení snímků v tabulce, popř. pro vymezení vegetačních jednotek.

1. Indexy podobnosti

Ke stanovení stupně podobnosti dvou snímků bylo navrženo několik typů indexů (koeficientů) vyjadřujících poměr druhů společných oběma snímkům k celkovému počtu druhů v nich zastoupených. Nejstarší index podobnosti (similarity) navrhl JACCARD (1901) ještě před rozvojem tabelární syntézy snímků a byl původně určen pro srovnání flór dvou území. Po něm následoval index Kulczyńského (KULCZYŃSKI 1928) a index Steinhaušův (MOTYKA 1947) známý spíše jako index Sørensenův (SØRENSEN 1948). Původně byla při výpočtu indexů použita pouze přítomnost druhů, avšak brzy se objevily modifikace respektující kvantitativní zastoupení druhů (tab. 14). V podstatě lze všechny indexy podobnosti použít jak pro kvalitativní, tak pro kvantitativní floristickou podobnost.

U indexů pro kvalitativní floristickou podobnost se projevuje jejich klesající citlivost na rozdíly v druhovém složení se stoupajícím počtem druhů ve snímcích. Indexy kvantitativní podobnosti ovlivňují především dominantní druhy. U rozsáhlejších snímkových souborů stoupá množství výpočtů geometricky s přibývajícím počtem snímků podle vzorce $n(n-1)/2$, takže výpočet pro větší snímkové soubory je vhodné svěřit počítači. Již pro tab. 9 s pouhými 18 snímky nutno provést 153 výpočty, což je pro kvalitativní druhové složení ještě poměrně jednoduché a rychlé.

Pro přípravu výpočtu indexu podobnosti je třeba připravit maticovou tabulku, v níž jsou jak vodorovně, tak svisle uvedena ve stejném pořadí čísla snímků (tab. 15). Do pravé horní poloviny se zapíše počty druhů společných pro jednotlivé páry snímků. Pod vodorovný řádek čísel snímků se napíše celkové počty druhů v jednotlivých snímcích.

Hodnoty indexu podobnosti se zapisují do průsečíků řádků a sloupců snímků v levé dolní polovině. Tyto hodnoty poskytují objektivnější kritérium podobnosti snímků a mohou sloužit pro určení takového pořadí snímků, v němž by nejpodobnější stály vedle sebe.

Subjektivní moment sem vnáší volba indexu a rozhodnutí, bude-li použito kvalitativního nebo kvantitativního druhového složení. Hodnoty indexu pro kvalitativní a kvantitativní podobnost se mohou lišit více než hodnoty různých indexů (tab. 14).

2. Seřazení snímků pomocí indexů podobnosti

Pro seřazení snímků pomocí hodnot indexů podobnosti lze použít dva postupy: maticový a síťový (McINTOSH 1978).

Maticový postup byl zaveden polskými autory na základě prací polského statistika Czekanowského („Czekanowského diferenční analýza“ — KULCZYŃSKI 1928, MOTYKA 1947, MATUSZKIEWICZ 1948 aj.). Jde o pokusné přerazování snímků ve zmíněné maticové tabulce, až je docíleno nahromadění nejvyšších hodnot indexu podél diagonály matice. Pro lepší přehlednost se číselné hodnoty nahradí grafickými (nebo barevnými) symboly pro třídy o určitém rozpětí indexu (obr. 50). Toto

Tab. 14. Indexy (koeficienty) podobnosti (IS) dvou snímků (sestavil J. Moravec)

Indexy kvalitativní floristické podobnosti:

Jaccardův index (JACCARD 1901):

$$IS_J = \frac{c}{A + B - c} \cdot 100 = \frac{7}{28 + 11 - 7} \cdot 100 = 21,9$$

$$= \frac{c}{a + b + c} \cdot 100 = \frac{7}{21 + 4 + 7} \cdot 100 = 21,9.$$

Kulczyńskiho index (KULCZYŃSKI 1928):

$$IS_K = \frac{c/A + c/B}{2} \cdot 100 = \frac{7/28 + 7/11}{2} \cdot 100 = \frac{0,25 + 0,63}{2} \cdot 100 = 44,0.$$

Steinhausův (Sørensenův) index (STEINHAUS ex MOTYKA 1947, SØRENSEN 1948):

$$IS_S = \frac{2c}{A + B} \cdot 100 = \frac{2 \times 7}{28 + 11} \cdot 100 = 35,9.$$

Hodnoty dosazované do vzorců (viz příklad — snímky 2 (= A) a 4 (= B) z tab. 9): A = počet druhů ve snímku A (28), B = počet druhů ve snímku B (11), c = počet společných druhů (7), a = počet druhů přítomných pouze ve snímku A (21), b = počet druhů přítomných pouze ve snímku B (4).

Indexy kvantitativní floristické podobnosti:

Modifikace Jaccardova vzorce:

Gleasonův vzorec (GLEASON 1920):

$$IS_{J/G} = \frac{\sum c_i}{\sum a_i + \sum b_i + \sum c_i} \cdot 100 = \frac{178,1}{18,9 + 17,7 + 178,1} \cdot 100 = 83,0.$$

Ellenbergův vzorec (ELLENBERG 1956):

$$IS_{E/B} = \frac{\sum c_i/2}{\sum a_i + \sum b_i + (\sum c_i/2)} \cdot 100 = \frac{89,1}{18,9 + 17,7 + 89,1} \cdot 100 = 70,9.$$

Modifikace Steinhausova vzorce (MOTYKA 1947):

$$IS_{S/M} = \frac{2 \sum c_{i \min}}{\sum A_i + \sum B_i} \cdot 100 = \frac{2 \cdot 65,5}{111,8 + 102,9} \cdot 100 = 61,0.*$$

Hodnoty dosazované do vzorců (viz příklad): $\sum A_i$ = součet hodnot pokryvnosti (v %) druhů snímku A (111,8), $\sum B_i$ = součet hodnot pokryvnosti druhů snímku B (102,9), $\sum c_i$ = součet hodnot pokryvnosti společných druhů (178,1), $\sum c_{i \min}$ = součet nižších hodnot pokryvnosti společných druhů (65,5), $\sum a_i$ = součet hodnot pokryvnosti druhů přítomných pouze ve snímku A (18,9), $\sum b_i$ = součet hodnot pokryvnosti druhů přítomných pouze ve snímku B (17,7).

* MOTYKA (1947) neuznává hodnot pokryvnosti v procentech, nýbrž v desetičlenné stupnici.

Příklad výpočtu hodnot pokryvnosti:

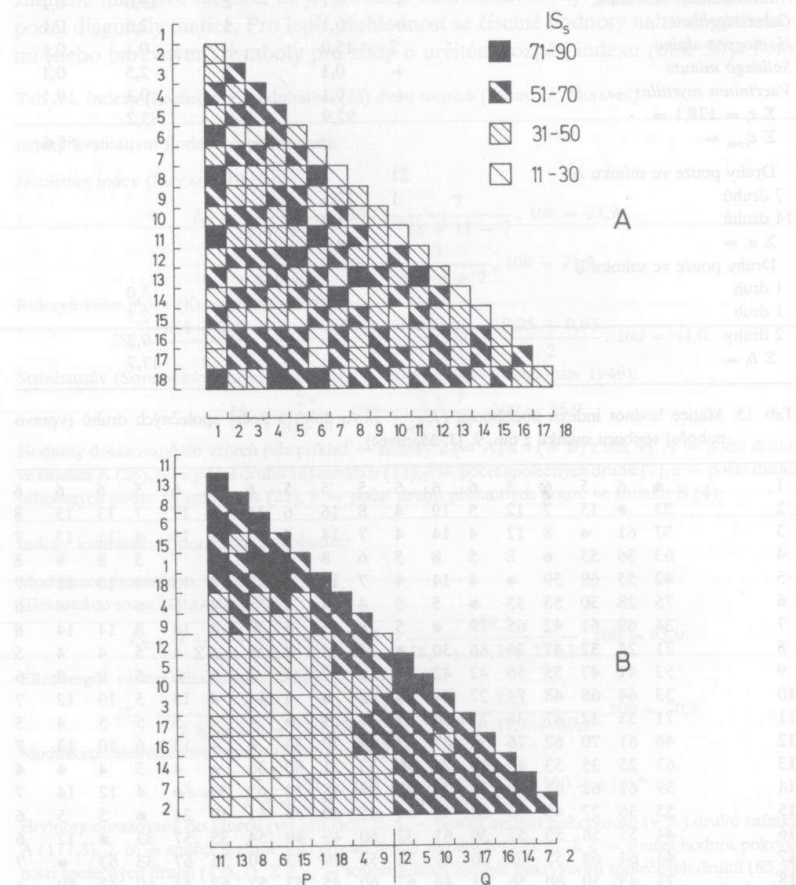
Snímek	A	B			
Číslo snímku	2	4			
Celkový počet druhů	28	11			
Společné druhy — c	7	7			$c_{i \min}$
<i>Nardus stricta</i>	4	62,5	4	62,5	62,5
<i>Deschampsia flexuosa</i>	2	15,0	1	2,5	2,5
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	+	0,1	2	15,0	0,1
<i>Carex bigelowii</i>	+	0,1	1	2,5	0,1
<i>Homogyne alpina</i>	2	15,0	+	0,1	0,1
<i>Solidago minima</i>	+	0,1	1	2,5	0,1
<i>Vaccinium myrtillus</i>	+	0,1	+	0,1	0,1
$\sum c_i = 178,1 =$		92,9	+	85,2	
$\sum c_{i \min} =$					65,6
Druhy pouze ve snímku A	21				
7 druhů	1	17,5			
14 druhů	+	1,4			
$\sum a_i =$		18,9			
Druhy pouze ve snímku B			4		
1 druh			2	15,0	
1 druh			1	2,5	
2 druhy			+	0,2	
$\sum b_i =$				17,7	

Tab. 15. Matice hodnot indexu podobnosti (IS_S — vlevo dole) a počty společných druhů (vpravo nahoře) souboru snímků z tab. 9. (J. Moravec)

1	●	6	5	6	5	6	6	5	5	5	5	6	4	6	5	6	6	6
2	33	●	15	7	12	5	19	4	8	16	6	14	4	17	7	13	15	8
3	37	61	●	8	12	4	14	4	7	14	4	13	4	13	4	11	13	7
4	63	36	53	●	8	5	8	5	6	8	4	9	4	7	5	8	8	8
5	42	55	69	59	●	4	14	4	7	14	4	13	4	13	4	10	11	7
6	75	28	30	53	33	●	5	6	4	4	5	5	4	5	6	4	4	6
7	34	69	61	42	65	29	●	5	8	15	6	15	4	18	8	14	14	8
8	71	24	32	47	36	86	30	●	4	4	4	5	4	4	5	4	4	5
9	53	41	47	55	56	42	42	47	●	7	4	7	4	6	5	9	8	6
10	33	64	68	48	74	27	61	29	42	●	4	14	4	13	5	10	12	7
11	71	35	32	47	36	71	36	67	47	29	●	4	4	5	5	5	4	5
12	46	61	70	62	76	38	67	42	48	70	33	●	4	13	6	10	13	7
13	67	25	35	53	40	67	26	80	53	31	80	36	●	4	3	4	4	4
14	39	67	62	41	66	32	72	28	35	58	34	63	30	●	4	12	14	7
15	53	36	27	45	30	63	42	59	45	30	59	41	40	24	●	5	5	6
16	44	55	58	53	57	30	61	32	60	49	40	54	35	57	33	●	12	6
17	44	64	68	53	63	30	61	32	53	59	32	70	35	67	33	63	●	7
18	71	43	50	80	56	71	44	67	60	45	53	52	62	44	60	43	50	●
Číslo snímků:	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
Počet druhů:	8	28	19	11	16	8	27	6	11	22	6	18	4	23	11	19	19	9

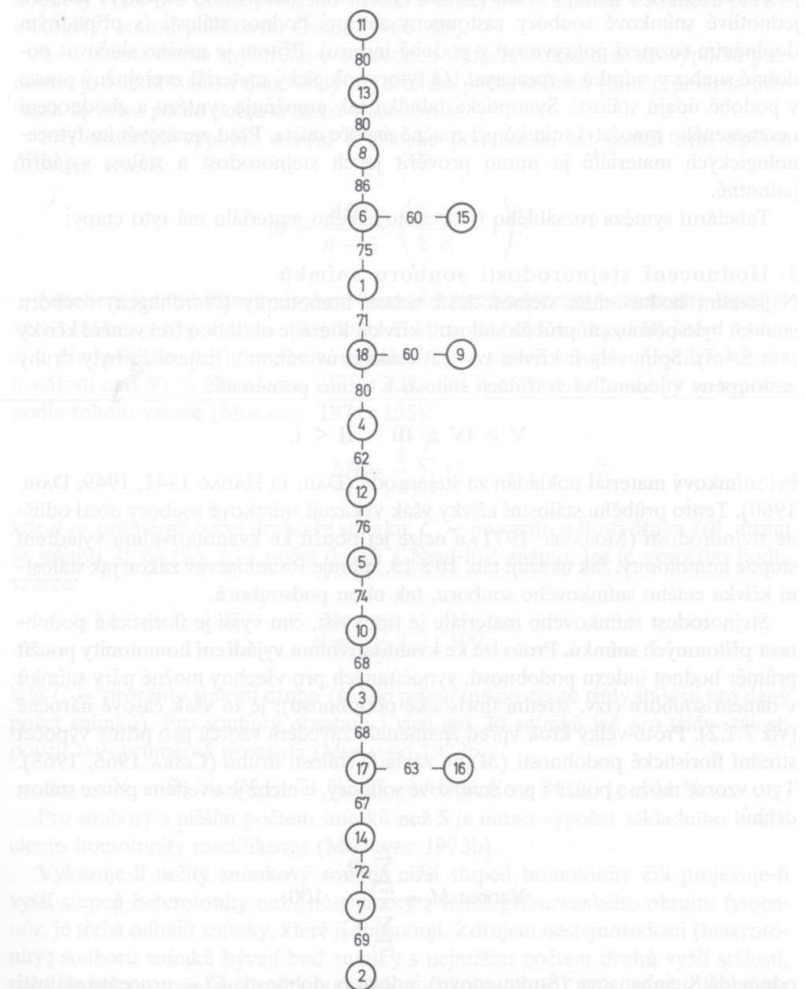
několikeré přeskupování snímků a přepisování matice je dosti zdlouhavé, avšak výsledek názorně dokumentuje oprávněnost seřazení snímků i vymezení určitých vegetačních jednotek.

Síťový postup byl zaveden rovněž polskými autory (např. W. MATUSZKIEWICZ et POLAKOWSKA 1955, A. MATUSZKIEWICZ 1955) pod názvem dendritová metoda. Postup spočívá v sestrojení jednoduchého grafu postupným spojováním snímků s vy-



Obr. 50. Grafické znázornění matice podobnosti (IS_s) souboru snímků: A — při jejich původním seřazení v hrubé tabulce (tab. 9), B — při seřazení snímků podle dendritu podobnosti (obr. 51) (J. Moravec).

sokými hodnotami indexu podobnosti (obr. 51). Na základě tohoto dendritu podobnosti byly seřazeny snímky v matici na obr. 50B. Tato matice zřetelně znázorňuje ohraničení obou snímkových podsouborů rozlišených v diferencované tabulce.



Obr. 51. Dendrit podobnosti souboru snímků krkonošských nardet (viz tab. 9): v kroužcích čísla snímků, bez kroužků hodnoty indexu podobnosti (IS_s) z tab. 15 (J. Moravec).

7.1.3 Tabelární syntéza rozsáhlého fytoocenologického materiálu

Tabelární syntéza snímků je proveditelná „ručně“, nepřesáhne-li jejich počet 100. Mnohdy je třeba zpracovat rozsáhlejší fytoocenologický materiál, včetně materiálu již publikovaného. K tomu slouží syntéza synoptické (přehledné) tabulky, v níž jsou jednotlivé snímkové soubory zastoupeny sloupci hodnot stálosti (s případným doplněním rozmezí pokrývnosti v podobě indexu). Přitom je možno slučovat podobné soubory snímků a zpracovat též fytoocenologický materiál zveřejněný pouze v podobě údajů stálosti. Synoptická tabulka tak umožňuje syntézu a zhodnocení neomezeného množství snímků při značné úspoře místa. Před zpracováním fytoocenologických materiálů je nutno prověřit jejich stejnorodost a stálost vyjádřit jednotně.

Tabelární syntéza rozsáhlého fytoocenologického materiálu má tyto etapy:

1. Hodnocení stejnorodosti souboru snímků

Nejstarším hodnocením stejnorodosti neboli homotony (Nordhagen) souboru snímků bylo posouzení průběhu stálostní křivky, která je obdobou frekvenční křivky (viz 5.4.3). Splňovala-li křivka tzv. „Raunkiaerův zákon“, tj. jestliže byly druhy zastoupeny v jednotlivých třídách stálosti v těchto poměrech:

$$V > IV \leq III < II < I,$$

byl snímkový materiál pokládán za stejnorodý (DAHL et HADAČ 1941, 1949, DAHL 1960). Tento průběhu stálostní křivky však vykazují snímkové soubory dosti odlišné stejnorodosti (MORAVEC 1971) a nelze jej použít ke kvantitativnímu vyjádření stupně homotony. Jak ukazují tab. 10 a 13, splňuje Raunkiaerův zákon jak stálostní křivka celého snímkového souboru, tak obou podsouborů.

Stejnodorost snímkového materiálu je tím vyšší, čím vyšší je floristická podobnost přítomných snímků. Proto lze ke kvantitativnímu vyjádření homotony použít průměr hodnot indexu podobnosti, vypočítaných pro všechny možné páry snímků v daném souboru (tzv. střední floristické podobnosti); je to však časově náročné (viz 7.1.2). Proto velký krok vpřed znamenalo zavedení vzorců pro přímý výpočet střední floristické podobnosti (M) na základě stálosti druhů (ČEŠKA 1966, 1968). Tyto vzorce možno použít i pro snímkové soubory, u nichž je uvedena pouze stálost druhů.

$$\text{Vzorec } M = \frac{\sum_{i=1}^k P_i}{\sum_{i=1}^k C_i} \cdot 100$$

odpovídá Steinhausovu (Sørensenovu) indexu podobnosti; C_i = procento stálosti druhu i v daném souboru, k = počet druhů v souboru, P_i je tzv. parciální podobnost, již přispívá druh i a která se vypočte podle vzorce

$$P_i = \frac{a_i (a_i - 1)}{n (n - 1)} \cdot 100,$$

v němž a_i = počet snímků s druhem i , n = celkový počet snímků v daném souboru; hodnoty P_i lze pro určité procento stálosti a určitý počet snímků v souboru převzít z tabulky, kterou publikoval ČEŠKA (1966: 99).

Je-li stálost druhů vyjádřena v stálostních třídách, dosazují se do výpočtu průměrná procenta stálosti dané třídy při určitém počtu snímků (tato průměrná procenta se mění podle počtu snímků v souboru).

Pro snadnější výpočet střední floristické podobnosti lze použít tuto úpravu Češkova vzorce:

$$M = \frac{100}{n - 1} \cdot \left(\frac{\sum a_i^2}{\sum a_i} - 1 \right).$$

Mnohem jednodušším způsobem numerického hodnocení homotony snímkových souborů je výpočet tzv. základního koeficientu homotony (bH), který vychází z předpokladu, že homotona snímkového souboru stoupá s podílem druhů o stálosti nad 60 % (MORAVEC 1971). Základní koeficient homotony se vypočte podle tohoto vzorce (MORAVEC 1971: 155):

$$bH = \frac{1}{d} \sum_{j=1}^l C_j,$$

kde d = průměrný počet druhů ve snímku, C_j = procento stálosti druhu j (tj. druhu se stálostí ≥ 61 %), l — počet druhů j . Není-li d známo, lze je vypočítat podle vzorce:

$$d = \left(\sum_{i=1}^k C_i \right) : 100,$$

kde C_i = procento stálosti druhu i (nebo průměrné procento třídy stálosti pro daný počet snímků). Pro soubory obsahující více než 20 snímků lze pro třídy stálosti použít tato průměrná procenta (MORAVEC 1973b):

$$V - 91 \%, IV - 71 \%, III - 51 \%, II - 31 \%, I - 11 \%.$$

Pro soubory s nižším počtem snímků než 5 je nutno výpočet základního koeficientu homotony modifikovat (MORAVEC 1973b).

Vyazuje-li určitý snímkový soubor nižší stupeň homotony čili projevuje-li vyšší stupeň heterotony než jiné soubory z téhož příbuzenského okruhu fytoceonůz, je třeba odhalit snímky, které ji způsobují. Zdrojem nestejnorodosti (heterotony) souboru snímků bývají buď snímky s nejnižším počtem druhů vyšší stálosti, nebo snímky s vysokým počtem druhů s nízkou stálostí; tyto snímky lze zjistit jednoduchým numerickým postupem (MORAVEC 1971) a je třeba je ze souboru vyloučit.

2. Slučování souborů vegetačních snímků

Při syntéze synoptické tabulky je výhodné sloučit snímkové soubory podobného druhového složení. Index jejich podobnosti ($M_{A,B}$) lze vypočítat pomocí vzorců, které upravit ČEŠKA (1966, 1968); upravený Jaccardův vzorec má tento tvar:

$$M_{A,B} = \frac{2 \sum_{i=1}^{k_{A+B}} C_{iA} \cdot C_{iB}}{\sum_{i=1}^{k_A} C_{iA} + \sum_{i=1}^{k_B} C_{iB}},$$

kde C_{iA} = procento stálosti druhu i v souboru A, C_{iB} = procento stálosti druhu i v souboru B, k_A a k_B jsou počty druhů v souborech A a B.

Snímkové soubory se slučují výpočtem průměrné stálosti pro nově vzniklý soubor. Přitom se nevypočítává prostý aritmetický průměr (tj. součet hodnot stálosti v jednotlivých souborech dělený počtem souborů), nýbrž vážený průměr stálosti, který bere v úvahu počet snímků v jednotlivých souborech podle tohoto vzorce:

$$C_i = \frac{n_1 C_{i1} + n_2 C_{i2} + n_3 C_{i3} + \dots + n_z C_{iz}}{n_1 + n_2 + n_3 + \dots + n_z},$$

v němž $C_{i1}, C_{i2}, \dots, C_{iz}$ jsou procenta stálosti druhu i v souborech 1, 2, ..., z a $n_1, n_2, n_3, \dots, n_z$ jsou počty snímků v těchto souborech.

3. Postup syntézy synoptické tabulky

Postup je téměř stejný jako u snímkové tabulky, jednotlivé sloupce však obsahují procenta stálosti druhů v jednotlivých snímkových souborech. Syntéza může vycházet z hrubé tabulky, pro niž se vypočítá vážený průměr stálosti. Seřazením druhů podle klesajícího váženého průměru stálosti se vypracuje tabulka analogická stálostní tabulce, v níž se vypočte zastoupení jednotlivých stálostních skupin druhů v daných souborech snímků (= součet procent stálosti přítomných druhů skupiny dělený 100). To lze použít pro přeskupení sloupců v syntetické tabulce (MORAVEC 1978). Synoptická tabulka je však méně přehledná než snímková, a proto stanovení nejvhodnějšího pořadí vyžaduje zpravidla několik pokusů. Podobně je tomu i s detekcí diferenciálních druhů pomocí dílčích tabulek druhových skupin střední stálosti. První dvě etapy tabelární syntézy lze urychlit předběžným seřazením druhů do skupin zjištěných při syntéze snímkových tabulek a podobně je možno seřadit i snímkové soubory podle přítomnosti těchto skupin, popř. i podle jejich ekologické či chorologické příbuznosti. Tím lze získat již částečně diferencovanou synoptickou tabulku, která se snadněji přepracuje do výsledné podoby diferencované synoptické tabulky.

7.1.4 Tabelární syntéza fytoecenologických dat pomocí počítače

Rozvoj samočinných počítačů umožnil automatické zpracování fytoecenologických dat (např. BENNINGHOFF et al. 1964, MOORE et al. 1970, ČEŠKA et al. ROEMER

1971 aj.), které ukázalo, že tabelární syntéza snímků popsaná ve stati 7.1.1 není zdaleka tak subjektivní, za jakou byla považována.

Použití počítačů velmi urychluje tabelární syntézu a odstraňuje chyby, které se při ručním přepisování mohly do tabulek vloudit. Například tabulka se 100 snímky a asi s 250 druhy, která se ručně zpracovává řadu dní, je počítačem zpracována a vytištěna za několik minut. Časové nároky se však přesouvají na úpravu fytoecenologických dat (viz též 7.2.1) před jejich vstupem do počítače a na jejich kontrolu v paměti počítače.

Využití výpočetní techniky pro samočinnou tabelární syntézu fytoecenologických dat závisí na dostupnosti počítače, paměťové kapacitě, programovém vybavení i nákladech na počítačový čas. Skutečně efektivní i časově a finančně úsporné se může stát pro fytoecenologická pracoviště, která počítají s trvalým uchováním dat v podobě banky dat pro případná další zpracování a která mají k dispozici vhodný počítač. Pro zpracování menšího snímkového materiálu lze dnes použít osobní počítače s dostatečnou pamětí.

7.1.5 Syntaxonomické zhodnocení diferencované tabulky

Diferencovaná tabulka, a to jak snímková, tak i synoptická, zobrazuje jednotlivé vegetační jednotky a jejich diagnostické druhy, avšak neříká nic o hierarchickém ranku těchto jednotek ani o diagnostickém významu jednotlivých druhů; toho lze docílit syntaxonomickým zhodnocením této tabulky, které je mnohem více ovlivněno osobní erudiicí a zkušeností pracovníka než sama tabelární syntéza a je proto mnohem subjektivnější. To však neznamená, že by toto hodnocení bylo libovolné. Vliv zkušeností se uplatňuje v tom, že se určení ranku jednotek neopírá pouze o druhové složení, ale bere v úvahu i další fakta, jako korelace s vlastnostmi životního prostředí, chorologické a historické charakteristiky, stabilitu apod., která lze označit jako „chování vegetační jednotky v přírodě“. Čím je určitá skupina diagnostických druhů početnější a s čím významnějšími charakteristikami je v korelaci, tím je syntaxonomicky významnější. Stablnější a velkoplošně působící ekologické faktory jsou pokládány za důležitější než proměnlivé a maloplošně působící faktory. Chorologicky podmíněným rozdílem druhového složení je přisuzován většinou druhohadý syntaxonomický význam. Zhodnocení tabulky sestává z těchto etap:

1. Určení hierarchického ranku vegetačních jednotek

Začíná se vytyčením asociací, což je v menším území s jednotnou flórou dosti snadné díky zřetelné vazbě jednotek na určité typy stanoviště. Diferencované synoptické tabulky zahrnují větší počet asociací a zpravidla zřetelně ukazují spojení některých z nich společnými diagnostickými druhy do jednotek vyššího ranku. Tím je dán podklad pro vymezení svazů. Pouze diferencované synoptické tabulky zahrnují fytoecenologický materiál určité formace nebo skupiny formací z velkého

území umožňují rozlišit diagnostické druhy nadřazených syntaxonů — řádu a třídy.

Subjektivní hodnocení ranku syntaxonů může mít za následek odlišnou syntaxonomickou interpretaci těchto fytoocenologických tabulek různými autory. Lze se setkat s vymezováním širokých, avšak dobře charakterizovaných asociací, stejně jako úzce pojatých asociací (podobně jako se v taxonomii setkáváme s úzkým a širokým pojetím druhů, popř. rodů).

Pokusy o omezení této subjektivity vycházely ze stanovení určitých numerických prahů floristické podobnosti snímků uvnitř asociací a mezi příbuznými asociacemi (NEUHAUSL et NEUHAUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1972, WESTHOFF et VAN DER MAAREL 1973: 693), avšak ani volba těchto numerických prahů není prosta subjektivity.

2. Určení diagnostických druhů syntaxonů

Diferencovaná fytoocenologická tabulka ukazuje vazbu určitých druhů nebo jejich skupin na určité syntaxony a umožňuje určit jejich diagnostický význam. Jeho platnost je však závislá na množství zpracovaného fytoocenologického materiálu a na velikosti území, z něhož materiál pochází. Proto spolehlivějším vodítkem pro určení diagnostických druhů jsou diferencované synoptické tabulky zahrnující materiál z několika příbuzných formací z rozsáhlého území (např. střední Evropy). Stálost druhů vypočtená pro určitý snímkový materiál se pro vymezované syntaxony stává pouze odhadem, jehož výpovědní hodnota závisí mimo jiné na množství snímků. Například stálost druhu 50% znamená až v souboru o 100 snímcích 90% jistotu, že skutečná stálost druhu v daném syntaxonu přesahuje 40 % (FLINTROP 1984).

Diagnostické druhy vázané jen na určitou asociaci (popř. mající v této asociaci těžiště výskytu), lze pokládat za význačné druhy asociací. Druhy, které se v rámci určitého svazu vyskytují jen v jediné asociaci, avšak jsou stejně hojně zastoupeny v asociacích jiného či jiných svazů, představují diferenciální druhy této asociace. Podobně je tomu s diferenciálními druhy podsvazů, které svým společným výskytem spojují několik asociací určitého svazu. Na podobných principech je možno též stanovit diagnostické druhy vyšších syntaxonů, popř. syntaxonů podřazených asociacím.

Platnost diagnostických druhů je většinou jen teritoriální; se zvětšováním prozkoumaného území se často setkáváme s jejich přehodnocováním v závislosti na našich přibývajících znalostech.

7.1.6 Vpracování charakterizované tabulky

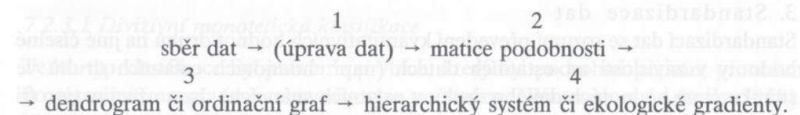
V charakterizované tabulce (většinou synoptické, řidčeji snímkové) jsou druhy seřazeny (za případného respektování vegetačních pater) do diagnostických skupin asociací, svazů, řádů a tříd (uvnitř skupiny podle stálosti). Pak následují průvodci (druhy bez diagnostického významu), seřazené rovněž podle stálosti. V tomto uspořádání jeví tabulka zřetelnou „diagonální, resp. blokovou strukturu“.

7.2 Numerické metody zpracování fytoocenologických dat

Jde o konglomerát metod používajících numerické postupy moderní statistiky a informatiky (proto se někdy označují jako „numerická fytoocenologie“), které spojuje i to, že vznikly mimo curyšsko-montpeliérský směr. Tyto metody se chtěly vyrovnat se skutečnostmi, které byly přehlíženy, nebo byly tyto metody vyvinuty přímo jako reakce na „slabá“ místa tohoto směru: 1. bylo opomíjeno, že vegetace má často kontinuální variabilitu, 2. až do poloviny 50. let nebyl zveřejněn přesný postup tabelární syntézy, 3. v různých fázích tohoto postupu je volba klasifikačních kritérií silně závislá na erudici a zkušenosti badatele a tudíž velmi obtížné převoditelné do obecného algoritmu. Numerické metody měly odstranit uvedené nedostatky — věnovaly se kontinuální proměnlivosti vegetace a snažily se zobjektivizovat pracovní postupy. Zhruba je lze rozdělit na metody klasifikační a ordinační (jelikož však problematika řady ordinačních technik a numerické klasifikace je stejná, bude vysvětlena společně). Různé numerické metody jsou vyhodnoceny v pracích, které zveřejnili MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG (1974), WHITTAKER (1973, 1978), ORLÓCI (1978), DUNN et EVERITT (1982), CLIFFORD et STEPHENSON (1975), GREIG-SMITH (1964, 1983), KERSHAW (1973), NOY-MEIR et WHITTAKER (1977), MOORE et al. (1970), KRAHULEC et REJMÁNEK (1980).

Zastánci numerických metod kritizovali na curyšsko-montpeliérském směru především: (a) nenáhodný sběr dat — výběr ploch snímků ovlivněný erudicí a zkušenostmi pracovníka, (b) semikvantitativní a pouze odhadované zachycení kvantitativního zastoupení druhů, (c) tabelární syntézu za případného „čištění“ fytoocenologického materiálu vylučováním nevhodných snímků. Srovnání s numerickými metodami však ukázalo, že přes svoji subjektivitu má curyšsko-montpeliérský postup řadu výhod, je-li použit erudovaným a zkušeným pracovníkem; nejpodstatnější z nich jsou nízké časové nároky a finanční náklady (např. MOORE et al. 1970, KUBÍKOVÁ et REJMÁNEK 1973). Nevýhodou naopak je, že data není možno statisticky testovat.

Celý postup numerického zpracování fytoocenologických dat lze rozložit na tyto kroky:



Ve všech těchto krocích je nutno provádět určité subjektivní volby a tím se výsledek stává značně závislý na znalostech numerické techniky (více než na znalostech fytoocenologie). Protože však tyto volby jsou nejdůležitější součástí numerických metod, bude jim věnována větší pozornost. Na vyčerpávající diskusi se však nedostává místa, a proto je u každého kroku připojen seznam literatury (přednostně články shrnující celou problematiku), kde lze nalézt další informace.

7.2.1 Úprava fytoocenologických dat

Za nejdůležitější způsoby úpravy dat lze považovat redukci, transformaci a standardizaci dat:

1. Redukce dat

V tomto kroku se provádí očištění fytoocenologického materiálu. Například je nutno vyloučit nedostatečně přesně určené druhy (např. *Carex* sp., *Carex* cf. *acuta* apod.); zde je nutno přiklonit se k jednoznačnému řešení, aby podobnost snímků (zejména druhově chudých) nebyla zkreslena. Redukcí dat lze rovněž uspořádat čas při výpočtech (jeho potřeba roste geometricky s počtem druhů). Doporučuje se očistit materiál o druhy s nízkým informačním obsahem (tj. o druhy s vysokou nebo příliš nízkou stálostí). Podobně lze vyloučit i snímky průkazně odlišné, protože tyto tzv. „outliers“ (odlehle snímky) mohou značně ovlivnit výsledek některých metod.

2. Transformace dat

Jde o jakoukoliv změnu původních kvantitativních hodnot druhů, pokud není závislá na ostatních datech. Nejčastěji používané transformace jsou tyto:

1. Převod kvantitativních či semikvantitativních údajů na kvalitativní — používá se tehdy, chceme-li přihlížet pouze ke kvalitativnímu druhovému složení. Často je vyvoláno omezenou pamětí počítače; při kvantitativních údajích možno zpracovávat menší soubory než při kvalitativních.

2. Převod stupnic pokryvnosti na absolutní hodnoty či jiné číselné hodnoty. Tím lze dát větší či menší důraz na kvantitativní zastoupení jednotlivých druhů.

3. Angulární transformace — nahrazení údajů v procentech údajů v úhlových stupních podle statistických tabulek, mají-li být data zpracována statisticky a splňovat požadavek normality.

Chceme-li respektovat kvantitativní zastoupení druhů, doporučuje se pouze mírná („ordinální“) transformace stupňů pokryvnosti: $r \rightarrow 1$, $+$ $\rightarrow 2$, $1 \rightarrow 3$, $2 \rightarrow 4$, $3 \rightarrow 5$, $4 \rightarrow 6$, $5 \rightarrow 7$ (JENSEN 1978, VAN DER MAAREL 1979).

3. Standardizace dat

Standardizací dat se rozumí převod kvantitativních hodnot druhů na jiné číselné hodnoty v závislosti na ostatních datech (např. hodnotách ostatních druhů ve snímku či na hodnotách daného druhu v ostatních snímcích). Jsou užívány tyto tři typy standardizace:

1. Standardizace přes součet kvantitativních hodnot všech druhů ve snímku (redukce vlivu rozdílného počtu druhů či rozdílu v celkové pokryvnosti).

2. Standardizace přes součet hodnot jednotlivých druhů (redukce vlivu rozdílných hodnot druhů — zvyšuje se vliv vzácnějších druhů).

3. Dvojitá standardizace, a to jak přes druhy, tak přes snímky — shrnuje vliv obou předešlých standardizací.

7.2.2 Výběr míry podobnosti

V literatuře byla publikována celá řada indexů (koeficientů) podobnosti (viz tab. 14) či vzdálenosti (nepodobnosti). Jejich přehledy zveřejnili např. ČEŠKA (1966, 1968), GOODALL (1978), MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG (1974). Méně však jsou známy jejich vlastnosti, jejich vliv na výsledek a podmínky, za nichž možno určitý index použít; většinou je požadováno, aby splňovaly metrické podmínky (tj. podmínky trojúhelníkové nerovnosti). Z řady důvodů je výhodné užít eukleidovskou distanci, při rozdílech v počtu druhů též se standardizací (některé jiné indexy již standardizaci zahrnují). Volba indexu má však na výsledek menší vliv než různé úpravy dat.

Vzorec eukleidovské distance (např. ORLÓCI 1975: 27):

$$D_{j,k} = \left[\sum_{h=1}^p (X_{hj} - X_{hk})^2 \right]^{1/2},$$

kde X_{hj} a X_{hk} udává kvantitativní zastoupení druhu h v ploškách j a k , p = počet druhů v obou ploškách.

7.2.3 Numerická klasifikace

Vychází-li klasifikace od jednotlivých snímků a ty sdružuje do souborů, označuje se jako aglomerativní. Je-li naopak soubor snímků dělen podle určitých kritérií na podsoubory, jde o klasifikaci divizivní. Klasifikační metody jsou dále rozdělovány na monotetické, používají-li při každém kroku pouze jediný znak (druh), a polytetické, je-li užíváno více znaků. Obě členění se kombinují, takže rozeznáváme např. klasifikaci aglomerativní polytetickou, divizivní monotetickou apod. Každá z nich má své výhody a nevýhody; např. výhodou monotetických klasifikací je jejich jednoznačnost (na každém kroku je znám druh, podle něhož byla provedena klasifikace) a rychlost. Nevýhodou je značná citlivost na chybu v datech (např. chyba v záznamu vede k zařazení do jiné skupiny). Aglomerativní monotetická metoda však není běžně užívána.

7.2.3.1 Divizivní monotetická klasifikace

Tento typ klasifikace byl jedním z prvních, který byl podrobně popsán, převod do algoritmu a zpracován samočinným počítačem (WILLIAMS et LAMBERT 1959). Metoda je známa pod názvem asociační analýza a k dělení jsou využity výsledky studia vazeb mezi druhy (jako míry je užito χ^2 — 7.2.6). Jejím principem je rozdělení souboru podle toho znaku (druhu), který má největší součet „záporných a kladných vazeb“ — přesněji, který má nejvyšší součet χ^2 . Ze dvou takto vzniklých podsouborů je jeden charakterizován přítomností daného druhu, druhý jeho nepřítomností. Každý z podsouborů je dělen dál stejným postupem. Podobně probíhá divizivní klasifikace, kde je využit obsah informace nesený druhem jako míra po-

dobnosti; má však negativní vlastnost, že nejvyšší obsah informace nese znak přítomný u poloviny případů a tím vzniká tendence dělit soubor vždy na dva stejné podsoubory.

7.2.3.2 Divizivní polytetická klasifikace

Tento typ klasifikace má z teoretických důvodů řadu výhod, avšak při současných možnostech výpočetní techniky není (a ani v budoucnu nebude) možné provést skutečnou polytetickou divizivní klasifikace. Již rozdělení např. 50 snímků je pro současné počítače neřešitelné (existuje 2^{49} možností rozdělení na 2 podsoubory).

Navzdory tomu jsou polytetické klasifikace používány. Ty pak buď nejsou zcela polytetické, ale spíše oligotetické, nebo je soubor dělen podle jiných kritérií než podle užívaných indexů podobnosti či vzdálenosti. Možnost chybné klasifikace je zde daleko nižší než u monotetické klasifikace. Například v programu TWINSKAN vyvinutém na Cornellově univerzitě v USA (HILL et al. 1975, GAUCH 1982) je jako dělicí kritérium užito polohy snímku na 1. ose ordinace metodou mnohonásobného průměrování (RA — 7.2.4.2) — snímky jsou pak rozděleny podle toho, mají-li na této ose kladné nebo záporné znaménko. Vzniklé podsoubory jsou děleny dále stejným postupem. Tento způsob je skutečně polytetický, ale rozdělení souboru nemusí vždy odrážet diskontinuity, které v něm existují (nula na 1. ose ordinace se nemusí krýt s polohou existující diskontinuity).

7.2.3.3 Aglomerativní polytetická klasifikace

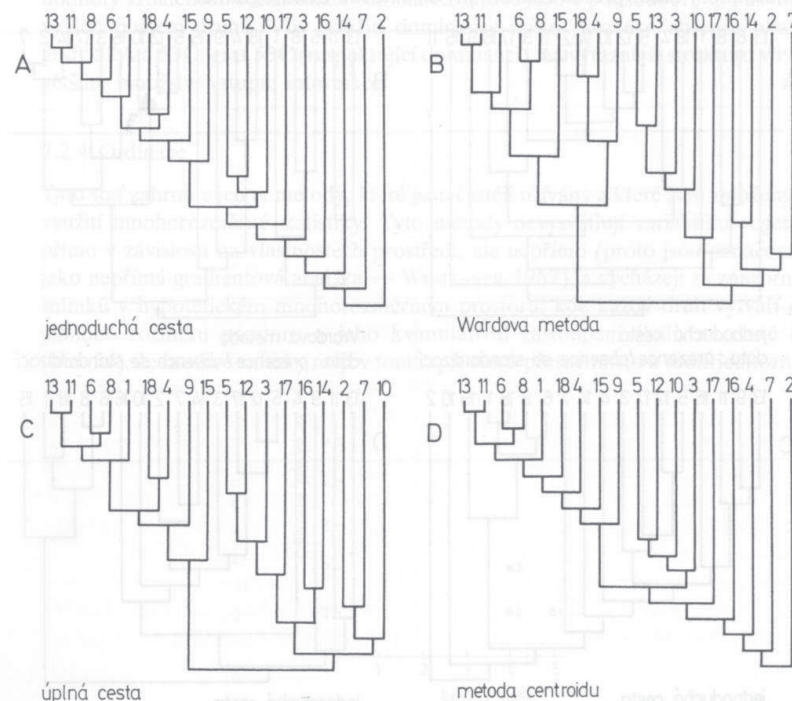
Tento typ klasifikace je nejčastěji užíván. Vychází rovněž z matice podobnosti (nebo vzdálenosti) mezi snímky. V prvním kroku jsou spojeny dva snímky s největší podobností (nebo nejmenší vzdáleností) a tak je vytvořen první shluk snímků (cluster). V dalším kroku lze volit mezi několika způsoby tvorby shluků, avšak volba algoritmu silně ovlivňuje výsledek. Proto jsou jednotlivé postupy popsány podrobněji:

1. Metoda jednoduché cesty (single linkage, nearest-neighbor). Při této metodě je další snímek připojen k danému shluku tehdy, je-li jeho podobnost alespoň s jedním snímkem tohoto shluku větší než podobnost k jinému shluku nebo snímku. Je-li nižší, je spojen s nejpodobnějším snímkem a vytváří se nový shluk. Shluk vytvořený na zvolené hladině podobnosti (H_k) má tu vlastnost, že každý snímek tohoto shluku má alespoň k jednomu snímku ve shluku podobnost větší nebo rovnou H_k . Tato metoda má silnou tendenci vytvářet řetězce snímků bez zřetelně oddělených shluků (obr. 52).

2. Metoda úplné cesty (complete linkage, furthest neighbor). Při této metodě je další snímek připojen k danému shluku tehdy, je-li jeho podobnost se všemi snímky tohoto shluku větší než podobnost k jinému shluku či snímku. Je-li nižší, je spojen s nejpodobnějším snímkem a vytváří se nový shluk. Metoda je přísnější než

předešlá a vytváří stejnorodější shluky: na zvolené hladině podobnosti H_k jsou ve shluku pouze ty snímky, jejichž podobnost je větší nebo rovna H_k pro všechny existující dvojice. Při přiřazení snímku nebo spojení existujících shluků je rozhodující podobnost nejméně podobných snímků. Tato metoda spolu s předešlou má tu nevýhodu, že přiřazení snímku do shluku závisí pouze na podobnosti k jednomu snímku ve shluku.

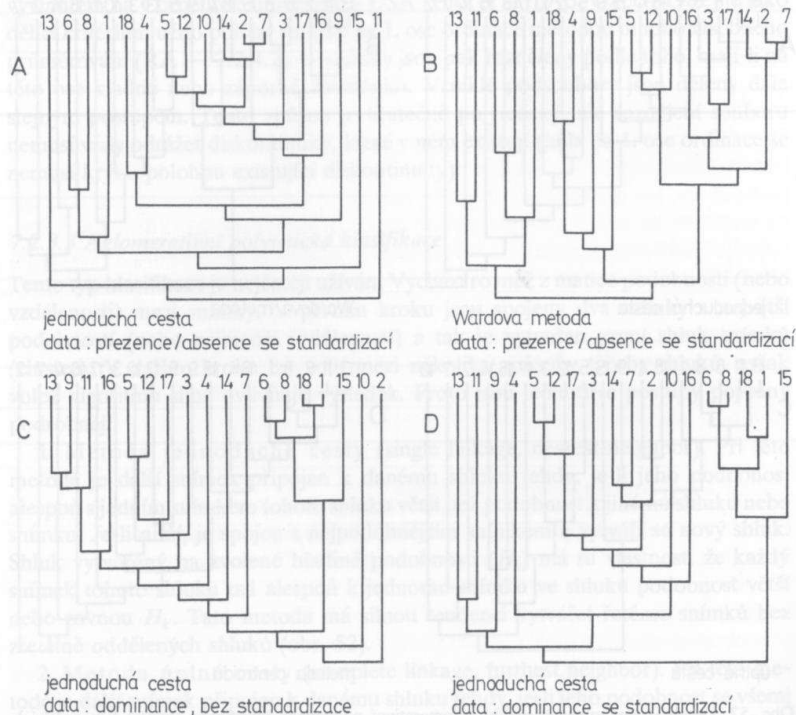
3. Metoda centroidu. Pro vytvořený shluk se vypočte poloha centroidu a nový snímek (či jiný shluk) je s ním spojen jen tehdy, je-li jeho podobnost k centroidu vyšší než k jinému snímku; v opačném případě je vytvářen nový shluk. Přitom se pozice centroidu přesouvá a tento přesun může být při připojení snímků s menší podobností dosti značný; pak se zachytí další snímek často s větší podobností, než byla podobnost snímku přidaného v předešlém cyklu. Hierarchické úrovně dendrogramu se tak „propadají“, což ztěžuje jeho interpretaci.



Obr. 52. Dendrogramy různých metod aglomerativní polytetické klasifikace snímků krkonošských nardet (viz tab. 9) pouze na základě přítomnosti či nepřítomnosti druhů a bez standardizace dat (F. Krahulec).

4. Metoda průměrné cesty (average linkage, group average). Při této metodě je snímek spojen s existujícím shlukem jen tehdy, je-li průměrná podobnost se všemi snímky shluku vyšší než s dalším nejpodobnějším snímkem; jinak se s tímto snímkem vytváří nový shluk.

5. Metoda minimální variance a minimálního součtu dvojmocnin vzdálenosti — Wardova metoda (Ward's method, sum of squares, minimum variance). Tato metoda využívá jako míry dvojmocninu eukleidovské distance. Kritériem pro tvorbu shluků je požadavek, aby součet hodnot D^2 uvnitř nově vytvářeného shluku byl minimální (tím je zároveň dosaženo nejvyššího součtu D^2 mezi shluky, protože celkový součet D^2 je pro daný soubor konečný). Místo D^2 je též používána variance souboru snímků, což je prakticky totéž. Tato metoda má tendenci vytvářet shluky s přibližně stejnou vnitřní variancí (či sumou D^2). Proto u souboru, který obsahuje snímky lišící se výrazně počtem druhů, nemusí být podsoubory zcela přesně znázorněny strukturou dendrogramu.



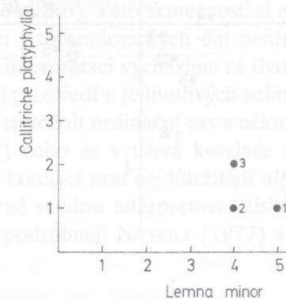
Obr. 53. Ovlivnění dendrogramů některých metod aglomerativní polytetické klasifikace krkonošských nardet při použití hodnot dominance či při standardizaci dat (F. Krahulec).

Obr. 52 a 53 ukazují výsledky různých metod aglomerativní polytetické klasifikace snímkového materiálu použitého v tab. 9 (viz 7.1.1) i jejich ovlivnění úpravou dat. Obr. 52 ukazuje, jak jsou výsledky ovlivněny volbou shlukovacího kritéria; jako míry podobnosti bylo použito eukleidovské vzdálenosti, jako vstupní data sloužily údaje o prezenzi a absenci druhů bez standardizace. U metody jednoduché cesty a metody centroidu je patrné výrazné řetězení snímků. Více členěný dendrogram poskytl Wardova metoda a metoda úplné cesty, které rozlišily shodné podsoubory jako tradiční tabelární syntéza.

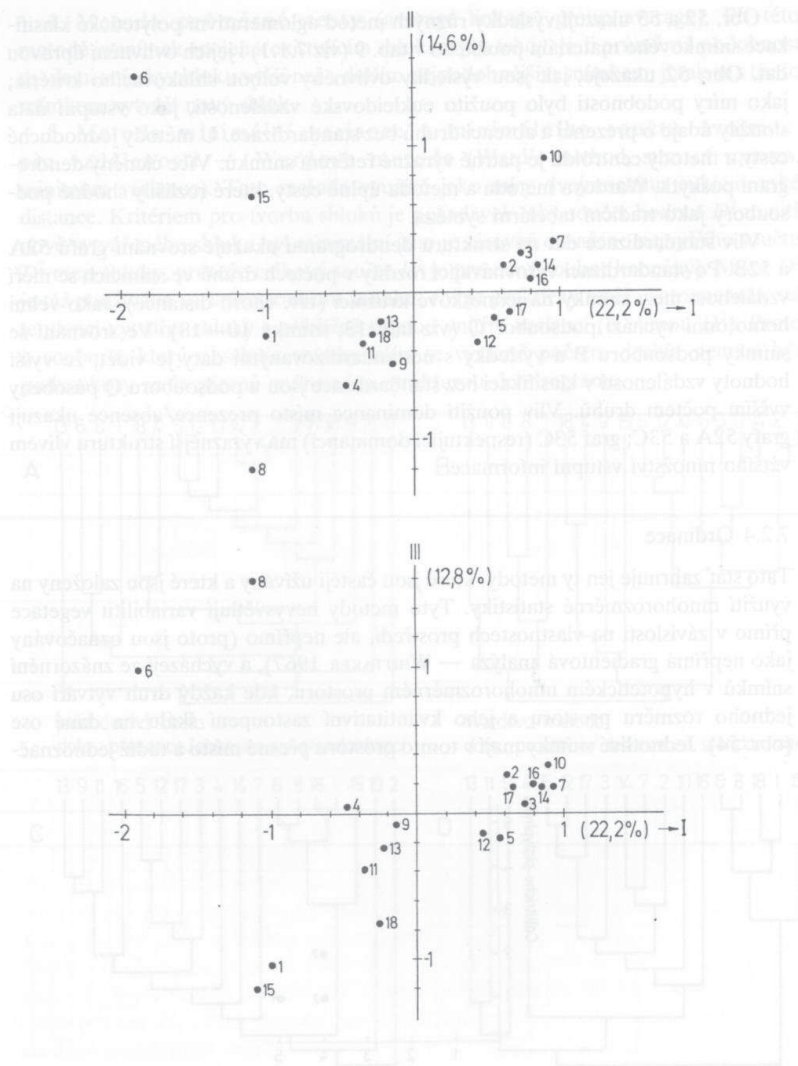
Vliv standardizace dat na strukturu dendrogramu ukazuje srovnání grafů 52A a 52B. Po standardizaci vyrovnávající rozdíly v počtech druhů ve snímcích se měří vzdálenost mezi snímky na jednotkové kružnici (tzv. chord distance). Jako velmi homotonní vychází podsoubor Q (viz tab. 13, snímky 10—18). Ve srovnání se snímky podsouboru P a výsledky s nestandardizovanými daty je vidět, že vyšší hodnoty vzdálenosti v klasifikaci bez standardizace jsou u podsouboru Q působeny vyšším počtem druhů. Vliv použití dominance místo prezenze/absence ukazují grafy 52A a 53C; graf 53C (respektující dominanci) má výraznější strukturu vlivem většího množství vstupní informace.

7.2.4 Ordinance

Tato stať zahrnuje jen ty metody, které jsou častěji užívány a které jsou založeny na využití mnohorozměrné statistiky. Tyto metody nevysvětlují variabilitu vegetace přímo v závislosti na vlastnostech prostředí, ale nepřímou (proto jsou označovány jako nepřímá gradientová analýza — WHITTAKER 1967), a vycházejí ze znázornění snímků v hypotetickém mnohorozměrném prostoru, kde každý druh vytváří osu jednoho rozměru prostoru a jeho kvantitativní zastoupení škálu na dané ose (obr. 54). Jednotlivé snímky mají v tomto prostoru přesné místo a tudíž jednoznač-



Obr. 54. Princip znázornění vegetačních snímků v hypotetickém mnohorozměrném prostoru; v tomto případě v „dvourozměrném prostoru“ dvou druhů; stupně v Braun-Blanquetově stupnici pokryvnosti a početnosti (J. Moravec).



Obr. 55. Ordinace snímků krkonošských nardet (viz tab. 9) metodou analýzy hlavních komponent (PCA); vstupní data byla upravena ordinální transformací stupňů pokryvnosti (viz 7.2.1), pro výpočet byla užita korelační matice. Grafy ukazují, že se soubor skládá ze skupiny blízkých snímků a z několika odlehklých snímků (F. Krahulec).

né vztahy, které lze vyjádřit vzdáleností v tomto prostoru. Úlohou ordinačních metod je redukce tohoto znázornění snímků do hypotetického „ordinačního“ prostoru s málo rozměry tak, aby vztahy mezi snímky zůstaly co možná zachovány.

7.2.4.1 Analýza hlavních komponent (principal component analysis — PCA)

Tato metoda je dnes nejčastěji užívanou ordinační technikou. Je založena na zmíněné redukci mnohorozměrného „druhového“ prostoru tím způsobem, že v něm hledáme směr největší variability souboru snímků, kterým prokládáme „první osu ordinace“. Druhá osa je kolmá na první a respektuje další nejdůležitější směr variability. Získáme nový souřadnicový systém, v němž je pozice každého snímku opět jednoznačně určena (obr. 55). Vztahy mezi snímky (vyplývající z jejich druhového složení) se snažíme vysvětlit pomocí vlastností prostředí, čili gradienty v druhovém složení se snažíme ztotožnit s ekologickými gradienty.

Podobně jako vztahy mezi snímky mohou být studovány i vztahy mezi jednotlivými druhy ve „snímkovém“ prostoru (kde každý snímek tvoří jeden rozměr mnohorozměrného prostoru, v němž poloha každého druhu je jednoznačně určena). Analýza hlavních komponent je dnes součástí většiny souborů statistických programů a je snadno dostupná. Proto si musíme blíže všimnout podmínek, za nichž může být použita.

Z matematického hlediska jde o hledání charakteristických vektorů a charakteristických čísel korelační či kovarianční matice.* Z užití korelačního koeficientu plyne již základní omezení pro použití PCA: lze ji použít pouze u stejnorodějšího snímkového materiálu, v němž možno předpokládat linearitu vztahů mezi jednotlivými druhy. Pokud se PCA užívá pro analýzu snímkového materiálu s malou podobností pocházejícího z řady odlišných stanovišť, dochází ke značnému zkreslení (projevuje se např. efekt podkovy — horse shoe effect — v ordinačním prostoru, tj. snímky, které jsou v původním mnohorozměrném prostoru vzdáleny, stojí v ordinačním prostoru značně blízko). Této skutečnosti si musíme být vědomi zejména při interpretaci, jelikož u fytoecologických dat není podmínka linearit vztahů téměř nikdy splněna. Při interpretaci vycházíme ze dvou možností: (1) buď známe nějaké hodnoty vlastností prostředí u jednotlivých snímků a z pozic snímků v ordinačním grafu se snažíme ztotožnit ordinační osy s některým ekologickým faktorem či jejich komplexem, (2) nebo se využívá korelace druhů s charakteristickými vektory; druhy s největší korelací jsou nejdůležitější a podle toho, co víme o jejich ekologii, můžeme poměrně snadno interpretovat získané ordinační osy. O interpretaci PCA pojednává podrobněji NICHOLS (1977) a VAN DER MAAREL (1980a).

* Užívá-li se jiná míra podobnosti než korelační koeficient nebo kovariance, nejde z matematického hlediska o PCA, ale o analýzu hlavních koordinát (principal coordinates analysis). V praxi však bývají tyto metody zaměňovány.

7.2.4.2 Metoda mnohonásobného průměrování (reciprocal averaging, — RA, analyse factorielle des correspondances)

Tato metoda odstraňuje některé nedostatky PCA: první osa zčásti odstraňuje efekt podkovy a docílí se lepší seřazení snímků (RA patří mezi seriační metody). Na rozdíl od PCA nemají další osy smysl, i když jsou při výpočtu generovány. Metoda je založena na principu, že v prvním cyklu je každý snímek charakterizován jedním číslem, závislým na zastoupení jednotlivých druhů, v další části cyklu je každý druh charakterizován číslem, které je průměrem z čísel charakterizujících snímky, v nichž se druh vyskytuje. V dalším cyklu se postup opakuje: číslo snímků je určeno jako průměr čísel druhů, číslo druhu jako průměr čísel snímků. Po několika cyklech již nedochází ke změnám. Výhodou této techniky je současná ordinace druhů i snímků do jednoho redukovaného prostoru, což velmi usnadňuje interpretaci.

Protože i při této metodě dochází ke zkreslení, byla navržena její úprava, známá pod názvem „detrended correspondence analysis“ — DCA (program je v literatuře uváděn pod názvem DECORANA). Bližší údaje o těchto metodách uvádějí HILL (1973) a HILL et GAUCH (1980).

7.2.4.3 Diskriminační analýza

Diskriminační analýza již není ordinační technikou v úzkém slova smyslu. Metoda pracuje s již připravenými skupinami snímků a zjišťuje druhy, které tyto skupiny odlišují. Její pomocí se zjistí klasifikační funkce (kombinace nezávislých druhů), která postačuje k odlišení dvou či více skupin snímků. Tyto funkce pak slouží k výpočtu pozice jednotlivých snímků. Máme-li 2 skupiny, jsou snímky umístěny podél přímky, máme-li 3 skupiny, je pozice snímků určena dvěma osami v rovině. Diskriminační analýza je statistická metoda s velmi přesně definovaným postupem a jasnou logickouází. Umožňuje zejména: (1) zjistit optimální kombinaci druhů nutných pro odlišení skupin, (2) zjistit snímky, které z hlediska vypočtené klasifikační funkce nebyly správně klasifikovány, (3) zjistit, zda mezi získanými skupinami existuje diskontinuita (to neumožňuje žádná klasifikační metoda a jiné ordinační metody nemusí vždy tuto diskontinuitu zjistit), (4) pomocí klasifikační funkce umožňuje přiřadit k rozlišeným skupinám nové snímky. Bližší podrobnosti o této metodě uvádějí HAVRÁNEK et ŠTĚPÁN (1977) a MANN et SHUGART (1983).

7.2.4.4 Další ordinační metody

Pro ordinaci jsou užívány další metody mnohorozměrné statistiky: faktorová analýza, mnohorozměrné škálování (multidimensional scaling), kanonická korelační analýza (GAUCH et WENTHWORTH 1976, GAUCH et al. 1981). Stejně jako u PCA a RA je jejich užití závislé na programovém vybavení a dostatečné paměti počítače. Kromě těchto metod je nadále užívána polární ordinace, oblíbená pro svoji ekolo-

gickou průhlednost a matematickou jednoduchost; protože však má určité nedostatky v logické bázi, není zde dále hodnocena.

7.2.5 Přímá gradientová analýza

Přímá gradientová analýza (WHITTAKER 1967, 1978: 7—50) je značně efektivní metoda. Má význam při hledání vztahů mezi vegetací a vlastnostmi prostředí; předpokládá však, že kromě dat o vegetaci jsou sbírána též data o vlastnostech prostředí. Lze postupovat dvojím způsobem: buď sbíráme data o vegetaci na transektu podle předem vybraného ekologického gradientu (časté je např. užití stoupající nadmořské výšky), nebo sbíráme data o vegetaci a prostředí na jednotlivých studijních plochách (rozmístěných náhodně, pravidelně nebo subjektivně vybraných). Pak zjišťujeme, jak vegetace či jednotlivé druhy závisí na změnách ekologických faktorů. První postup byl široce využíván v minulosti (viz např. str. 103) většinou bez matematického aparátu (ani nebyl označován jako přímá gradientová analýza) a vyústil v poznání ekologických řad a stupňovitosti vegetace. Oba postupy mohou být kombinovány. Sběrem dat podle subjektivně zvoleného transektu (jeho délka se volí podle škály proměnlivosti studované vegetace — od několika cm do mnoha km) zjistíme určitou závislost — navrhneme hypotézu, kterou lze statisticky testovat sběrem dat na náhodně rozmístěných plochách, kde současně sbíráme data o vegetaci i prostředí.

I při užití dat z transektů se můžeme zabývat otázkou, zda je variabilita vegetace kontinuální, či zda v ní existují diskontinuity. Z metod, které byly pro tento účel vypracovány, má největší praktické využití porovnání podobnosti sousedních ploch v transektu, čímž odhalíme místa, kde se podobnost výrazněji mění (PŘIVÁNKOVÁ 1973). Dále je možno užít klasifikační metody jednoduché cesty, která indikuje jen výraznější diskontinuity.

7.2.6 Zjišťování korelací mezi druhy

Vzorců indexů podobnosti mezi snímky (viz tab. 14) lze použít ke kvantitativnímu hodnocení korelací mezi dvojicemi druhů. V tomto případě lze mluvit o indexech druhové korelace (IA — index of association — viz MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 229). Jako příklad lze uvést období Jaccardova vzorce:

$$IA_j = \frac{c}{a + b + c} \cdot 100,$$

a = počet snímků pouze s výskytem druhu A, b = počet snímků pouze s výskytem druhu B, c = počet snímků se společným výskytem obou druhů. Příklad výpočtu pro *Homogyne alpina* a *Solidago minuta* z tab. 9: $a = 3$, $b = 1$, $c = 9$.

$$IA_j = \frac{9}{3 + 1 + 9} \cdot 100 = 69,2.$$

Tohoto vzorce (i dalších) lze použít i ke zjištění korelace kvantitativního zastoupení přítomných druhů a ke zjištění korelace jejich stálosti v různých vegetačních jednotkách (např. MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 230—231).

Mají-li být mezidruhové vazby testovány statisticky, nelze většinou použít vegetační snímky, nýbrž data ze zkusných ploch stejné velikosti rozmístěných náhodně. Pro každou dvojici druhů se pak sestavuje čtyřpolní tabulka.

		Druh A		
		+	—	
Druh B	+	<i>c</i>	<i>b</i>	<i>c + b</i>
	—	<i>a</i>	<i>d</i>	<i>a + d</i>
		<i>c + a</i>	<i>b + d</i>	<i>n = a + b + c + d</i>

(*a* = počet ploch pouze s výskytem druhu A, *b* = počet ploch pouze s výskytem druhu B, *c* = počet ploch se společným výskytem obou druhů, *d* = počet ploch bez výskytu daných druhů, *n* = celkový počet zkusných ploch.)

Na základě této tabulky možno testovat χ^2 testem dobré shody, zda se určitá dvojice druhů společně vyskytuje (resp. nevyskytuje) častěji, než by odpovídalo jejich frekvencím. Podle toho, na jaké hladině zamítáme hypotézu o jejich náhodném společném výskytu, mluvíme o „síle vazby“. Po prověření všech dvojic druhů můžeme vytvářet skupiny druhů navzájem vázaných a sestavit graf vyjadřující sílu vazby mezi jednotlivými druhy. Výsledek je silně závislý na velikosti zkusných ploch. Malé plochy ukazují nízký počet kladných vazeb; jejich zvětšováním počet kladných vazeb vzrůstá. Proto nutno uvádět s výsledkem též velikost zkusné plochy. Metoda zjišťování kladných a záporných vazeb je základem asociační analýzy. Příklady uvádějí: GREIG-SMITH (1964, 1983), KERSHAW (1973), JANKO (1971), McINTOSH (1978).

7.2.7 Zhodnocení numerických metod

Při výběru některé z numerických metod by mělo být především přihlíženo k cíli studia vegetace. Numerické metody jsou z matematického hlediska rovnocenné a z tohoto hlediska nelze rozhodnout, která z nich je lepší a která horší. Lze však říci, že pro určitý účel studia vegetace je určitá numerická metoda vhodnější; žádnou však nelze užít v každém případě. S odstupem let pominulo okouzlení z jejich objektivnosti; naopak, stále více je zdůrazňována jejich subjektivnost, neboť každá z metod vyžaduje určité subjektivní volby a pracuje za určitých (často zamlčených) předpokladů. Avšak toto subjektivní ovlivnění se přesunulo z pracovního postupu do etap, které mu předcházejí — do úpravy dat a volby kritérií pracovních postupů.

Výběr metody velmi ovlivňuje výsledky, a proto je třeba seznámit se s každou numerickou technikou dosti podrobně. Není tím myšleno seznámení se s konkrétním matematickým aparátem, ale s podmínkami užití určité techniky a s tím, jak jednotlivé volby ovlivňují výsledek. Proto je též třeba uvádět u každé numerické studie nejen jaké metody bylo užito, ale i jaká kritéria pracovního postupu byla zvolena.

Podívejme se na výhody a nevýhody numerických metod, k jakým úkolům se nejlépe hodí i na to, jak se vyrovnaly se skutečnostmi, které jejich zavedení inspirovaly (viz str. 129).

Jak bylo uvedeno v předešlých statích, jsou i numerické metody ovlivněny subjektivními volbami, a naopak algoritmus tabelární syntézy vegetačních snímků (7.1.1) byl vypracován v několika počítačových programech a tak zbaven nařčení ze subjektivity.

Numerické metody jsou vhodné pro jednorázová řešení úkolů, kde není třeba tvořit systém vegetačních jednotek. Jsou vhodné pouze pro zpracování stejnorodějšího fytocenologického materiálu, jinak může nastat těžko řešitelná situace, že část materiálu vyžaduje jednu volbu, zatímco druhá část jinou.

Metody numerické klasifikace nejsou vhodné pro budování obecně platného klasifikačního systému. Brání tomu jejich uzavřenost, se kterou se nesetkáváme u klasifikace curyško-montpelliérského směru. Výsledky numerické klasifikace jsou jednorázové a platí jen pro zpracovaný materiál. Často přidání jediného snímku může výsledek zcela změnit. Pro numerickou klasifikaci je téměř neřešitelným problémem zpracování materiálu, jehož část tvoří druhově chudé snímky s výraznou dominantou a zbytek druhově bohaté snímky bez výrazné dominanty. Naopak klasifikace curyško-montpelliérského směru má velkou stabilitu, která nevyplývá přímo ze zpracovávaného materiálu, ale z dalších informací (např. znalosti vazby na určité typy stanovišť, znalost ekologie a rozšíření druhů, na nichž je klasifikace stavěna). Význam jednotlivých druhů je přitom hodnocen odstupňovaně, a proto má tato klasifikace vysokou vypovídací schopnost. Pro vytvoření obecného fytocenologického systému analogického systémům rostlin, živočichů, minerálů, hornin či půd ji nemůže nahradit žádná z uvedených numerických metod.

Předností (ale i záporem) numerických metod je jejich formálnost, tj. dodržování přesně stanoveného algoritmu. Pro jejich výsledek je kromě algoritmu důležitá hlavně kvalita dat. Na rozdíl od nich pracuje curyško-montpelliérská metoda za pomoci velkého množství informací, což jí umožňuje zhodnocení i značně neúplného fytocenologického materiálu z hlediska existujících znalostí.

7.3 Fytocenologická nomenklatura

Fytocenologie stála hned od počátku svého vývoje před problémem, jak zvládnout nepřehlednou variabilitu vegetace, ztělesněnou nejrozmanitějšími rostlinnými společenstvy, a jakým způsobem poznatky sdělovat. Proto hned od počátku začala

užívat pojmenování jednotlivých vegetačních jednotek jakožto dorozumívacího prostředku.

Fytocenologická nomenklatura prodělala podobný vývoj jako nomenklatura taxonomická — od jména vyjadřujícího určitý znak či vlastnost po jméno představující pouhý slovní symbol. Avšak jména se ve fytocenologii nikdy nestala zcela nezávislá na rostlinných společenstvech (jako je tomu v taxonomii). Zde stále platí požadavek, že druhy, z jejichž jmen je jméno syntaxonu tvořeno, musí být zaznamenány alespoň v některých snímcích originální diagnózy syntaxonu.

Fyziognomický směr zavedl nejprve pojmenování jednotek podle fyziognomických charakteristik vegetace (nejčastěji podle vzrůstové formy). Pojmenování byla užívána jak v národních jazycích, tak v latině (např. dřeviny, Wälder, Lignosa, deštné pralesy, Regenwälder, Pluviisilvae — DOMIN 1923a: 40–42). Velmi brzy se však začala používat pojmenování, odvozená z latinských jmen druhů (SCHOUW 1822), která posléze převládla.

Jména vegetačních jednotek na úrovni formace se tvořila připojením určité koncovky ke kmeni rodového jména fyziognomicky významného druhu. Jména tvořená pomocí koncovky — *etum* (např. *Eriophoreto-Sphagnetum*) nalézáme již v pracích LORENZOVIČŮ (1858, 1863). Jména formací měla většinou množné číslo, např. *Pineta cladiosa*. Souběžně se ujalo pojmenování pomocí nezměněného latinského jména jednoho nebo dvou druhů s připojením označení ranku jednotky — např. *Phragmites-Formation* (WARMING 1895).

Prakticky až do roku 1921 nebyl tento způsob pojmenování užíván pro vyšší vegetační jednotky — tehdy jednotky formačního systému. V dalších letech bylo zavedeno tvoření jmen syntaxonů pomocí koncovek vyjadřujících rank pro většinu hierarchických úrovní curyško-montpelliérského systému (tab. 16).

Tab. 16. Přehled koncovek jednotlivých syntaxonomických ranků

Syntaxonomický rank	koncovka
formace	- <i>eta</i>
oddělení (divisio)	- <i>ea</i>
třída (classis)	- <i>etea</i>
podtřída (subclassis)	- <i>enea</i>
řád (ordo)	- <i>etalia</i>
podřád (subordo)	- <i>enalia</i>
svaz (alliancia)	- <i>ion</i>
podsvaz (suballiancia)	- <i>enion</i>
asociace (associatio)	- <i>etum</i>
subasociace (subassociatio)	- <i>etosum</i>
varieta (varietas), popř.	- <i>osum</i>
další podjednotky	

Příležitostně byly k tvorbě jmen používány řecké nebo latinské předpony vyjadřující morfologické nebo ekologické charakteristiky společenstev, jako *Xero-*,

Meso-, *Magno-*, *Parvo-*, *Nano-*, *Thero-* apod. (např. *Xerobromion*, *Mesobrometum*, *Nanocyperion flaccidum* aj). Předpona *Eu-* byla zavedena pro syntaxony vedlejšího ranku nadřazené asociaci, a to pro označení typické podjednotky nadřazeného syntaxonu (např. podsvaz *Eu-Vaccinio-Piceion*).

V syntaxonomických směrech vymezujících vegetační jednotky podle dominant setrvalo pojmenování jednotky nezměněným jménem jednoho nebo více dominujících druhů s připojením označením ranku (např. *Pinus silvestris-Vaccinium myrtillus-Hylocomium parietinum-proliferum-sociace* — DU RIETZ 1932: 312) anebo bez uvedení ranku, pouze s neutrálním termínem jako „vegetace“, „společenstvo“, „typ“, „typ společenstva“, „série“, popř. s označením formace.

V curyško-montpelliérském směru panovala snaha pojmenovávat syntaxony podle význačných nebo diferenciálních druhů. Až do nedávna bylo běžné měnit jméno syntaxonu, bylo-li shledáno jako nevhodující.

Fytocenologická nomenklatura se až do r. 1933 omezovala na pravidla tvoření jmen. První návrh skutečných nomenklatorických pravidel podávajících návod na řešení nomenklatury při určitých syntaxonomických úkonech byl publikován až v úvodu k „Prodromu rostlinných společenstev“ [Anonymus (Prodromuskomitee) 1933]. Na základě řady návrhů nomenklatorických pravidel publikovaných v letech 1941–1972 (MORAVEC 1975d) připravila Nomenklatorická komise při Mezinárodní společnosti pro studium vegetace (International Association for Vegetation Science) ucelené vydání Kódu fytocenologické nomenklatury (BARKMAN, MORAVEC et RAUSCHERT 1976, 1986 — český překlad 1978, 1988).

Kód fytocenologické nomenklatury spočívá na těchto zásadách:

Zásada I: Ustanovení Kódu platí pro jména syntaxonů. Termín syntaxon se v Kódu vztahuje na abstraktní vegetační jednotku kteréhokoliv ranku definovanou podle floristicko-sociologických kritérií, která v zásadě může být začleněna do hierarchického systému. Všechny ostatní vegetační jednotky a systémy ustanovení tohoto Kódu nepodléhají.

Zásada II: Ustanovení Kódu řídí nomenklaturu pro tyto hlavní ranky syntaxonů: asociace (associatio), svaz (alliancia), řád (ordo) a třídu (classis), jakož i pro tyto vedlejší ranky syntaxonů: subasociace (subassociatio), podsvaz (suballiancia), podřád (subordo) a podtřída (subclassis). Všechny ostatní ranky nepodléhají ustanovení tohoto Kódu.

Zásada III: Každý syntaxon v určitém vymezení, postavení a ranku má pouze jediné správné jméno.

Zásada IV: Správné jméno syntaxonu je nejstarší jméno, jež odpovídá pravidlům (princip priority).

Zásada V: Použití jména je určeno pomocí jeho nomenklatorického typu (typu jména).

Zásada VI: Asociace je základní rank v hierarchickém systému syntaxonů.

Zásada VII: Nomenklatorická pravidla mají zpětnou platnost, pokud není dáno výslovné omezení.

Pravidla rozčleněná do 51 článků určují: 1. podmínky a data účinného zveřejnění, 2. podmínky a data platného zveřejnění jmen, 3. tvar jmen syntaxonů, 4. typizování jmen syntaxonů, 5. použití priority při stanovení správného jména syntaxonu, 6. ponechání a výběr jmen a epitet při syntaxonomických změnách, 7. zamítnutí jmen a epitet, 8. opravu jmen, 9. použití autorské citace. Dodatek ke Kódu obsahuje návod k jazykově správnému tvoření jmen syntaxonů.

Studium organismů ve vztahu k jejich životnímu prostředí se zabývá ekologie; podle předmětu studia se člení na několik odvětví. Dříve bývala ekologie členěna hlavně podle nejvyšších taxonomických skupin na ekologii rostlinnou (fytoekologii), živočišnou (zooekologii) a ekologii člověka (antropoekologii). I když toto členění má určité opodstatnění, používá se dnes členění spíše podle toho, jsou-li objektem studia jednotlivé organismy, a pak mluvíme o autekologii, nebo cenózy, a pak jde o syneкологиi.

V autekologii je vztaznou jednotkou, k níž jsou výsledky studia vztahovány, určitý taxon — většinou druh nebo vnitrodruhový taxon. Na rozhraní autekologie a fyziologie stojí ekofyziologie, která se snaží vysvětlit ekologické požadavky druhů jejich fyziologickými vlastnostmi, většinou za použití experimentálních metod. Ekologické studium populací jednotlivých druhů spadá do populační ekologie neboli demekologie (HADAČ 1982, WALTER 1984: 12).

V syneologii je vztaznou jednotkou určitý syntaxon — většinou určitá asociace. Funkční a kauzální analýza ekosystémů, zejména za použití matematického modelování, je označována jako systémová ekologie.

V souvislosti s ekologickým studiem krajiny a její palety typů životního prostředí vznikla krajinná ekologie (HADAČ 1982: 15, FORMAN et GODRON 1986).

8.1 Ekologické faktory

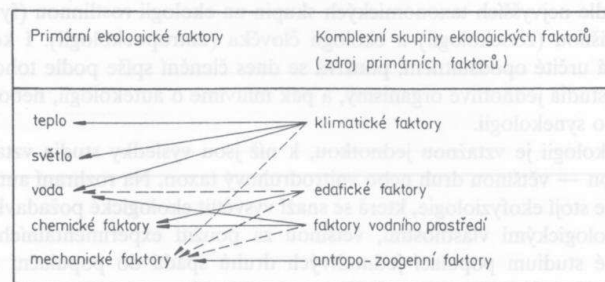
8.1.1 Třídění ekologických faktorů

V autekologii mohou být ekologické faktory ztotožněny s faktory ovlivňujícími základní fyziologické funkce organismu — zejména v ekofyziologickém přístupu. Takto chápané faktory bývají označovány jako primární (tab. 17).

Určitý druh lze charakterizovat jeho nároky na teplotu, světlo, vodu, živiny a reakci prostředí, odvozenými z jeho ekologických amplitud a optim. Přitom bývá zdůrazňováno, že pro rostlinu je lhostejné, zda příznivý teplotní režim stanoviště je podmíněn makro- či mikroklimatem, příznivý vlhkostní režim dostatkem srážek či podzemní vody (WALTER 1979: 155). Avšak i v autekologickém výzkumu lze ekologickou konstituci druhu charakterizovat jeho vazbou na určitou klimatickou oblast či výškový stupeň, na určitý typ či druh půdy, na určitý vlhkostní režim apod.

Pro synekologický přístup je adekvátnější třídění ekologických faktorů v rámci jejich komplexních skupin. Tyto komplexní skupiny totiž vyjadřují způsob výskytu ekologických faktorů, jakožto vlastností určitého fyzického prostoru, na povrchu Země. Kromě toho je působení ekologických faktorů na rostlinná společenstva komplexní a není lhotečné, v jaké kombinaci faktorů určitý faktor působí. Pro rostlinná společenstva není např. lhotečné, zda je potřebné množství vody poskytováno jako dešťové srážky nebo jako podzemní voda. Z uvedených důvodů můžeme při hodnocení ekologických faktorů ve vztahu k vegetaci hovořit o synekologických faktorech.

Tab. 17. Vztah mezi primárními ekologickými faktory a komplexními skupinami faktorů (sec. WALTER 1979: 154)



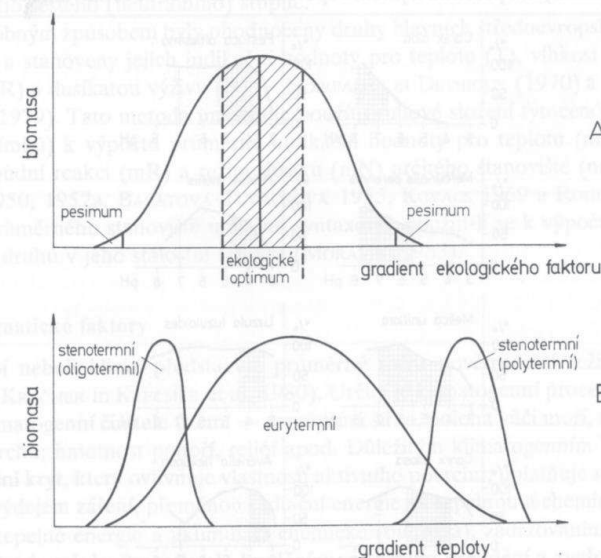
Na povrchu Země se setkáváme se dvěma základními typy životního prostředí — suchozemským a vodním (viz 3.3). V suchozemském prostředí vyplývají ekologické faktory jednak z klimatických dějů v atmosféře (klimatop), jednak z vlastností nejsvrchnější vrstvy litosféry a na ní vytvořené pedosféry (edafotop). Vodní prostředí má specifické vlastnosti, uplatňující se jako ekologické faktory, a klimatem je ovlivňován v omezené míře (teplotní a světelný režim). V důsledku vazby ekologických faktorů na určité vlastnosti či režimy atmosféry, litosféry, pedosféry nebo hydrosféry se s nimi setkáváme v určitých kombinacích, nikoliv v podobě nezávisle proměnlivých vlastností prostředí. V těchto kombinacích se určité faktory navzájem ovlivňují a tak zesilují své působení (např. zvýšení obsahu výměnného Ca^{2+} v půdě snižuje její aciditu a podporuje její nitrifikační schopnost — viz např. HUSOVÁ 1968, 1969). Výsledný efekt sdruženého působení faktorů je silnější než součet samostatně působících faktorů („princip synergie“).

V přírodě se setkáváme s poměrně omezeným množstvím kombinací ekologických faktorů. Tyto kombinace se projevují v podobě určitých typů stanovišť, charakterizovaných zpravidla určitým klimatem, reliéfem, geologickým substrátem, půdním typem a vodním režimem. Rozmanitost stanovištních typů určité krajiny závisí na její geologické stavbě a členitosti reliéfu.

8.1.2 Působení ekologických faktorů

Každý druh má ve svém genetickém kódu zakotveno určité rozmezí snášenlivosti (amplitudu tolerance) vůči působení určitého ekologického faktoru. Minima a maxima zde představují hodnoty, při nichž jsou životní pochody a růst omežovány (růstové pesimum), při středních hodnotách bývá dosaženo růstového optima (obr. 56). Limitující působení faktorů zobecnil SHELFORD (1913) v podobě „zákona tolerance“. Rozsah tolerance druhu je jiný v přírodě, kde se druh vyskytuje jako součást fytoceózy, jiný při pěstování v čisté kultuře. V prvním případě jde o ekologickou amplitudu, v druhém o fyziologickou amplitudu a podobně i o ekologické a fyziologické optimum. Fyziologická amplituda bývá obvykle širší než ekologická, která je zúžena konkurencí jiných druhů. Z těchto příčin fyziologické optimum nebývá u mnoha druhů totožné s ekologickým (obr. 57); bylo to již známo z praxe řadě lesníků a potvrzeno i pokusy (např. ELLENBERG 1953, 1954, ELLENBERG et SNOY 1957).

Ekologické faktory vytvářejí svou kvantitativní gradací ekologické gradienty a druhy mohou vůči nim projevovat širokou nebo úzkou amplitudu (druhy euryektní nebo stenoeckní — např. eurytermní nebo stenotermní). Lze se však setkat

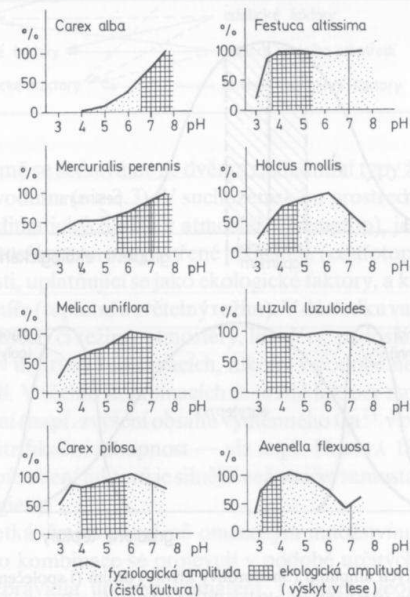


Obr. 56. Křivky ekologických amplitud (Shelfordovy křivky) druhů (i společenstev): A — teoretická ekologická amplituda druhu vůči určitému ekologickému faktoru (sec. SLAVIKOVÁ 1986); B — schematické znázornění ekologických amplitud stenoeckních a euryektních druhů na příkladu teploty (sec. ODUM 1977 — upraveno).

i s druhy, které vůči jednomu faktoru projevují širokou amplitudou, vůči jinému úzkou.

LIEBIG (1840) v pokusech s minerální výživou rostlin zjistil, že v souboru faktorů se pro růst rostlin stává rozhodující ten faktor, který je v minimu („zákon minima“). Jak ukázal LUNDEGÅRDH (1925), mohou se určité ekologické faktory do jisté míry doplňovat či zastupovat („zákon substituce faktorů“); např. ve fotosyntéze může být snížená intenzita světla kompenzována vyšší koncentrací CO_2 , aby bylo dosaženo téhož výsledku jako při plném osvětlení.

Působení ekologických faktorů nebo jejich komplexů na rostlinná společenstva lze interpretovat podobným způsobem, avšak v tomto případě jde pouze o amplitudy ekologické. Liebigův zákon minima se zde neuplatňuje ve své absolutní podobě, neboť díky konkurenčnímu tlaku jsou druhy z fytocenóz vytlačeny dříve, než se faktor dostane do oblasti jejich fyziologického minima. Setkáváme se však i s opačným způsobem působení ekologických faktorů, tj. až když dosáhnou určité kvantitativní či intenzity, např. výskyt hadcových druhů a specializovaných společenstev je podmíněn přebytkem hořčíku v půdě (viz 8.3.7.2). Ekologické gradienty se projevují změnami druhového složení společenstev a hranice ekologických amplitud určitého společenstva jako přechod k jinému společenstvu. I zde se setkáváme se substitu-



Obr. 57. Fyziologické a ekologické amplitudy některých druhů vůči půdní reakci (sec. ELLENBERG 1982 — upraveno).

cí (resp. komplementaritou) ekologických faktorů. Tím vznikají ekologicky rovnocenná stanoviště, což WALTER (1951) zobecnil jako „princip relativní stálosti stanoviště“.

Ekologické gradienty se odrážejí v ekologických řadách společenstev (např. WALTER 1979: 120—122), označovaných jako cenokliny (WHITTAKER 1970: 40 — coenocline). Cenoklina vytváří spolu s komplexním gradientem stanovišť gradient ekosystémů, který WHITTAKER (1970: 41) označil jako ekoklina (termín „ecocline“ však zavedl již CLEMENTS 1936: 267 v odlišném vymezení).

8.1.3 Fytocenologická indikace ekologických faktorů

Znalost postavení ekologických amplitud a optim jednotlivých druhů v gradientech ekologických faktorů, získaná jak ekologickým, tak fytocenologickým výzkumem, umožnila stanovit indikační hodnotu řady druhů pro jednotlivé faktory. Určitý ekologický gradient byl přitom rozdělen zpravidla na 3 — 5 úseků (stupňů) a druhy byly ohodnoceny podle postavení jejich ekologických amplitud vůči těmto stupňům. Například ELLENBERG (1950, 1952a) rozdělil gradient půdní acidity na 5 stupňů a podle nich odstupňoval jednotlivé druhy; druhy indiferentní vůči aciditě zařadil do šestého (neutrálního) stupně.

Podobným způsobem byly ohodnoceny druhy hlavních střeoevropských společenstev a stanoveny jejich indikační hodnoty pro teplotu (T), vlhkost (F), půdní reakci (R) a dusíkatou výživu (N) — NOIRFALISE et DETHIUX (1970) a ELLENBERG (1974, 1979). Tato metoda umožňuje použít druhové složení fytocenóz (vegetačních snímků) k výpočtu průměrné indikační hodnoty pro teplotu (mT), vlhkost (mF), půdní reakci (mR) a režim dusíku (mN) určitého stanoviště (např. ELLENBERG 1950, 1952a, BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ 1955, KOVACS 1969 a ROGISTER 1978) nebo průměrného stanoviště určitého syntaxonu, použijí-li se k výpočtu procenta stálosti druhů v jeho stálostní tabulce (MORAVEC 1983).

8.2 Klimatické faktory

Podnebí neboli klima představuje průměrný roční povětrnostní režim určitého území (KREČMER in KREČMER et al. 1980). Určují je klimatické procesy a modifikují klimatické činitele území — zeměpisná šířka, poloha vůči moři, ráz zemského povrchu; hmotnost pohoří, reliéf apod. Důležitým klimatickým činitelem je vegetační kryt, který ovlivňuje vlastnosti aktivního povrchu; uplatňuje se pohlčováním a výdejem záření, přeměnou radiační energie na tepelnou a chemickou, translokací tepelné energie a akumulací chemické (biomasy), zadržováním srážek jak vertikálních, tak horizontálních, brzděním vzdušného proudění a zvyšováním jeho turbulence, příjmem a výdejem plynů. Klíčovým klimatickým faktorem, který uvádí povětrnostní režim v chod, je energie slunečního záření, která se uplatňuje přímo jako ekologický faktor v podobě tepelného záření a světla.

V synekologii se jako ekologické faktory uplatňují hlavně teplotní a srážkový režim, méně světelný režim, chemické vlastnosti atmosféry a její proudění.

8.2.1 Makroklima, mezoklima, mikroklima a fytoklima

Makroklima je podnebí velkých fyziograficky relativně stejnorodých zeměpisných celků. Vyplyvá ze zeměpisné polohy území a z jeho reliéfu. Je určeno jeho zeměpisnou šířkou, nadmořskou výškou, vzdáleností od oceánu a převládajícími větry. V čisté podobě se makroklima uplatňuje v rovinatých územích. V členitějších územích se makroklima uplatňuje v jejich plochých částech, jinde je reliéfem modifikováno v mezoklima.

Mezoklima (místní klima) představuje odchylky od makroklimatu vyvolané svahy různé expozice, pánvemi, údolími, horkými hřebeny a vrcholy, které modifikují radiační i teplotní režim, pohyb vzduchu i rozdělení srážek.

Mikroklima představuje modifikaci makro- či mezoklimatu vyvolanou blízkostí meteorologicky aktivního povrchu* a je ovlivňováno jeho charakterem. Nad holou zemí se uskutečňuje ve vrstvě atmosféry sahající do výše 2 m. Tato výška se zvětšuje u fytocenóz podle výšky a zápoje nejvyššího vegetačního patra. V zapojeném lese zahrnuje vrstva s mikroklimatickým režimem celou výšku stromového patra a ještě vrstvu ca 2 m nad ním. Aktivní povrch zde odpovídá průměrné výšce povrchu olistěných korun. Pod touto plochou je mikroklima určováno především strukturou fytocenózy a její periodicitou, a proto se pro toto „vnitřní klima“ fytocenózy užívá termín fytoklima.

8.2.2 Radiační režim

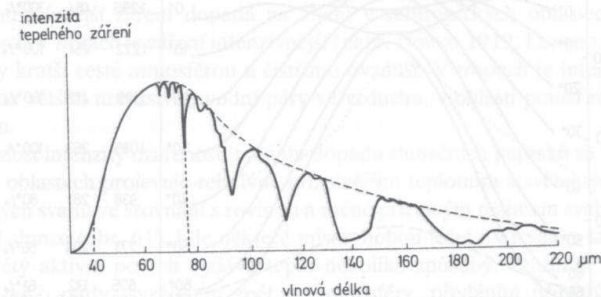
Sluneční záření je nejintenzivnější v oblasti viditelného světla, tj. v rozsahu vlnových délek 390 — 750 nm (obr. 58), avšak jako klimatogenní faktor působí především v oblasti infračervených paprsků (vlnové délky nad 1000 nm) přenosem tepla. V ekologii se však uplatňuje i oblast viditelného záření, zejména v rozsahu fotosynteticky aktivního záření (FAR: 400—700 nm) v podobě světelného režimu.

Energie slunečního záření je při jeho vstupu do atmosféry prakticky stálá — $8,4 \text{ J cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ (asi $2 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$). Tato hodnota je označována jako sluneční (solární) zářivost (konstanta). Uplatnění této energie jako klimatogenního či ekologického faktoru závisí na střídání dne a noci, na ročních změnách postavení Slunce vůči Zemi a na modifikaci této energie při průchodu atmosférou.

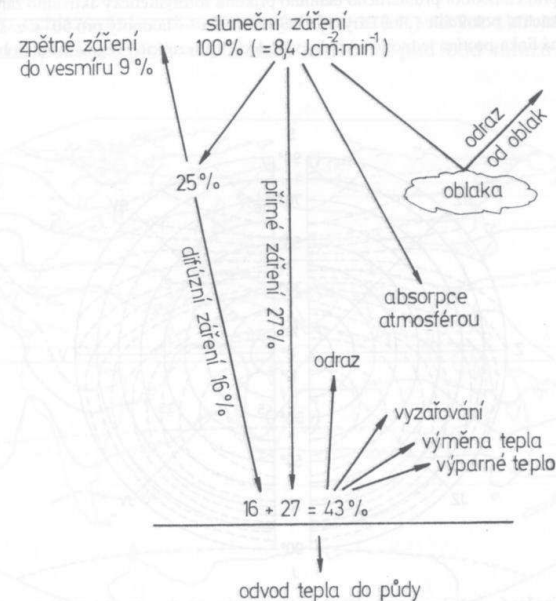
Zeměpisná šířka ovlivňuje radiační režim nejen přibývajícím šikmostí dopadu slunečních paprsků, ale i denní periodicitou. Ta je nejpravidelnější v tropech, kde po celý rok mají den a noc přibližně stejnou délku: 11 — 13 h. Směrem k pólům

* Jako aktivní povrch se v meteorologii označuje povrch (např. PETRIK et al. 1986: 74), na němž se uskutečňuje příjem a výdej zářivé energie; může jím být povrch skal, povrch holé půdy, vodní hladina, povrch sněhu, ale i povrch rostlin.

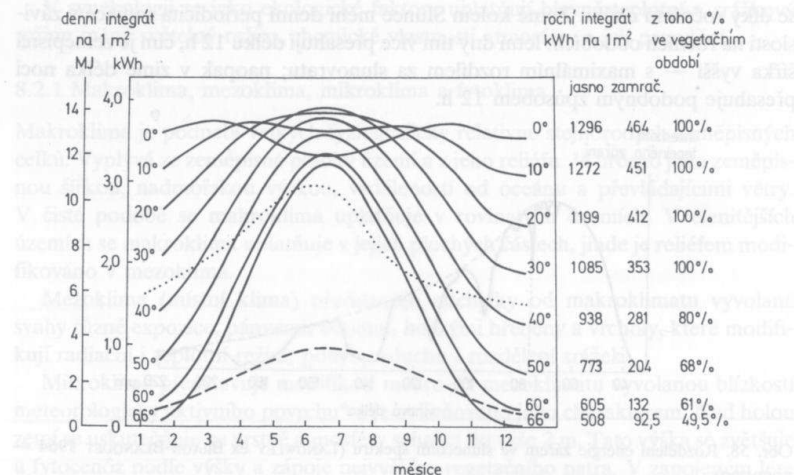
se díky ročnímu oběhu Země kolem Slunce mění denní periodicitu radiace v závislosti na ročních obdobích: letní dny tím více přesahují délku 12 h, čím je zeměpisná šířka vyšší — s maximálním rozdílem za slunovratu; naopak v zimě délka noci přesahuje podobným způsobem 12 h.



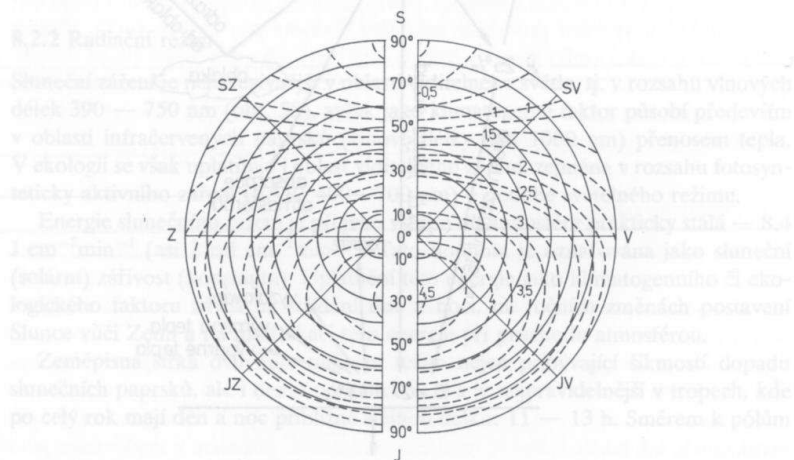
Obr. 58. Rozdělení energie záření ve slunečním spektru (LANGLEY ex BRAUN-BLANQUET 1964 — upraveno).



Obr. 59. Schéma rozdělení energie slunečního záření v atmosféře a na povrchu půdy (sec. WALTER 1979 — upraveno).



Obr. 60. Roční průběh hodnot průměrného denního příkonu fotosynteticky aktivního záření v různých zeměpisných šířkách s. polokoule (plné čáry). Čárkovaná linka — hodnoty pro 50° s. z. š. při zatažené obloze, tečkovaná linka protíná jednotlivé křivky v bodech vymezujících vegetační období (sec. ŠETLÍK 1979).



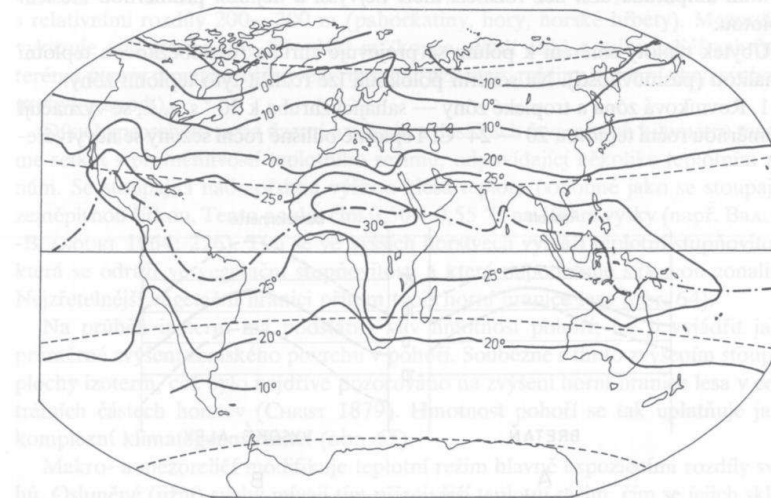
Obr. 61. Průběh izochar (---) sumy potenciálního přímého slunečního záření (v $10^6 \text{ kJ} \cdot \text{m}^{-2}$ za 6 měsíců vegetačního období) na svazích o různé expozici a sklonu na 50° s. z. š. (sec. JENIK et REJMANEK 1969 ex SLÁVÍKOVÁ 1986).

Rozdělení energie slunečního záření v atmosféře a na povrchu půdy znázorňuje obr. 59. Skutečné množství záření, které dopadá na určité místo, závisí na délce dne, úhlu dopadu slunečních paprsků a průzračnosti atmosféry. Hodnoty pro zeměpisné šířky severní polokoule uvádí obr. 60.

Nejintenzivnější záření dopadá na Zemi v subtropických oblastech s malou oblačností. V horách je záření intenzivnější (např. DORNO 1919, LUNDEGÅRDH 1954: 13) díky kratší cestě atmosférou a čistšímu ovzduší. V tropech je intenzita záření snižována větším množstvím vodní páry ve vzduchu, v oblasti pouští rozptýleným prachem.

Závislost intenzity ozáření na úhlu dopadu slunečních paprsků se v mimotropických oblastech projevuje relativně příznivějším teplotním a světelným režimem osluněných svahů ve srovnání s rovinou a méně příznivým režimem svahů odvrácených od slunce (obr. 61), kde některé místa mohou ležet i v trvalém stínu.

Zahřátý aktivní povrch vydává teplo několika způsoby: zahřátím rostlinných orgánů nebo půdy, vyzářením zpět do atmosféry, předáním přilehlým vrstvám atmosféry; část tepla je spotřebována při výparu vody z půdy nebo při transpiraci (výparné teplo 2,4 kJ na 1 g vody), kterou rostliny omezují přehřátí. Vyzářování tepla aktivním povrchem v době, kdy nepřijímá zářivou energii (hlavně v noci), vede k jeho ochlazení, což u travinných porostů s velkým aktivním povrchem může vyvolat pokles teploty v přízemní vrstvě až pod bod mrazu (přízemní či



Obr. 62. Rozdělení průměrných ročních teplot na zemském povrchu (sec. DAJOZ ex OZENDA 1982 — upraveno): - - - - - teplotní rovník.

„travní“ mráz). Vyzářené teplo je z větší části pohlceno atmosférou (zejména vodní parou) a v průměru jen 12 % uniká zpět do kosmického prostoru; atmosféra tak působí jako skleník (WALTER 1979: 159). Tento „skleníkový efekt“ se zvyšuje se vzrůstajícím obsahem CO_2 v ovzduší.

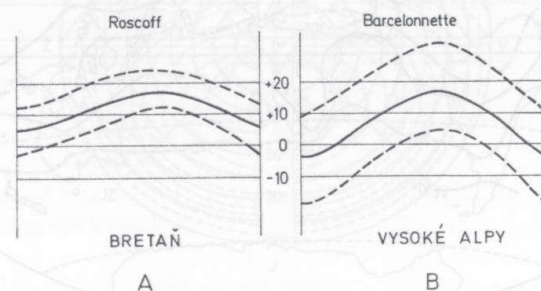
8.2.3 Teplotní režim

Teplotní režim závisí z velké míry na radičním režimu, podílí se však na něm i přenos tepla proudící atmosférou. Tato závislost se obrátí v průměrných ročních izotermách, které mají zhruba rovnoběžkový průběh (obr. 62), vykazují však anomálie způsobené nerovnoměrným rozložením kontinentů a mořskými proudy. Severní polokoule je teplejší než jižní v důsledku větší plochy kontinentů a teplotní rovník probíhá většinou na ní. S průměrnými ročními teplotami nad 30°C se setkáváme na severní a střední Sahaře, čímž se Afrika stává nejteplejším kontinentem.

Průměrná roční teplota je však nedostačujícím ukazatelem teplotního režimu. Proto nutno brát v úvahu kolísání teplot během roku i dne, průměrné měsíční teploty i rozmezí extrémů. Roční a denní amplitudy teplot charakterizují základní typy teplotního režimu. Oceánický teplotní režim má užší amplitudy než kontinentální (obr. 63). Klima tropů se vyznačuje užší amplitudou průměrných měsíčních teplot, než činí denní teplotní amplituda. V mimotropických oblastech je denní teplotní amplituda užší než rozmezí mezi nejvyšší a nejnižší průměrnou měsíční teplotou.

Úbytek teploty směrem k pólům se projevuje zhruba rovnoběžkovou teplotní zonalitou (pásmovitostí). Na severní polokouli lze rozlišit tyto teplotní zóny:

1. Rovníková zóna a tropické zóny — sahající zhruba k 30°S , se vyznačují průměrnou roční teplotou $20 - 24^\circ\text{C}$. Teplotně odlišné roční sezóny se nevytvářejí



Obr. 63. Příklad oceánického (A) a kontinentálního (B) teplotního režimu (sec. OZENDA 1982 — upraveno).

jí a sezónní teplotní amplituda během roku je užší než denní teplotní amplituda (tropické zóny se od rovníkové liší režimem srážek).

2. Přejídná zóna — se rozkládá přibližně mezi 30 a 40°S . Její průměrná roční teplota kolísá mezi 16 a 22°C , pokles teplot v zimě je zřetelný, avšak zima je mírná.

3. Mírná (temperátní) zóna — leží mezi 40 a 55°S . Vyznačuje se průměrnou roční teplotou mezi 7 a 16°C a poměrně chladnou zimou.

4. Chladná (boreální) zóna — navazuje zhruba na 55°S a táhne se až k 65°S rovnoběžce. Průměrná roční teplota činí 0 až 7°C , zima bývá velmi chladná.

5. Studená (subarktická a arktická) zóna — pokračuje od 65°S k pólu. Má průměrnou roční teplotu nižší než 0°C .

8.2.3.1 Modifikace teplotního režimu reliéfem

Pravidelnost šířkové termické zonality je rušena přenosem tepla proudící atmosférou i mořskými proudy. Například Golský proud posouvá teplejší zóny k severu v pobřežních oblastech severní Evropy. Uvnitř jednotlivých zón se setkáváme s teplotními modifikacemi vyvolanými reliéfem, který se uplatňuje nadmořskou výškou, hmotností vyvýšenin, expozicí a inklinací svahů a členitostí terénu.

Hypsoreliéf je charakterizován výškovými rozdíly, které vyvolávají změny teplotního režimu, odpovídající odlišným teplotním zónám (horské systémy — Alpy, Pyreneje, Karpaty). Makroreliéf se vyznačuje změnami ve výškových profilech s relativními rozdíly $200 - 300$ m (pahorkatiny, hory, horské hřbety). Mezoreliéf vykazuje výškové rozdíly $50 - 100$ m (kopce, údolí atd.) a mikroreliéf zahrnuje terénní útvary o malém výškovém rozsahu (úžlabiny, rokliny, terénní vlny, svahové prohuby apod.).

Díky hypsoreliéfu se na území o několika desítkách čtverečních kilometrů můžeme setkat s proměnlivostí teplotního režimu, odpovídající několika teplotním zónám. Se stoupající nadmořskou výškou klesá teplota podobně jako se stoupající zeměpisnou šířkou. Tento pokles činí $0,50 - 0,55^\circ\text{C}$ na 100 m výšky (např. BRAUN-BLANQUET 1964: 226). Tím se ve vyšších horstvech vytváří teplotní stupňovitost, která se odráží ve vegetační stupňovitosti a která napodobuje šířkovou zonalitu. Nejzřetelnější vegetační hranici přitom tvoří horní hranice lesa (obr. 64).

Na průběh izoterm má podstatný vliv hmotnost pohoří; lze ji vyjádřit jako průměrné zvýšení zemského povrchu v pohoří. Souběžně s tímto zvýšením stoupají plochy izoterm, což bylo nejdříve pozorováno na zvýšení horní hranice lesa v centrálních částech horstev (CHRIST 1879). Hmotnost pohoří se tak uplatňuje jako komplexní klimatogenní činitel (obr. 65).

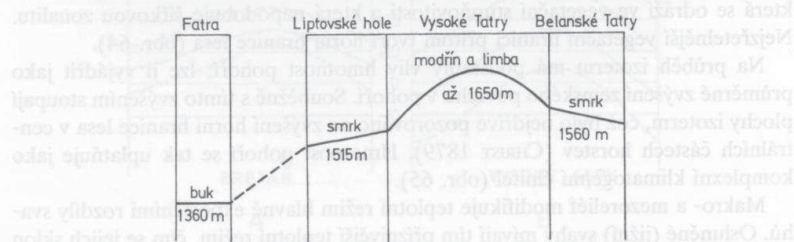
Makro- a mezoreliéf modifikuje teplotní režim hlavně expozičními rozdíly svahů. Osluněné (jižní) svahy mívají tím příznivější teplotní režim, čím se jejich sklon blíží ke kolmici vůči dopadajícím slunečním paprskům (obr. 61), a tudíž čím je hustota ozáření vyšší. To se projevuje ostrůvky teplomilných společenstev a flóry,



Obr. 64. Klimaticky podmíněná horní hranice lesa v Krkonoších (foto J. Štursa).

vyskytujících se na rovině v oblastech ležících mnohem jižněji, a naopak chladnomilnějších společenstev na severních svazích (viz 11.1, str. 279).

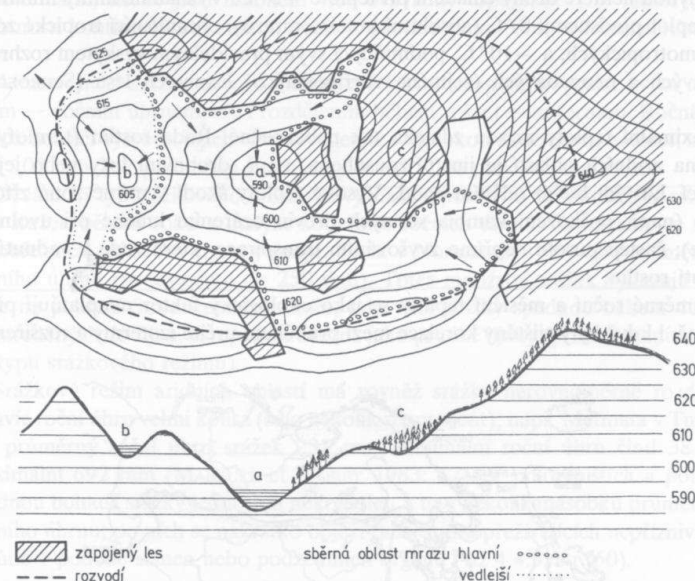
Makro- a mezoreliéf však může modifikovat teplotní režim i pomocí vzdušného proudění v určitých tvarech reliéfu. Tento jev se uplatňuje především v noci, zejména při jasném počasí (vyzařovací typ), kdy rychle se ochlazující vzduch stéká s vyvýšenin do prohlubenin, hromadí se na dně uzavřených pánví a údolí a zároveň vytlačuje teplejší vzduch do vyšších poloh (obr. 66). Tím se vytváří teplotní inverze. Polohy teplotních inverzí se projevují zvratem vegetační stupňovitosti („zvratem



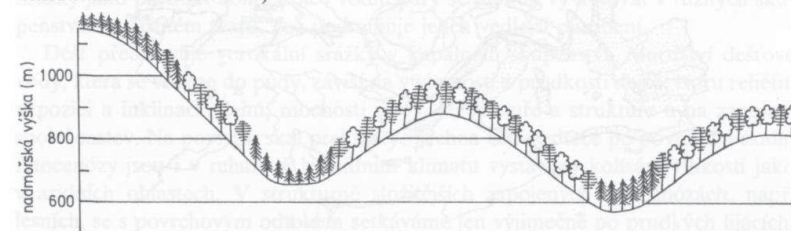
Obr. 65. Vliv hmotnosti pohoří na průběh hranice lesa a jeho složení ve Fatře a v Tatrách (sec. SOKOLOWSKI ex SVOBODA 1952).

pásem“ — obr. 67); např. v alpských dolinách se na mrazových dnech objevují porosty křeče, které jinak tvoří vegetační stupeň ve vyšších polohách.

Ve sféře mikroklimatu lze pozorovat, že sluneční záření neohřívá pouze vzduch, ale i půdu a rostliny. Povrch půdy může dosáhnout poměrně vysokých teplot — 50 °C i více (70—80 °C bylo naměřeno v pouštních oblastech Arizony). Naopak během noci se půdní povrch ochlazuje vyzařováním. Do půdní spodiny ochlazení rychle ubývá, takže podzemní orgány rostlin jsou chráněny proti teplotním extrémům. K ochraně přispívá v zimě i vrstva sněhu (viz 8.2.4.1).



Obr. 66. Mrazová jezera a sběrná oblast mrazové kotliny: a — mrazové jezero bez odtoku, b — mrazové jezero ve vedlejší proláklíně, c — proláklina vyrovnaná korunami porostu (bez mrazového jezera) (sec. STAUDACHER ex SVOBODA 1952).



Obr. 67. Schéma rozšíření smrku v přirozených společenstvech v závislosti na reliéfu v různých nadmořských výškách: smrk se v nižších polohách stahuje do prohlubenin (sec. SVOBODA 1952).

8.2.3.2 Působení teplotního režimu

Teplotní režim ovlivňuje rostlinná společenstva spíše svými extrémy než ročním průměrem, hlavně minimálními teplotami. Vliv minimálních teplot závisí na délce působení a na ročním období; např. mrazy jsou mnohem nebezpečnější během jara než v zimě. Mrazuvzdornost je důležitou vlastností některých druhů (psychofyty), avšak její mechanismus není dosud zcela objasněn. Některé druhy chladných oblastí odolávají teplotám několika desítek stupňů pod nulou (kryofyty), zatímco v tropech hynou některé druhy chladem při teplotě $+5^{\circ}\text{C}$. Významné limity minimálních teplot představují 0°C (absolutní hranice mrazu), ohraničující tropické zóny od mimotropických, a -10°C , podmiňující svým pravidelným výskytem rozhraní opadavých a neopadavých (zejména vavřínolistých) listnatých lesů (SCHROEDER 1983).

Maximální teploty nejsou zdaleka tak nebezpečné. Řada rostlin (termofyty) zejména aridních oblastí je jim přizpůsobena, např. drobnými listy nebo jejich absencí, hustým bílým oděním apod. Vysoké teploty škodí v mírné zóně zřídka přímo (např. poškození kambia stinných dřevin ozářením kmene při uvolnění zápoje); častěji působí nepřímo zvyšováním transpirace, které vede k vadnutí až uhynutí rostlin.

Průměrné roční a měsíční teploty se jako ekologický faktor neuplatňují příliš výrazně, i když byly zjištěny korelace mezi průběhem určité izotermie a rozšířením



Obr. 68. Korelace určitých izoterm a hranic areálů některých druhů (sec. BRAUN-BLANQUET a WALTER ex OZENDA 1982 — upraveno).

určitého druhu či asociace (obr. 68). Daleko významnější se tyto teploty uplatňují v kombinaci se srážkovým režimem (viz 8.2.5).

8.2.4 Srážkový režim

Atmosférické srážky jsou jediným zdrojem vody na většině povrchu souší. Srážky závisí na radičním a teplotním režimu, který ovlivňuje i výpar z mořské hladiny. Avšak izohyety (spojující místa se stejným množstvím srážek) neprobíhají souběžně s izotermami, neboť jsou mnohem více ovlivněny topografickými faktory, jako hmotností kontinentů a rozlohou oceánů, převládajícími větry a rozmístěním horstev.

Atmosférické srážky se jako ekologický faktor neuplatňují pouze svým množstvím — ročním úhrnem, ale i rozdělením během roku i svou formou. Roční úhrn srážek nestačí vysvětlit jejich vliv na vegetaci s výjimkou extrémních hodnot; srážky pod 100 mm/rok podmiňují poušť a vyšší než 3000 mm/rok deštný les.

Oceánický typ srážkového režimu se vyznačuje poměrně rovnoměrným rozdělením srážek během roku a malým kolísáním ročních úhrnů. Setkáváme se s ním v pobřežních oblastech Evropy (např. Brest v Normandii s 800 mm průměrného ročního úhrnu rozdělenému do 250 dnů). Totéž množství srážek vykazuje např. Nice na pobřeží Středozemního moře, kde však srážky spadnou během 40 dnů soustředěných do října, listopadu a března jako prudké lijáky (příklad mediteránního typu srážkového režimu).

Srážkový režim aridních oblastí má rovněž srážky nerovnoměrně rozděleny a navíc roční úhrn velmi kolísá (až o několik set procent); např. Matmata v Tunisku má průměrný roční úhrn srážek 231 mm, minimální roční úhrn činil 38 mm, maximální 692 mm (MABBUTT et FLORET 1983: 17). V polopouštích a pouštích spadnou bohatší srážky jednou za několik let, a to v několikanásobku průměrného ročního úhrnu; po nich se nakrátko objeví řada druhů přežívajících nepříznivá léta v půdě v podobě semen nebo podzemních orgánů (viz 4.4.3, str. 60).

8.2.4.1 Formy atmosférických srážek

Srážky jako produkt kondenzace vodní páry se mohou vyskytovat v různých skupenstvích a různém tvaru, což podmiňuje jejich vedlejší působení.

Děšť představuje vertikální srážky v kapalném skupenství. Množství dešťové vody, která se vsákne do půdy, závisí na vydatnosti a prudkosti deště, tvaru reliéfu, expozici a inklinaci svahu, mocnosti půdy, její textuře a struktuře a na zapojení společenstev. Na povrchu skal prakticky všechna voda odtéče po povrchu a skalní fytocenózy jsou i v relativně humidním klimatu vystaveny kolísání vlhkosti jako v aridních oblastech. V strukturně složitějších zapojených fytocenózách, např. lesních, se s povrchovým odtokem setkáváme jen výjimečně po prudkých lijácích. Jinak se většina vody vsákne do půdy, část je zadržena a využita přímo rostlinami (např. epifytickými mechy a lišejníky) a zbytek se vrací výparem do ovzduší.

Sníh představuje vertikální atmosférické srážky v tuhém skupenství, vznikající za mrazu. Sníh není přímým zdrojem vody pro rostliny, ale její zásobou. Navíc se uplatňuje jako tepelná ochrana rostlin a půdy proti mrazům. Nepříznivě působí na rostliny a jejich společenstva mechanicky; svou hmotností může vyvolat jejich vážné narušení (disturbanci).

Ekologické působení sněhu se nejvýrazněji projevuje ve vysokohorí, kde ovlivňuje průběh lesní a stromové hranice a rozšíření specializovaných společenstev. V místech jeho hromadění se vyskytují tzv. chionofilní společenstva, na místech trvale zbavovaných sněhu větrem se soustřeďují chionofobní společenstva.

Nepříznivě působí sníh svou hmotností, zejména padá-li mokrý a ve velkých vločkách. Vrstva mokrého sněhu působí odlamování větví i vývraty celých stromů. Ve vyšších pohořích se sníh místy hromadí a pomalý posun sněhových mas vlivem gravitace, hlavně v předjaří, deformuje keře i stromy (plazivé formy křovin a šavlovitě prohnuté kmeny). Řícení lavin na prudkých svazích (obr. 69) smete zpravidla všechny dřeviny s výjimkou poléhavých keřů. Proto pravidelné lavinové dráhy umožňují sestup některých alpských společenstev do lesního stupně (JENÍK 1958, 1961).



Obr. 69. Lavina v Pančické jámě v Krkonoších (foto J. Štursa).



Obr. 70. Námraza na smrcích — zásobárna vody, ale i původce mechanického poškození rostlinných společenstev (foto J. Štursa).

Mlha a rosa, stejně jako jinovatka a námraza patří k horizontálním, tzv. neměřitelným srážkám, které mohou výrazně zlepšit srážkový režim. Rosa a mlha tvoří často jediný zdroj vody pro mělce kořenující rostliny sušších oblastí. Jinovatka a námraza působí hlavně mechanicky, podobně jako sníh (obr. 70).

8.2.4.2 Modifikace srážkového režimu topografickými faktory

Srážkový režim modifikují nejvíce nadmořská výška, reliéf a expozice k převládajícím větrům. Množství srážek stoupá se stoupající nadmořskou výškou, avšak ve velehorách, počínaje určitou výškou, srážky opět ubývají. V našich pohořích přibývá srážek přibližně o 55 mm na 100 m výšky. Orografické srážky jsou vyvolávány hypso- a makroreliéfem. Horské hřbety probíhající kolmo k převládajícím větrům zachycují srážky díky adiabatickému ochlazení (tj. bez předání tepla) stoupajícího vzduchu (obr. 71), které při poklesu teploty na rosný bod vede k tvoření mraků; srážky z nich vypadávají jako déšť nebo jsou zachycovány porosty jako horizontální srážky. Ve vyšších pohořích se na závětrné straně sestupující vzduch otepluje v důsledku stlačování asi o 1 °C na 100 m; jeho relativní vlhkost tak rychle klesá a oblak se rozpouští. Vzniká suchý a teplý vítr, označovaný jako fén (föhn), který vytváří tzv. dešťový stín s teplejším mezoklimatem a vyšším počtem dní se slunečním svitem

(obr. 71); proto mívají návětrné svahy pohoří oceáničtější, závětrné kontinentálnější mezoklima. U nás se dešťový stín uplatňuje výrazně v závětrí Krušných hor (v Mostecké pánvi a z části Českého středohoří).

Na izolovaných homolovitých kopcích mívá návětrný svah méně srážek než závětrný, neboť vítr odnáší srážky až na závětrnou stranu.

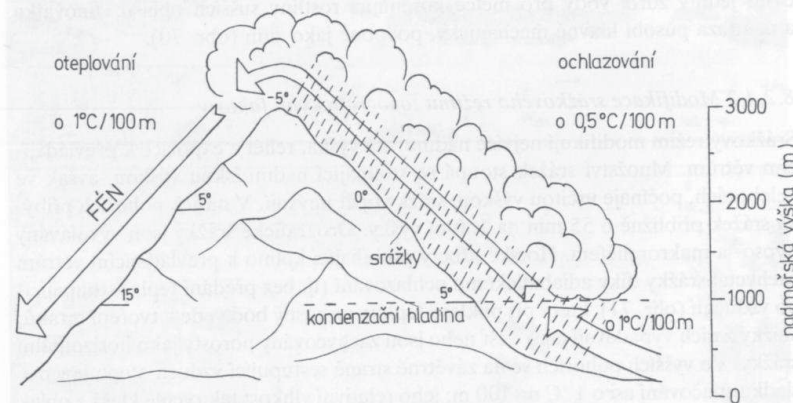
8.2.5 Srážkově teplotní režim

Vodní režim určité oblasti je určován poměrem mezi množstvím srážek a množstvím vody, která se vrací do ovzduší výparem (evaporací) a transpirací rostlin. Tento režim závisí na souhře teplotního a srážkového režimu, které spolu vytvářejí srážkově teplotní (pluviotermický) režim. Humidní typy klimatu se vyznačují vyššími srážkami, než je výpar; aridní vyšším výparem, než činí srážky.

8.2.5.1 Numerické vyjádření srážkově teplotního režimu

Vyjádření humidity či aridity klimatu pouze podle ročního úhrnu srážek je jen velmi přibližné. Pro přesnější vyjádření pluviotermického režimu byla proto navržena řada numerických indexů. Nejjednodušší je dešťový faktor podle Langa — $F_L = S/T$ a jeho modifikace index aridity podle De Martonnea — $I_{arM} = S/T + 10$ (S = průměrný roční úhrn srážek v mm, T = průměrná roční teplota v °C); De Martonneova modifikace byla zavedena proto, že F_L má záporné hodnoty pro $T < 0$ a nekonečno pro $T = 0$.

Embergerův pluviotermický kvocient (např. OZENDA 1982: 182) lépe odlišuje typy klimatu teplých oblastí — $Q = 100 S/M^2 - m^2$ (M = průměrná měsíční



Obr. 71. Vznik teplého přepadavého větru (fénu) a dešťového stínu na závětrné straně hor (sec. PETRÍK et al. 1986 — upraveno).

teplota nejteplejšího a m = průměrná měsíční teplota nejchladnějšího měsíce v °C), avšak jeho modifikace

$$Q_2 = \frac{1000 S}{\frac{M + m}{2} (M - m)}$$

kde M a m jsou v K ($0^\circ\text{C} = 273,2\text{ K}$), je závislá hlavně na množství srážek.

Pluviotermický režim vyjadřuje přesněji a názorněji klimadiagram průběhu průměrných měsíčních teplot a úhrnů srážek ve standardním měřítku (GAUSSEN 1954, WALTER 1957 — obr. 72). Podobnou charakteristiku klimatu použil v „hydrotermickém grafu“ (Hydrothermfigur) již RAUNKIAER (1907 — sec. DAHL in lit.). WALTER et LIETH (1960—1967) zveřejnili klimadiagramy prakticky pro všechny meteorologické stanice, poskytující potřebné údaje. HADAČ (1986) navrhl doplnit klimadiagram grafem vyjadřujícím změny délky dne a slunečního svitu během roku.

8.2.5.2 Bioklimatická zonalita a stupňovitost

Podle pluviotermického režimu lze vymezit hlavní typy bioklimatu, které se v nížinách uplatňují velkoplošně a vytvářejí širkové bioklimatické zóny (pásky), patrné z rozšíření (současného i bývalého) hlavních zonálních vegetačních formací (viz 11.1.1, str. 281). Příkladem může být bioklimatická zonalita severní polokoule:

1. Rovníková zóna — sahá asi k 10° s. z. š. a vyznačuje se bohatými, během roku pravidelně rozloženými srážkami a oscilací průměrných měsíčních teplot, nepřesahujících teplotní výkyvy mezi dnem a nocí (klimadiagram pro Singapur — obr. 72).

2. Tropická zóna — sahá asi k 25 (— 30) ° s. z. š.; má též vyrovnaný chod průměrných měsíčních teplot, avšak srážkový režim vykazuje střídání období dešťů a období sucha (klimadiagramy pro Kalkatu a Kano — obr. 72).

3. Subtropické pouště — zaujímají aridní část subtropické zóny s přesahem do zóny tropické. Jsou soustředěny hlavně v severní Africe mezi 20 a 30° s. z. š. v oblasti Sahary. Vykazují výrazný rozdíl mezi horkým létem a mírnou zimou, kdy však teploty mohou klesnout pod bod mrazu. Srážky většinou nepřesahují 100 mm a jsou soustředěny do zimních měsíců (klimadiagram pro In Salah — obr. 72).

4. Subtropická monzunová oblast — vystřídává předešlou oblast v rozmezí ca 20 až 35° s. z. š. na východních okrajích kontinentů (jv. část USA, j. a jv. Čína). Má výrazné teplotní rozdíly mezi teplým létem a mírně chladnou zimou a příznivý srážkový režim s letním maximem (letní monzun) (klimadiagram pro Nanking — obr. 72).

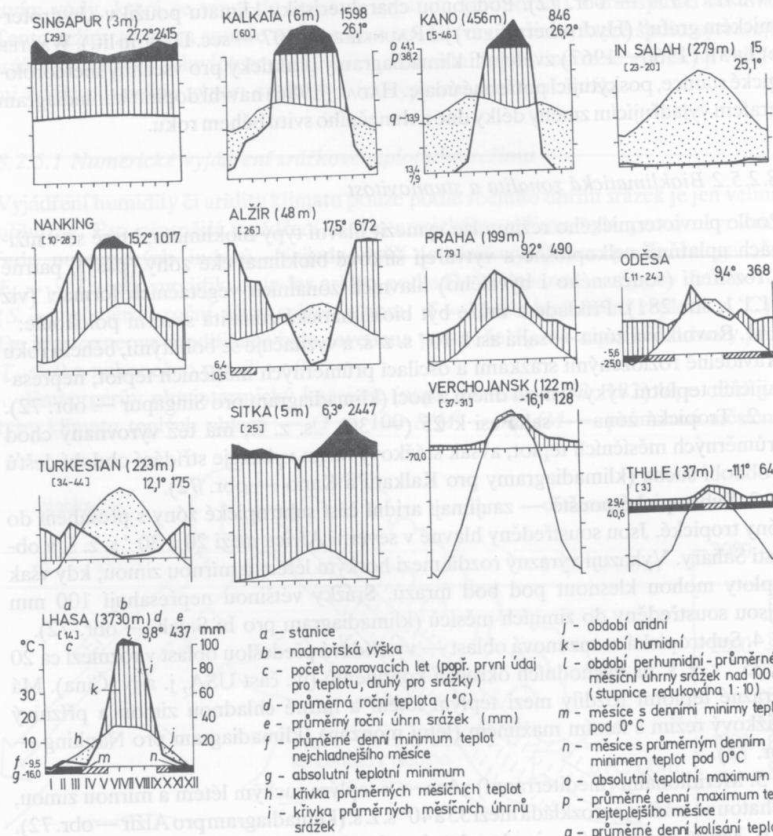
5. Meridionální (mediterránní) zóna — s teplým suchým létem a mírnou zimou, bohatou na srážky, se rozkládá mezi 35 a 40° s. z. š. (klimadiagram pro Alžír — obr. 72).

6. Mírná zóna lesní — je charakterizována humidním klimatem během celého roku s výraznou, v kontinentálnějších podmínkách často i drsnou zimou a nepřítliš teplým létem (klimadiagram pro Prahu — obr. 72).

7. Mírná zóna stepní — má horké léto a poměrně tuhou zimu; srážky jsou soustředěny do zimních a jarních měsíců (klimadiagram pro Oděsu — obr. 72).

8. Oblast chladných pouští — vznikla díky extrémně kontinentálním podmínkám ve střední části Asie. Teplotní rozdíly mezi létem a zimou i mezi dnem a nocí jsou značné. Ve srovnání se subtropickými pouštěmi je zde velmi chladná zima (klimadiagram pro Turkestan — obr. 72).

9. Boreální zóna — se rozkládá od 45 — 50 ° s. z. š. k 55 — 70 °. Vyznačuje se chladným létem, avšak její klima kolísá od perhumidního oceánického s poměrně



Obr. 72. Typické klimadiagramy hlavních bioklimatických zón s. polokoule (sec. WALTER et LIETH 1960, 1964, 1967).

mírnou zimou (viz klimadiagram pro Sitku — obr. 72) až po extrémně kontinentální, téměř subhumidní, se zimními teplotami, klesajícími až na -50 °C (viz klimadiagram pro Verchojansk — obr. 72).

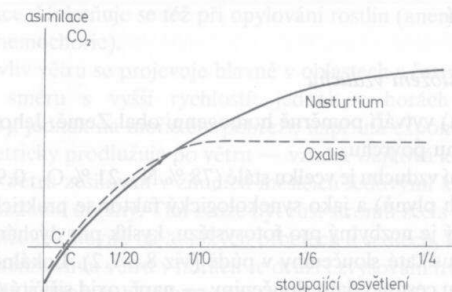
10. Arktická a subarktická (hypoarktická) zóna — leží blíže k pólu. Obě jsou charakterizovány krátkým chladným létem. Subarktická zóna s vyšším množstvím srážek je oceáničtější, zatímco arktická zóna je kontinentálnější — průměrný roční úhrn srážek je velmi nízký a odpovídá hodnotám aridních oblastí (klimadiagram pro Thule — obr. 72).

Analogicky k uvedeným šířkovým bioklimatickým zónám a oblastem se v horách vytvářejí bioklimatické stupně díky poklesu teplot a přibývání srážek s výškou. Z klimatického (a ani vegetačního) hlediska nejsou tyto stupně zcela totožné s obdobnými klimatickými zónami. Podobně jako zonalita je i stupňovitost ovlivněna kontinentalitou, popř. ariditou klimatu. Pestrost škály bioklimatických stupňů závisí na bioklimatické zóně, v níž pohorí leží, a na nadmořské výšce. Bioklimatická stupňovitost se zrcadlí ve vegetační stupňovitosti, která napodobuje (avšak pouze fyziognomicky) vegetační zonalitu (viz 11.1.2, str. 287).

8.2.6 Světelný režim

Světelný režim se řídí zákonitostmi radiačního režimu (viz 8.2.2). Množství světla přijímané na určitém místě na Zemi závisí na úhlu dopadu slunečních paprsků, mocnosti a průzračnosti atmosféry a na délce dne. Tyto podmínky jsou určeny ročním obdobím, zeměpisnou šířkou, nadmořskou výškou a stavem atmosféry. Asi polovina slunečního světla se dostává k Zemi přímými paprsky, druhá polovina difúzním zářením atmosféry. Podíl přímých paprsků klesá se zmenšováním úhlu jejich dopadu.

U zelených rostlin je světlo jedním z rozhodujících faktorů pro fotosyntézu, která za tmy neprobíhá a se stoupajícím osvětlením se její intenzita zvyšuje (obr. 73). Při určité světelné intenzitě fotosyntéza přesně vyrovnává ztráty dýcháním — tato intenzita je označována jako světelný kompenzační bod fotosystézy a její hodnota



Obr. 73. Závislost intenzity fotosyntézy na osvětlení (sec. LUNDEGARDH 1954 — upraveno).

závisí na rostlinném druhu a jeho ontogenetickém stavu. Minimální průměrná denní intenzita světelného záření musí ležet nad kompenzačním bodem, aby celková denní čistá fotosyntéza kompenzovala veškeré (tedy i noční) ztráty dýcháním.

Podle adaptace rostlin na světelný režim i podle hodnot kompenzačního bodu lze rozlišit tři skupiny rostlin:

1. Heliofyty neboli slunobytné (světломilné) rostliny — rostou při plném osvětlení na nezastíněných stanovištích. Jejich světelný kompenzační bod bývá udáván mezi 0,055 a 0,12 J cm⁻² min⁻¹ (tj. asi 880 — 2000 luxů); patří k nim rostliny otevřených formací — stepí, pouští, tundry a alpinských formací.

2. Helioscyofyty — jsou schopny snášet jak plné osvětlení, tak zastínění; patří k nim řada druhů lesních i travinných společenstev, včetně lesních dřevin, které v dospělosti rostou při plném osvětlení, avšak klíčí a vyvíjejí se v zastínění.

3. Sciofyty neboli stínobytné rostliny — vesměs nesnášejí přímé sluneční osvětlení a jejich kompenzační bod bývá uváděn při 0,015 J cm⁻² min⁻¹ (asi 250 luxů); k nim patří řada druhů bylinného a mechového patra lesů, které mimo les rostou jen na stanovištích chráněných před přímým slunečním světlem, např. na strmých s. svazích nebo v úzkých roklích.

Střídání ročního období s dlouhými dny s obdobím krátkých dnů ve vyšších zeměpisných šířkách vyvolává jevy fotoperiodismu, který u některých druhů ovládá ontogenetické procesy, zejména nástup kvetení. Jeho ekologický význam však není dosud plně objasněn. Není vyloučeno, že limituje rozšíření některých druhů.

U některých heliofytů byla zjištěna adaptace na přímé světelné záření. Tropické dřeviny savan a polopouští se přizpůsobují plochou deštníkovitou korunou. Naproti tomu ve vysokých zeměpisných šířkách se u dřevin setkáváme s vysokou a úzkou válcovitou nebo kuželovitou korunou jako adaptací na převážně difúzní záření (např. i u borovice lesní, která u nás vytváří spíše deštníkovitou korunu).

V synekologii nehraje světelný režim jako makroklimatický faktor zdaleka tak významnou roli jako režim teplotní a srážkový.

8.2.7 Vlivy ovzduší

8.2.7.1 Chemické složení vzduchu

Ovzduší (atmosféra) vytváří poměrně homogenní obal Země. Jeho hustota stoupá směrem k zemskému povrchu.

Chemické složení vzduchu je vcelku stálé (78 % N₂, 21 % O₂, 0,9 % A₂, 0,03 % CO₂ a stopy dalších plynů) a jako synekologický faktor se prakticky neuplatňuje, ačkoli oxid uhličitý je nezbytný pro fotosyntézu, kyslík pro dýchání a dusík představuje zdroj pro dusíkaté sloučeniny v půdě (viz 8.3.7.2). Lokálně se do ovzduší dostávají přirozenou cestou i další sloučeniny — např. oxid siřičitý (SO₂) sopečnou činností a sirovodík (H₂S) anaerobním rozkladem organických zbytků.

Člověk obohatil chemické složení ovzduší díky průmyslové i zemědělské činnosti a dopravě zvýšením obsahu oxidu siřičitého a uhelnatého a dusíkatými a organickými sloučeninami, které působí na vegetaci vesměs škodlivě (viz 8.5.14 a 13.4).

8.2.7.2 Vlhkost vzduchu

Vlhkost vzduchu neboli obsah vody v podobě páry závisí na teplotě vzduchu. Při určité teplotě může daný objem vzduchu pojmout pouze omezené množství vody ve formě páry; toto množství je tím větší, čím je vzduch teplejší. Vlhkost vzduchu se vyjadřuje buď jako absolutní vlhkost množstvím vody (v gramech) v objemové jednotce vzduchu, nebo jako relativní vlhkost, tj. jako stupeň nasycení vodní parou (procento z plného nasycení). Tatáž relativní vlhkost tedy neudává stejné množství vody v objemové jednotce vzduchu.

Výpar neboli evaporace (čistě fyzikální proces) a transpirace (biologický proces regulovaný rostlinami) závisí hlavně na velikosti rozdílu mezi skutečnou absolutní vlhkostí a maximálně možnou absolutní vlhkostí za dané teploty vzduchu. Tato hodnota se označuje jako sytostní doplněk a je při stejné relativní vlhkosti tím vyšší, čím je vzduch teplejší.

8.2.7.3 Vítr

Vítr představuje převážně horizontální proudění vzduchu (výjimku tvoří vzestupné a sestupné větry v horách). Jako synekologický faktor se zřídka uplatňuje v čisté podobě. Většinou působí v kombinaci s dalšími faktory při vytváření makro- i mezoklimatu krajiny hlavně modifikací teplotního a srážkového režimu. Základními klimatotvornými vlastnostmi větru jsou směr a rychlost, k nimž se druží teplota a vlhkost.

Vítr působí na vegetaci buď přímo svou mechanickou silou, která může vyvolat i vážné narušení (disturbanci) vegetace, nebo ovlivněním fyziologických procesů, hlavně transpirace. Uplatňuje se též při opylování rostlin (anemogamie) a rozšiřování diaspor (anemochorie).

Mechanický vliv větru se projevuje hlavně v oblastech s častými a pravidelnými větry určitého směru s vyšší rychlostí: jednak v horách (např. VULTERIN 1950 — obr. 74), jednak na mořském pobřeží; např. na exponovaných dřevinách se koruna asymetricky prodlužuje po větru — vzniká vlnitá koruna. V horách je mechanický vliv větru zesilován v zimních měsících ledovými krystalky, které doslova obrušují rostlinné orgány. Tím může být růst stromů zcela znemožněn a stromová hranice snížena (hlavně na horských hřebtech a sedlech, kde se vítr zrychluje). K fyziologickému vlivu větru v horách se druží i zvyšování transpirace v předjaří, kdy ztráty vody nemohou být kompenzovány příjmem z dosud zmrzlé půdy. Na mořských pobřežích je účinek větru zesilován přenosem kapiček mořské vody,



Obr. 74. Vlastkové stromy v horách jsou utvářeny převládajícími větry určitého směru (foto J. Štursa).

kteří se usazují na návětrné straně dřevin; zvýšením osmotického tlaku zde způsobují odumírání meristematických pletiv hlavně v pupenech, a proto se větve tvoří na chráněné závětrné straně kmene (obr. 75). V obou případech dřeviny fungují jako biologické totalizátory ukazující směr převládajících větrů. Kromě toho v horách ukazuje husté větvení při bázi kmene průměrnou mocnost sněhové pokrývky, která brání mechanickému vlivu větru a ledových krystalků (obr. 76).

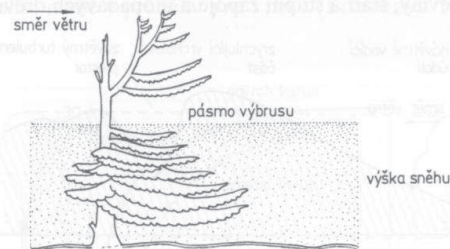
Vítr se jako klimatogenní faktor uplatňuje v makroklimatu určitých oblastí jednak svým víceméně pravidelným režimem, jednak vlastnostmi vzduchových mas, které přenáší — především jejich teplotou a vlhkostí. Makroklimaticky i synekologicky významné větry se vyskytují např. v monzunových oblastech tropů a subtropů (viz 8.2.5.2).

Mezoklimatickou modifikaci vyvolávají fény (viz 8.2.4.2). Opak fénu je bóra — chladný přepadavý vítr, přinášející studený vzduch ze severu a získávající na rychlosti nasáváním tlakovými nížemi nad j. Evropou. U nás k tomuto typu větru patří „polák“, působící četné polomy a vývraty na závětrných svazích hor.

Lokální větry pravidelného denního režimu v horách, tzv. brízy, jsou vyvolávány



Obr. 75. Působení pravidelných větrů na pobřeží Středozemního moře vyvolává vlastkové formy korun a obnažování kořenových systémů větrnou erozí (foto J. Moravec).



Obr. 76. Vlastkový tvar smrku na horní hranici lesa a vliv obrušů ledovými krystalky (sec. BRAUN-BLANQUET 1928 — upraveno).

rozdíly teplotních režimů vrcholových a údolních částí; dopoledne vanou vzhůru, večer dolů do údolí. Podobné brízy vznikají i na mořském pobřeží následkem odlišných teplotních režimů moře a pevniny.

V oblastech se sněhovou pokrývkou, hlavně v horách, přenáší vítr sněhové masy a hromadí je na závětrných svazích (viz 8.2.4.1). Převládající větry zde mohou v souhrě s reliéfem vytvářet anemo-orografické systémy, v nichž rozložení sněhových mas větrem hraje roli významného komplexního ekologického faktoru (JENÍK 1959), ovlivňujícího rozmístění společenstev (obr. 77).

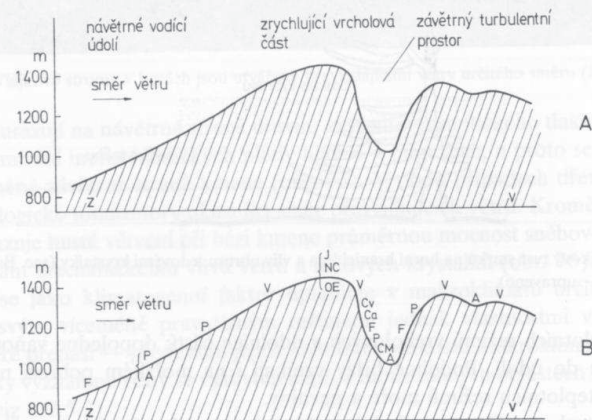
Vítr však nepůsobí pouze jako klimatogenní činitel. V aridních územích a místy i v horách se uplatňuje svou mechanickou silou v roli exogenního fyziografického činitele, modelujícího zemský povrch erozí a přenosem půdních částic a jejich velikostním tříděním.

8.2.8 Vegetace jako klimatogenní činitel

Vegetace modifikuje průběh klimatogenních procesů absorpcí a transmisí záření, výměnou tepla, zachycováním vodních srážek, brzděním vzdušného proudění a ovlivněním atmosféry příjmem a výdajem plynů. V prostoru fytocenózy se vytváří specifické vegetační (porostní) klima — fytoklima (SVOBODA 1952: 449). Jeho ráz, popř. rozdíly od makroklimatu, závisí na stupni zápoje, struktuře fytocenózy a jejich periodicitě (viz 4.3 a 4.4). V krajině se souvislým vegetačním krytem je mezoklima ovlivňováno vegetací tak, že se liší od klimatu, které by se zde vytvořilo nad holým zemským povrchem. Tento klimatogenní vliv vegetace je však dosud nedostatečně znám.

8.2.8.1 Světelný režim fytoklimatu

Modifikace světelného režimu se projevuje nejvýrazněji v lesních společenstvech s členitější vertikální strukturou. Podíl světla pronikajícího korunami stromů a keřů závisí na druhu dřeviny, stáří a stupni zápoje a u opadavých dřevin na fenologické



Obr. 77. Schéma anemoorografického systému Krkonoš (A) a rozložení rostlinných společenstev (B) (sec. JENÍK 1959): F — *Fagion sylvaticae*, P — *Piceion excelsae*, A — *Adenostylon alliariae*, V — *Vaccinion myrtilli*, J — *Juncion trifidi*, NC — *Nardo-Caricion fyllae*, OE — *Oxycocco-Empetrium hermaphroditum*, C — *Calamagrostion villosae*, Ca — *Calamagrostion arundinaceae*, CM — *Cardaminio-Montion*.

fázi (olistění) (obr. 78). Množství a spektrální složení pronikajícího světla ovlivňuje fotosyntézu, zmlazování dřevin i složení bylinného a mechového patra. Světlo propouštěné listy obsahuje především vlnové délky kolem 500 nm a přes 800 nm, tj. zelenou a červenou až infračervenou oblast spektra. Bylinné a mechové patro proto roste v „zeleném“ či „červenozeleném“ stínu (SLAVÍKOVÁ 1986: 27).

Podle sezónní periodicity fytoklimatu se lesní fytocenózy člení na dvě skupiny:

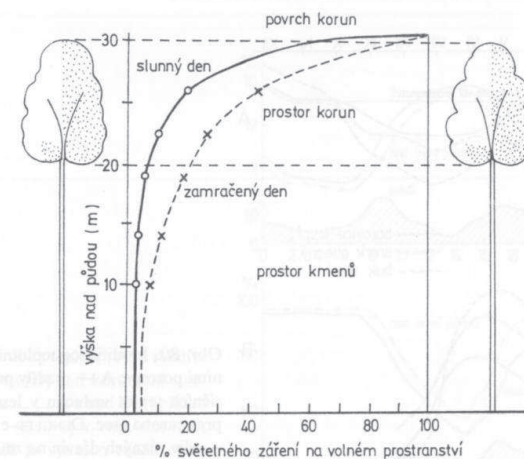
1. Izofytoklimatické fytocenózy mají světelné fytoklima bez podstatných výkyvů. Patří k nim neopadavé lesy.

2. Anizofytoklimatické fytocenózy se vyznačují výraznou sezónní periodicitou světelného fytoklimatu v závislosti na olistění dřevin (opadavé listnaté lesy).

V lesích jsou významné i světelné rozdíly na malých prostorách, vyvolané průnikem slunečních paprsků korunami dřevin — sluneční skvrny (obr. 79) měnící během dne svou polohu. Tím vzniká světlostní i teplotní neklid v přízemních patrech, který může vyvolat i změny složení bylinného patra. Díky těmto modifikacím světelného režimu mohou v téže fytocenóze růst jak helioscifyty, tak sciocifyty.

8.2.8.2 Teplotní režim fytoklimatu

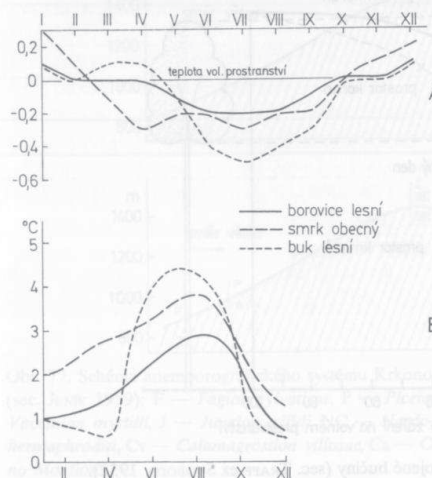
Modifikace radiačního režimu fytocenózami se odráží i v modifikaci teplotního režimu. Srovnávací měření teploty v lese a mimo les ukázala (obr. 80), že zapojené koruny stromů brzdí výměnu tepla s volnou atmosférou, takže vzdušná i půdní teplota v lese kolísá méně v průběhu dne i roku (ELLENBERG 1978).



Obr. 78. Ubývání světelného záření uvnitř zapojené bučiny (sec. TRAPP ex SVOBODA 1952).



Obr. 79. Sluneční skvrny v listnatém lese (foto J. Moravec).



Obr. 80. Modifikace teplotního režimu lesními porosty: A — rozdíly průměrných měsíčních teplot vzduchu v lese a na volném prostranství (sec. DENGLER ex SVOBODA), B — vliv různých dřevin na zmenšení denních teplotních výkyvů (sec. RUBNER ex SVOBODA 1952).

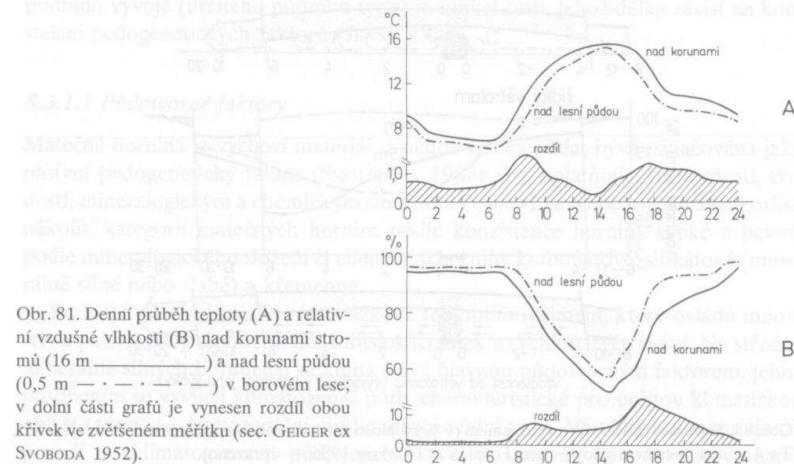
8.2.8.3 Vlhkostní režim fytoklimatu

Denní kolísání teplot vyvolává odpovídající výkyvy relativní vzdušné vlhkosti, a tím i sytostního doplnku a výparu. Příklady jejich průběhu v různých porostech podává obr. 81. V zapojeném lese se udržuje vyšší vlhkost než na volné ploše nebo v řídkých travinných porostech. Lesní fytoklima je tedy oceáničtější díky útlumu záření, nižším teplotám, nižší cirkulaci vzduchu a nižšímu výparu.

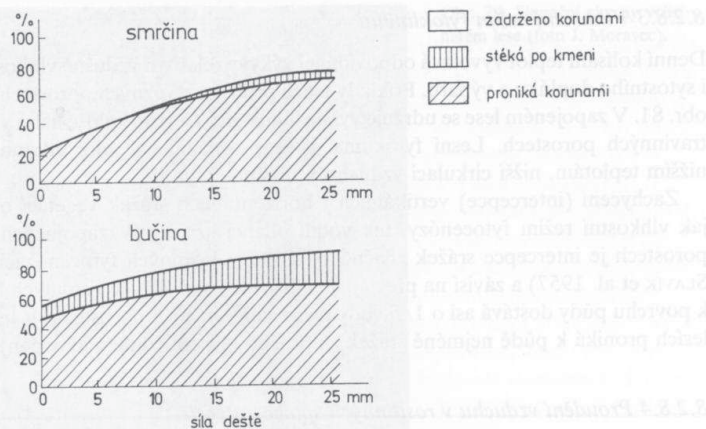
Zachycení (intercepce) vertikálních i horizontálních srážek vegetací ovlivňuje jak vlhkostní režim fytocenózy, tak vodní bilanci krajiny. V zapojených lesních porostech je intercepce srážek značně vyšší než v bylinných fytocenózách (např. SLAVÍK et al. 1957) a závisí na převládající dřevině (obr. 82). V listnatých lesích se k povrchu půdy dostává asi o 1/5 vody méně než v lučních porostech. V listnatých lesích proniká k půdě nejméně srážek za plného olistění (duben až srpen).

8.2.8.4 Proudění vzduchu v rostlinných společenstvech

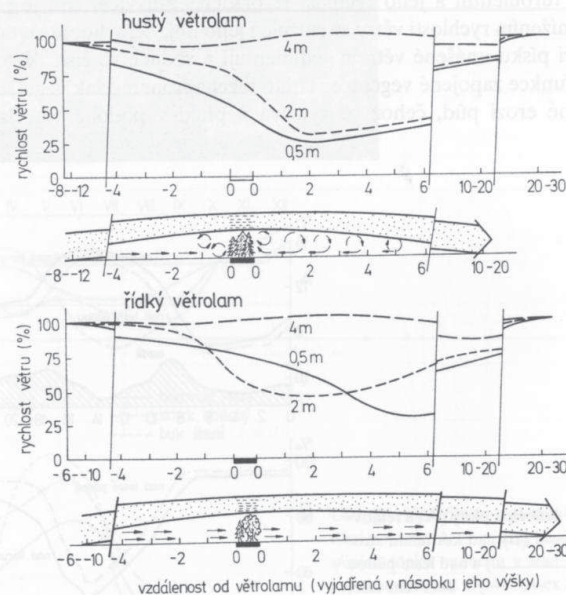
Proudění vzduchu nad volným rovným zemským povrchem je laminární a jeho rychlost zůstává prakticky bez omezení. V prostoru fytocenózy se laminární proudění mění na turbulentní a jeho rychlost je bržděna tím více, čím je porost vyšší a hustější. Snížením rychlosti větru se snižuje i jeho unášecí schopnost, takže částice prachu či písku unášené větrem sedimentují a vzduch se čistí. V tom spočívá hygienická funkce zapojené vegetace. Tímto mechanismem však vegetace též brání plošné větrné erozi půd, čehož se využívá v praxi v podobě větrolamů (např.



Obr. 81. Denní průběh teploty (A) a relativní vzdušné vlhkosti (B) nad korunami stromů (16 m —) a nad lesní půdou (0,5 m — · — · —) v borovém lese; v dolní části grafů je vyneseno rozdíly obou křivek ve zvětšeném měřítku (sec. GEIGER ex SVOBODA 1952).



Obr. 82. Rozdělení deště ve smrkovém a bukovém lese (sec. GEIGER ex SVOBODA 1952).



Obr. 83. Snížení rychlosti větru větrolamem (v % rychlosti větru na volném prostranství — ve výšce 0,5, 2 a 4 m nad povrchem půdy — sec. FORMAN et GODRON 1986 — upraveno).

FORMAN et GODRON 1986 a obr. 83). V aridních oblastech chrání i málo zapojený stepní porost půdu před větrnou erozí a tím před dezertifikací, pokud jeho pokrývnost neklesne pod určitou mez.

8.3 Edafické faktory

Nositelkou edafických faktorů je půda. Je to přírodní útvar, který se vyvinul z povrchových zvětralin zemské kůry (litosféry) a organických zbytků komplexním působením půdotvorných (pedogenetických) faktorů. Edafické faktory jsou ty vlastnosti půdy, jejichž stav či režim působí na rostliny nebo jejich společenstva. Vlastnosti půdy jsou navzájem spjaty fyzikálními a chemickými pochody. Proto se v přírodě setkáváme s poměrně omezeným počtem kombinací půdních vlastností, jež se projevují jako určité půdní jednotky (pedotaxony), vesměs rozlišitelné podle morfologických znaků půdy. Z chemických příčin není např. možné setkat se s půdou bohatou na uhličitán vápenatý v jemnozemi, mající současně kyselou reakci.

Půda vstupuje do intimních interakcí s fytocenózou, která v ní zanechává stopy svého působení. Z těchto důvodů se řada pedologických poznatků stává součástí synekologie a některé pedologické metody jsou používány při synekologickém výzkumu.

8.3.1 Půda a její geneze

Půda vzniká a vyvíjí se souhrou pedogenetických faktorů, jimiž jsou podnebí, matečná hornina, reliéf a biocenózy. K nim v poledové době přistoupil i člověk hlavně svou zemědělskou činností (orba, hnojení apod.). Dosažení určitého stadia půdního vývoje (určitého půdního typu) je funkcí času, jehož délka závisí na konstelaci pedogenetických faktorů (JENNY 1941).

8.3.1.1 Půdotvorné faktory

Matečná hornina je výchozí materiál, z něhož vzniká půda; bývá označována jako pasivní pedogenetický faktor (SMOLÍKOVÁ 1988: 16), uplatňující se pevností, tvrdostí, mineralogickým a chemickým složením. Podle vlivu na pedogenezi lze rozlišit několik kategorií matečných hornin: podle konzistence horniny sypké a pevné, podle mineralogického složení či chemismu horniny karbonátové, silikátové (minerálně silné nebo slabé) a křemenné.

Podnebí působí hlavně svým srážkově teplotním režimem, který ovládá množství a pohyb vody v půdě, a tím translokaci látek a rychlost zvětrávání. Na středně minerálně silných horninách se klima stává hlavním půdotvorným faktorem, jehož působením se vyvíjejí klimatogenní půdy charakteristické pro určitou klimatickou oblast (zónu) — klimazonální či klimatické půdní typy. Vliv klimatu ustupuje do pozadí u aklimatogenních půd, jejichž vývoj je určen jinými faktory (např.

u rendzin karbonátovou matečnou horninou); proto se tyto půdy vyskytují v různých klimatických zónách.

Reliéf terénu působí povrchovými tvary, na nichž závisí hydrologický režim krajiny. Z pedogenetického hlediska se ostře odlišují údolní polohy ovlivněné vodní sítí od poloh odkázaných pouze na srážkovou vodu. Na polohách ovlivněných podzemní nebo záplavovou vodou je pedogenetický vliv klimatu oslaben. Členitost reliéfu ovlivňuje tvorbu půd pomocí akumulace zvětralin nebo jejich odnosu, vsakování nebo odtoku srážkové vody apod. Skalní útvary, zejména pomalu zvětrávající, blokují půdní vývoj dlouhodobě v iničiálních stádiích (viz str. 258). Na úpatí svahů se zvětralinou akumulují (třeba jen působením gravitace), takže mocnost profilu roste rychleji.

Biocenózy představují významný aktivní půdotvorný faktor. Klíčovou roli zde hrají fytoocenózy a merocenózy půdních organismů (edafon). Koloběh látek mezi půdou a biocenózou je uskutečňován hlavně činnostmi fytoocenóz, které tak vyvolávají půdní vývoj (str. 251). Rostliny působí aktivně při zvětrávání matečné horniny jak mechanickou silou tlouštoucích kořenů, tak chemicky — kyselinami a chelátotvornými látkami, které odbourávají krystalové mřížky minerálů a uvolňují minerální živiny. Rostlinní poutači dusíku obohacují půdu o dusíkaté sloučeniny, které v matečné hornině prakticky chybějí. Fytoocenózy poskytují primární organické látky (více jak 90 %), z nichž se tvoří humus (půdní mikroflóra poskytuje 1 — 2, výjimečně 5 %, zbytek pochází ze zoocenózy). Odumřelé organické zbytky tvoří detrit (opad), který lze rozdělit podle chemických vlastností do tří kategorií (DUCHAUFOR 1983: 53—54):

1. Meliorující detrit — bohatý na dusíkaté látky (poměr C/N nižší než 25) a chudý na ligniny a lipidy; tvoří se z opadu některých listnatých (tzv. melioračních) dřevin (např. *Fraxinus excelsior*, *Tilia* sp., *Ulmus* sp., *Acer* sp., *Corylus avellana*), ale i ze zbytků některých bylin, ukládajících se v poměrně mocné svrchní vrstvě půdy (především trávy s mohutně vyvinutým kořenovým systémem a bobovité rostliny).

2. Okyselující detrit — je poskytován hlavně jehličnatými lesy (s *Picea abies* či *Pinus sylvestris*) a vřesovišti; je relativně chudý na dusíkaté látky (C/N nad 50) a bohatý na ligniny a lipidy a ukládá se téměř výhradně na povrchu půdy.

3. Detrit neutrálních vlastností — představuje střední kategorii, z níž podle podmínek prostředí se humus vyvíjí buď příznivým, nebo nepříznivým směrem; poskytují jej některé listnaté dřeviny mírné zóny (např. *Quercus* sp., *Fagus sylvatica*).

Člověk působí na pedogenezi jednak přímo — orbou, hnojením, odvodňováním či závlahami, jednak nepřímo — změnami vegetačního krytu. K nepřímému ovlivnění pedogeneze došlo již na úsvitu lidské společnosti, kdy pastevci začali žďářením rozšiřovat plochu nelesných fytoocenóz na úkor lesa. Dnes člověk ovlivňuje pedogenezi zemědělskou, lesnickou a stavební činností a úpravami krajiny s velkoplošným přemísťováním zemin.

8.3.1.2 Půdotvorné procesy

Pedogeneze se uskutečňuje třemi základními typy procesů: 1. zvětráváním matečné horniny, 2. humifikací primárních organických látek, 3. migrací látek v půdě. Tyto procesy diferencují půdní profil a vytvářejí půdní horizonty.

Fyzikální i chemické zvětrávání vyúsťuje ve fragmentaci matečné horniny, v tvorbu jílových minerálů a volných oxidů a hydroxidů přeměnou výchozích materiálů.

Detrit prochází řadou přeměn jak povahy dekompoziční (rozkladné), tak syntetické. Dekompoziční procesy jsou dvojího druhu: 1. mineralizace představuje úplný rozklad na jednoduché anorganické sloučeniny (rozpuštěné nebo plynné), 2. humifikace je soubor přeměn primárních organických látek na látky sekundární, označované jako humus.

Humifikace představuje proto specifický pedogenetický proces, který ovlivňují: 1. klima (přímo režimem teploty a vlhkosti půdy, nepřímo prostřednictvím vegetace), 2. substrát (jak fyzikálními vlastnostmi, tak chemismem), 3. topografické podmínky (hlavně prostřednictvím vodního režimu), 4. fytoocenózy (především vlastnostmi a způsobem ukládání detritu).

Migraci látek v půdě uskutečňuje gravitační nebo kapilární voda. Látky jsou vodou přenášeny buď v podobě pravých roztoků (rozpuštěné soli), nebo koloidních roztoků (soly), nebo v podobě suspenze. Podle směru migrace lze rozlišit migraci sestupnou, vzestupnou a boční.

Sestupná migrace se dělí na: 1. migraci rozpustných solí alkálií (Na, K) a alkalických zemin (Ca, Mg), která je označována jako lixivace, 2. migraci chelátů (organických komplexů) hliníku a železa, nazývanou cheluviace, 3. illimerizaci neboli vyplavování jílových minerálů v podobě solů či suspenze bez jejich rozkladu.

Uvedené typy migrace jsou v podstatě abiotické, tj. fyzikální povahy. Je nutné se zmínit i o vzestupné biologické migraci, která je uskutečňována pomocí vegetace odčerpáváním látek z kořenového prostoru a jejich transportem do nadzemních orgánů, odkud se vrací s opadem na povrch půdy. Hromadění vápníku ve fyto-mase může vést k biosyntéze CaCO_3 měkčí a k obohacení svrchního horizontu silikátové půdy karbonáty (HUSOVÁ 1968).

Uvedené jednoduché pedogenetické procesy se kombinují v několika komplexních pedogenetických procesech, které vedou ke genezi hlavních půdních typů (tab. 18).

8.3.2 Půdní složky

Pedogenetické procesy vyúsťují ve vytvoření půdy jakožto komplexního systému, který se skládá: 1. ze složky minerální, 2. organické, 3. z živých půdních organismů:

Tab. 18. Přehled hlavních komplexních pedogenetických procesů

Procesy	Typ procesu	Migrace látek	
Klimatogenní		Klima	
Podzolizace	komplexolýza v kyselém prostředí	cheluvace Fe a Al, vyluhování humusu	boreální, oceánické, supramontánní až subalpínské
Brunifikace (hnědozemní proces)	mírná acidolýza v slabě kyselém prostředí, uvolňování Fe^{III} , slabá tvorba jílových minerálů	—	mírné, suboceánické až subkontinentální
Illimerizace (lesivace)	mírná acidolýza v slabě kyselém prostředí, uvolňování Fe^{III} , slabá tvorba jílových minerálů	vyplavování jílových minerálů	mírné, suboceánické až subkontinentální
Černoziemní proces	zrání humusu, tvorba jílových minerálů	dekalcifikace, popř. rekalcifikace	mírné až teplé kontinentální
Fersialitizace	neutrální hydrolyza, dehydratace a rekrystalizace hydroxidů Fe a Al, tvorba jílových minerálů typu 2/1 (bisialitizace)	střídavý sestup a výstup CaCO_3	mediteránní
Feralitizace	úplná neutrální hydrolyza zvětravatelných minerálů, tvorba kaolinitu (monosialitizace)	vyplavování SiO_2	tropické a rovníkové
Hydromorfni		Typ hydromorfie	
Oglejení	úplná redukce Fe^{III} na Fe^{II} a tvorba druhotných sloučenin Fe^{II} (oxidace jen při poklesu podzemní vody nebo podél kořenů), hydrolyza jílových minerálů	migrace (často boční) chelátů Fe^{II} a Mn^{II}	trvalá nebo periodická podzemní voda
Pseudooglejení	redukce Fe^{III} na Fe^{II} na povrchu půdních agregátů v období přemokření a jeho vazba do rozpustných chelátů, zpětná oxidace na Fe^{III} v období sucha	vyplavování jílových minerálů, migrace chelátů Fe^{II}	střídavé přemokření srážkovou vodou
Rašelinění	hromadění odumřelé fytomasy s nedokonalým rozkladem za nedostatku vzduchu v kyselém prostředí	—	trvalé přemokření bázemi chudou pramenitou nebo srážkovou vodou
Slatinění	hromadění odumřelé fytomasy částečně rozložené za nedostatku vzduchu v slabě kyselém až slabě alkalickém prostředí	—	trvalé přemokření minerálně bohatší až vápnitou podzemní (často pramenitou) vodou

1. Minerální složka

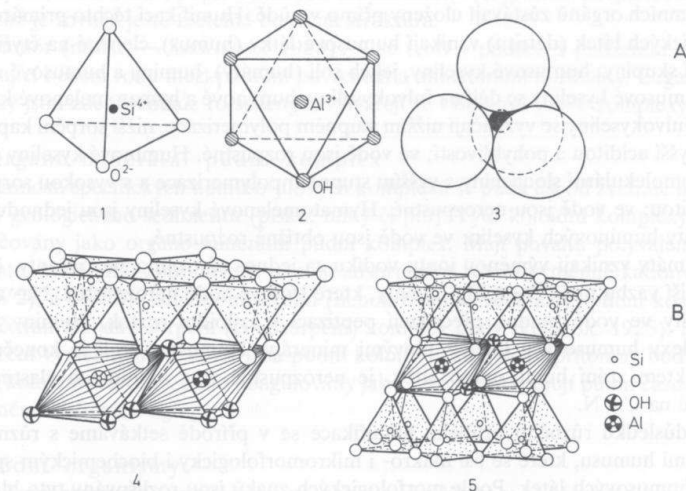
Tuto složku z části tvoří více či méně zvětralé úlomky matečné horniny různých rozměrů — kameny a štěrky, písek (hrubý a jemný) a prach. Tyto úlomky jsou z chemického hlediska neaktivní, vytvářejí však rezervu schopnou poskytovat dalším zvětráváním jednoduché složky — minerální ionty, jílové minerály.

Další součástí této složky jsou koloidní částice (o průměru pod 0,002 mm), které vznikly chemickým zvětráváním silikátů (slíd, živců aj.) a opětovou syntézou zvětrávacích produktů, popř. transformací krystalové mřížky. Jsou to jílové minerály tvořené hydratovanými alumosilikáty s lístkovitou strukturou (fylosilikáty). Základními stavebními jednotkami jejich krystalové mřížky jsou křemíkové tetraedry a hliníkové oktaedry (obr. 84). V tetraedrech tvoří anionty O^{2-} čtyři vrcholy čtyřstěnu, v oktaedrech anionty OH^- šest vrcholů osmistěnu. Uvnitř tetraedru a oktaedru jsou kationty, které se mohou vzájemně zastupovat — např. v hliníkových oktaedrech může Al^{3+} být zastoupeno kationty Mg^{2+} , Fe^{3+} nebo Fe^{2+} .

Podle vzájemného uspořádání tetraedrových a oktaedrových vrstviček v lístcích lze jílové minerály rozdělit do těchto skupin:

1. Skupina alofanová — amorfni $\text{Al}(\text{OH})_3$ bez pravidelné struktury.

2. Skupina kaolinitů — lístek tvořen vrstvičkou křemíkových tetraedru a vrstvičkou hliníkových oktaedru (označení: 1/1 nebo Te—Oc).



Obr. 84. Základní stavební jednotky jílových minerálů (A): 1 — křemíkový tetraedr, 2 — hliníkový oktaedr (schematicky sec. JENNY 1980), 3 — křemíkový tetraedr při zachování proporciální velikosti iontů Si^{4+} a O^{2-} (sec. LAATSCH 1957) a schéma uspořádání vrstev křemíkových tetraedru a hliníkových oktaedru (B) v minerálech typu 1/1 (4) a 2/1 (5) (sec. JASMUND ex MÜLLER 1980 — upraveno).

3. Skupina montmorillonitů — lístek tvořen ze dvou vrstviček křemíkových tetraedrů, mezi nimiž je vrstvička hliníkových oktaedrů (označení: 2/1 nebo Te—Oc—Te).

4. Skupina illitů (jílových slíd) — lístky tvořeny jako u montmorillonitů, avšak mezi nimi je pevně vázán draslík.

5. Skupina chloritů — lístky tvořeny jako u montmorillonitů, jsou však proloženy vrstvičkami brucitu — $Mg_3(OH)_6$ — (Mg-chlorit) nebo vrstvičkami hliníkových oktaedrů (Al-chlorit).

Jílové minerály reagují s dalšími produkty zvětrávání a humifikace. Montmorillonity, kaolinity a illity absorbují na povrchu humusové látky, čímž vznikají stabilnější humuso-jílové komplexy. Tato koloidní složka půdy bývá souborně označována jako půdní (jílové) plazma.

Minerální složka obsahuje dále anorganické ionty buď v roztoku, nebo adsorbované na půdních koloidech. Nejdůležitějšími kationty jsou Ca^{2+} , Mg^{2+} , Al^{3+} , K^+ , v malém množství NH_4^+ a Na^+ (s výjimkou halomorfních půd); z aniontů to jsou PO_4^{3-} , SO_4^{2-} , NO_3^- a Cl^- . V malých množstvích je dále přítomna řada prvků sloužících jako mikroživiny (mikroelementy): Mn, Zn, Mo, B atd.

2. Organická složka

Zbytky nadzemních orgánů vytvářejí na povrchu půdy vrstvu opadanky, zbytky podzemních orgánů zůstávají uloženy přímo v půdě. Humifikací těchto primárních organických látek (detritu) vznikají humusové látky (humus), členěné na čtyři základní skupiny: humusové kyseliny, jejich soli (humáty), huminy a humusové uhlí.

Humusové kyseliny se dělí na fulvokyseliny, huminové a hymatomelanové kyseliny. Fulvokyseliny se vyznačují nižším stupněm polymerizace, nižší sorpční kapacitou, vyšší aciditou a pohyblivostí; ve vodě jsou rozpustné. Huminové kyseliny jsou makromolekulární sloučeniny s vyšším stupněm polymerizace a s vysokou sorpční kapacitou; ve vodě jsou nerozpustné. Hymatomelanové kyseliny jsou jednoduché deriváty huminových kyselin: ve vodě jsou obtížně rozpustné.

Humáty vznikají výměnou iontu vodíku za jedno- až trojmocné kationty. Nejpevnější vazbu mají Ca- a Mg-humáty, které jsou ve vodě nerozpustné. Na- a K-humáty ve vodě snadno přecházejí peptizací v koloidní roztok. Huminy jsou komplexy humusových látek s jílovými minerály. Humusové uhlí je konečným produktem zrání humusových látek, je nerozpustné, bez koloidních vlastností, bohaté na C a N.

V důsledku různého průběhu humifikace se v přírodě setkáváme s různými formami humusu, které se liší makro- i mikromorfologicky i biochemickým spektrem humusových látek. Podle morfologických znaků jsou rozlišovány tyto hlavní formy humusu (KUBIŠKA 1953):

Surový humus (mor) — se tvoří na kyselých, minerálně chudých půdách většinou v chladném a vlhkém klimatu. Je ostře oddělen od spodního minerálního horizontu, jeho struktura je plstnatá s dosud polorozloženými zbytky rostlin (bu-

něčná struktura dosud zřetelná); živočišné zbytky téměř chybějí. Prosakující voda je jím okyselována a vyvolává podzolizaci.

Tangelový humus (tangel) — je typický pro karbonátové půdy a chladnější (horské) klima. Mívá značnou mocnost a je složen z trusu drobných půdních živočichů, hlavně členovců (*Arthropoda*) a polorozložených zbytků rostlin. Jeho spodní vrstva se mísí s minerální složkou,

Moder — představuje vyšší stupeň aerobní humifikace, na níž se podílejí hlavně půdní členovci. Buněčné struktury již nelze rozeznat, převažují drobné koprogenní agregáty, v nichž je organická složka mechanicky promísená s úlomky minerálů („artropodový humus“).

Mul — představuje nejpokročilejší formu humusu, v níž došlo k vazbě humusových látek na jílové minerály a k vytvoření stabilních humuso-jílových komplexů v zaživacím traktu červů („lumbriční humus“).

Rašelina (mos) — vzniká v anaerobních podmínkách na rašelinistích především ze zbytků rašeliníků za trvalé přítomnosti nadbytku vody chudé na vápník. Je charakterizována nedokonalým rozkladem rostlinných zbytků, u nichž je patrná ještě buněčná struktura.

Slatina (fen) — vzniká rovněž v anaerobních podmínkách, avšak pod vlivem vody bohaté na vápník často při zazemňování mělkých vodních nádrží. Je tvořena ze zbytků ostřic a trav, popř. některých skupin mechů (*Hypnum*, *Drepanocladus*), u nichž je rovněž ještě zřetelná buněčná struktura.

Anmór (náslať — SMOLIKOVÁ 1988) — se tvoří v půdách s podzemní vodou kolísající během roku mezi půdním povrchem a minerálními horizonty. Organické zbytky jsou zde dokonale rozloženy a vytvářejí se i humuso-jílové komplexy.

3. Organo-minerální půdní komplex

Přítomností specifických humuso-jílových komplexů se půda liší od zvětralé horniny či geologického sedimentu (písku, hlíny či jílu). Tyto koloidní komplexy jsou označovány jako organo-minerální půdní komplex. Mají povahu polyvalentních aniontů, které jako iontoměniče poutají adsorpčními silami výměnné kationty (viz 8.3.6/2), a proto je organo-minerální (neboli humuso-zeolitický) půdní komplex označován též jako sorpční (či adsorpční) komplex půdy (GEDROJC 1925). Podle nasycení výměnnými kationty jsou půdní koloidy v komplexu přítomny buď jako sůly (koloidní roztoky), nebo koagulovány jako gely, které spojují půdní částice do víceméně stabilních agregátů.

4. Půdní organismy

Půdní organismy žijící trvale nebo po určitou část života v půdě tvoří jak součást biocenózy jako destruenti, tak součást půdy (edafon) jako její živá složka. Jsou to bakterie, houby, aktinomycety, popř. řasy; z živočichů jsou zastoupeny různé taxonomické skupiny, a to od prvoků po obratlovce.

Mezi bakteriemi hrají významnou roli fixátoři plynného dusíku z rodů *Azoto-*

bacter a *Beijerinckia* (aerobní) a z rodu *Clostridium* (anaerobní) a symbiotické bakterie z rodu *Rhizobium*, žijící v kořenových hlízkách některých rostlin (např. bobovitých). Další důležitou skupinou jsou amonifikační a nitrifikační bakterie, které zajišťují mineralizaci organicky vázaného dusíku a jeho oxidaci na dusičnan (*Nitrosomonas*: $\text{NH}_4^+ \rightarrow \text{NO}_2^-$, *Nitrobacter*: $\text{NO}_2^- \rightarrow \text{NO}_3^-$). Činnost nitrifikačních bakterií představuje významný ekologický faktor pro nitrofilní společenstva. Celulolytické bakterie zajišťují rozklad buněčných blan hlavně v neutrálních půdách.

Houby se účastní humifikace hlavně v kyselých půdách. Lze se však setkat se symbiotickými houbami na povrchu i v pletivech kořenů (ekto- a endomykorrhiza), kde hrají významnou roli ve výživě některých lesních dřevin, lipnicovitých, vřesovcovitých, vstavačovitých apod.

Mezi půdními řasami a sinicemi se rovněž setkáváme s fixátory vzdušného dusíku.

8.3.3 Půdní profil

Pedogeneze (pedogenetický čili půdotvorný proces) přetváří matečnou horninu, tj. víceméně homogenní a nediferencovanou (popř. jen geologickými procesy diferencovanou) geologickou substanci v půdu — přírodní útvar diferencovaný vertikálně v půdní horizonty. Tato diferenciací je zřejmá na příčném řezu půdou — půdním profilu, který představuje sled půdních horizontů od povrchu do spodiny.

1. Půdní horizonty

Půdní horizont je tvořen půdní substancí stejné geneze (genetický horizont), která v půdě vytváří horizontální polohu o určité mocnosti a hloubce, avšak bez ostrého ohraničení vůči sousedním horizontům. Půdní horizonty mohou být členěny v podhorizonty podle fyzikálních, chemických či mineralogických vlastností. Hlavní půdní horizonty jsou značeny zpravidla velkými písmeny. Malá písmena nebo číslice bývají připojovány pro vyjádření jejich povahy nebo pro označení podhorizontů. Přechody se označují symboly obou horizontů (např. A/C-horizont). Pod vlivem americké půdní taxonomie (Soil Survey Staff 1975) proniká i do československé pedologie (HRAŠKO et al. 1987, NĚMEČEK, SMOLÍKOVÁ et KUTÍLEK 1990) označování diagnostických horizontů sloužících k rozlišování klasifikačních jednotek vyššího ranku. Diagnostické horizonty byly definovány pomocí odstupňování měřitelných analytických znaků genetických horizontů (v dalších odstavcích jsou jejich názvy uvedeny většinou v uvozovkách).

A-horizont tvoří svrchní půdní horizont většinou ochuzovaný o rozpustné látky, popř. i o sloučeniny železa a hliníku, avšak obohacovaný organickými látkami. Je-li nedostatečně vyvinut, bývá označován symbolem (A) či A_1 . A-horizont se člení na řadu podhorizontů, z nichž některé jsou oddělovány jako samostatné horizonty.

A_{00} (nebo L) — opadanka tvořená nerozloženými zbytky rostlin.

A_0 (nebo O) — humusový (organogenní) nadložní podhorizont s více jak 30 %

organických látek bez původní buněčné struktury; lze jej dále specifikovat podle formy humusu (např. O_1 je tangelový podhorizont).

A_1 (nebo A_h) — smíšený podhorizont minerálních a humusových látek, které nepřesahují 30 %; lze jej blíže specifikovat formou humusu. Podle americké pedotaxonomie se rozlišují tyto diagnostické humusové horizonty (ex HRAŠKO et al. 1987): 1. „ochrický“ — většinou mladý a mělký, málo zbarvený a chudý na organické látky (pod 1 %), 2. „melanický“ — mělký, tmavě zbarvený, s obsahem humusu nad 1 %, 3. „molický“ (A_m) — hluboký, tmavě zbarvený, s obsahem humusu nad 1 % a s více jak 50% nasycením sorpčního komplexu, 4. „umbrický“ — hluboký, tmavě zbarvený, s obsahem humusu nad 1 %, avšak s nasycením sorpčního komplexu pod 50 %, 5. „andický“ (A_a) — hluboký, tmavý, s obsahem humusu nad 8 % a s větší příměsí vulkanických skel a amorfních jílových minerálů.

A_2 (E nebo A_e) — eluviální podhorizont většinou bělavé barvy ochuzený o seskvioxyd (oxydy typu R_2O_3 — např. Fe_2O_3) cheluviací.

A_3 (A_1 někdy též E) — podhorizont ochuzený illimerizací o jílové minerály.

A_p víceméně humózní ornice vzniklá orbou.

(B)-horizont (též B_v , „kambický“) — je zvětrávací horizont charakterizovaný uvolňováním Fe^{III} (vesměs ve formě hydroxidu) na místě (tj. bez migrace) a tvorbou jílových minerálů.

B-horizont — je iluviální horizont obohacovaný sestupnou migrací jemnozrných a amorfních složek. Dnes jsou v jeho rámci rozlišovány tyto podhorizonty, hodnocené popř. jako horizonty:

B_t („luvicový“ či „argilický“) — horizont hromadění přemísťované jílové frakce.

B_h — podhorizont hromadění přemísťovaných organických látek.

B_s (nebo B_{fe}) — podhorizont hromadění přemísťovaných seskvioxydů. Podhorizonty B_h a B_s bývají označovány jako „spodický“ horizont (označovaný též „ B_s “).

B_n („natrickový“) — je soloncový peptizovaný iluviální horizont, silně nasycený výměnným Na^+ .

C — horizont představuje výchozí materiál, z něhož se vytvořily ostatní horizonty (většinou mechanicky rozrušenou matečnou horninou).

D — nebo R-horizont představuje podložní geologickou vrstvu — buď ještě pevnou matečnou horninu, nebo odlišnou horninu.

G-horizont — je glejový horizont, který se tvoří redukčními či oxidoredukčními procesy pod vlivem podzemní vody.

G_o — je oxidovaný glejový horizont, rezavě skvrnitý.

G_r — je redukovaný glejový horizont, šedé, modravé či zelenavé barvy díky sloučeninám dvojmocného železa.

g-horizont nebo pseudoglejový („mramorovaný“ — B_m) horizont vzniká vlivem přechodného zamokření svrchních částí profilu dešťovou vodou, zadrženu nepropustnou spodinou (často B_t -horizont); vyznačuje se zhutněním a šedými a rezavými skvrnami na povrchu půdních agregátů.

T-horizont — je rašelinový horizont vzniklý rašeliněním.

S-horizont — je solončakový horizont obohacovaný rozpustnými solemi (většinou kapilárním zdvihem).

Ca — je kalcitový horizont, v němž se hromadí uhličitán vápenatý.

r — označuje rubefikovaný horizont vzniklý fersialitizací nebo feralitizací (viz též str. 178).

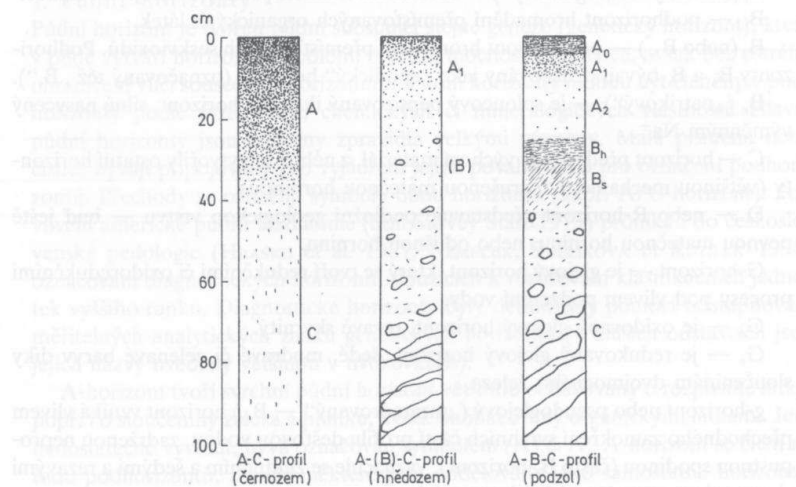
2. Typy půdních profilů

Určitý sled půdních horizontů vytváří půdní profil určitého typu (obr. 85). Čím je pedogeneze pokročilejší, tím je půdní profil diferencovanější (tj. tím má větší počet horizontů) a tím více se svrchní horizonty liší svými vlastnostmi od matečné horniny. Sled horizontů, jejich geneze a vlastnosti představují významné identifikační vodítko v klasifikaci půd.

U nejprimitivnějších půd vytvořených na pevné skále nebývá A-horizont ještě souvislý a půdní profil se označuje jako (A)-C-profil. Pokročilejší půdy, v nichž však se železo ještě neuvolňuje chemickým zvětráváním, mají A-C-profil. Vlivem spodní vody se matečná hornina přetváří na G-horizont a vzniká A-G-profil. Uvedené půdy jsou označovány jako dvoufázové.

Chemickým zvětráváním matečné horniny vznikají půdy s A-(B)-C-profilem. Posun jílových minerálů vytváří $A_1-A_3-B_1-C$ -profil a posun seskvioxidů kyselou cheluvací profil $A_1-A_2-B_s-C$ či $A_1-A_2-B_h-B_s-C$, které patří k nejdiferencovanějším. Tyto půdy bývají označovány jako trojfázové.

Půdní profil může vzniknout jediným jednotným pedogenetickým procesem



Obr. 85. Hlavní typy půdních profilů (schematicky — J. Moravec).

(jediným cyklem* — monocyklická pedogeneze). V mírných a chladných zónách s. polokoule však probíhala pedogeneze spíše polycyklicky, kdy pedogenetický cyklus byl přerušován změnou klimatu, např. během ledových dob. Lze se však setkat i s pedogenezí polygenetickou, kdy se na vývoji půdního profilu účastnily různé pedogenetické procesy díky změnám klimatu.

V přírodě se však nezdá setkáváme s komplexními profily, na jejichž vzniku se podílely i geologické procesy, např. převrstvení dvou různých matečných hornin.

8.3.4 Přehled klasifikace půd

Moderní klasifikace půd se opírá o řadu kritérií, z nichž nejvýznamnější jsou: 1. stupeň pedogenetické diferenciaci půdního profilu, 2. povaha pedogenetického procesu, 3. převládající forma humusu. Základní jednotka této klasifikace se nazývá půdní typ; jeho podjednotkami jsou půdní subtyp a varieta. Klasifikace půd není bohužel zdaleka jednotná ani ve vymezení klasifikačních jednotek (pedotaxonů), ani v jejich nomenklatuře. Evropská pedologická klasifikace se opírá převážně o půdní vývojový směr, jehož iniciátorem byl Pallmann a hlavními představiteli KUBIENA (1948, 1953) a MÜCKENHAUSEN (1962, 1970, 1977); v poslední době pak DUCHAUFOR et al. (1976, 1983).

Následující přehled klasifikace se opírá o citované klasifikace Kubiény a Mückenhausena, používané až dosud v Čechách fytoecology, lesními typology a kvartérními geology. Pro vyšší jednotky byla použita upravená a doplněná klasifikace Duchaufourová. V uvozovkách jsou uvedena jména převzatá v současnosti do československé pedologie z americké půdní taxonomie (HRAŠKO et al. 1987, NĚMEČEK, SMOLÍKOVÁ et al. KUTILEK 1990 — zde též podrobnější členění a údaje):

I. třída: Málo vyvinuté půdy (A)-C nebo (A)-R

1. podtřída: Klimaticky podmíněné málo vyvinuté půdy

a) Aridisoly (pouštní půdy — yermy): reg (kamenitá poušť), erg (písečná poušť), takyr (hlinitá poušť, polygonálně rozpukané půdy), aridisoly se sádrovcovou nebo vápencovou krustou.

b) Kryosoly (půdy tundry) polárních pustin a nejvyšších stupňů velehor (rámarky).

2. podtřída: Topograficky či erozí podmíněné málo vyvinuté půdy

Litosoly („litozemě“) neboli syrozemě (surové půdy) jsou půdy v iniciálním stadiu vývoje na pevných skalách. Jsou tvořeny nezřetelně a často nesouvisle vyvinutým (A)-horizontem, který leží přímo na nezvětralé hornině. U nás se vyskytují na malých plochách, a to hlavně ve vysokých horách.

Regosoly jsou iniciální půdy na měkkých horninách („regozem“, „arenozem“).

* Výraz cyklus zde není zcela vhodný, neboť průběh pedogeneze nevychází ze stavu.



Obr. 86. Profil rankeru (foto J. Moravec).



Obr. 87. Rendzina na krystalickém vápenci (foto J. Moravec).

II. třída: Půdy s málo vyvinutým profilem — A-C nebo A-R

1. podtřída: Rankery

Rankery jsou A-C-půdy s humózním A-horizontem různé mocnosti a C-horizontem tvořeným kompaktní nebo skeletovitě rozpadlou silikátovou matečnou horninou (obr. 86). K nejčastějším subtypům patří: protoranker (vývojově nejpriimitivnější), tangelový, moderový a mulový ranker. Hnědozemní ranker představuje přechodný článek k hnědozemí (slabý náznak (B)-horizontu v profilu). Podzolový ranker je přechodným článkem k podzolovým půdám; vyskytuje se, podobně jako méně vyvinutý dystrofní ranker, na extrémně chudých dysgeogenních horninách (křemencích, kvarcitech apod.) a jejich A-horizont je tvořen surovým humusem nebo kyselým moderem.

2. podtřída: Andosoly

Jde o humusem bohaté A-C-půdy, které se tvoří na vulkanických tufech nebo lávách bohatých na vulkanické sklo v trvale humidním klimatu. U nás jsou uváděny z mladotřetihorních vulkanických horstev Slovenska (ŠALY 1986).

III. třída: Karbonátové půdy

Tyto půdy se vyvíjejí na vápencích, dolomitech, opukách a slínovcích (popř. též sádrovcích). Aktivní CaCO_3 (popř. MgCO_3) v jemnozemi brání zvýšení acidity a uvolňování Fe^{III} a vyvolává koagulaci a stabilizaci humusových látek.

Rendziny jsou karbonátové A-C-půdy s hojným vápencovým či dolomitovým skeletem v celém profilu (obr. 87).

Protorendzina má často ještě nesouvislý (A)-horizont malé mocnosti. Tangelová rendzina (humuso-karbonátová půda švýcarských pedologů) má mocný A-horizont, rozčleněný do subhorizontů A_{00} , A_0 s polorozloženým detritem a A_1 s tanglelem. Mulovitá rendzina má A-horizont tvořený mulovitým moderem a karbonátovým skeletem. Mulová rendzina se vyznačuje mohutným A-horizontem s vápnitým mulem drobtovitě struktury. Po rozkladu karbonátového mikroskeletu se svrchní horizonty odvápní a uvolňováním Fe^{III} se vyvíjí hnědá rendzina. Půdní vývoj rendzinové řady končí v našich dnešních klimatických podmínkách hnědozemí.

Slinovatky (pseudorendziny) jsou bezskeletové karbonátové A-C-půdy, vznikající na slínech. Jsou časté v oblasti České křídové tabule.

Pararendziny jsou karbonátové A-C-půdy na opukách či pískovcích s vápnitým tmelem. Vyznačují se značným podílem silikátového či křemenného mikroskeletu v jemnozemi.

IV. třída: Izohumické půdy

Tyto půdy se vyznačují zráním humusu a tvorbou vysoce kondenzovaných humuso-jílových komplexů (vesměs s montmorillonitem) vlivem velkých sezónních rozdílů ve vlhkostním režimu.

1. podtřída: Zonální izohumické půdy („molisoly“)

Vyvinuly se především pod vlivem kontinentálního klimatu a nelesní vegetace (stepi, prairie, garrigue):

a) Nasycené zonální izohumické půdy představují klimaxové půdy stepních oblastí:

Černozem je typickým dvoufázovým půdním typem stepí mírného kontinentálního klimatu, vázaným převážně na vápnité spraše (obr. 88). Pod mocným mulovým A-horizontem občas vzniká Ca-horizont. Typické černozemě se vyskytují ve stepích východní Evropy. Většina černozemních půd ve střední Evropě je pravděpodobně reliktní. Pod lesem se černozem vyvíjí v hnědozem nebo parahnědozem. Analogický půdní typ na vápnitých píscích je označován jako paračernozem.

Préríjní půdy („feozemě“) jsou obdobou černozemí v poněkud humidnějších oblastech severoamerických prérií.

Kaštanozemě představují zonální půdy stepí teplejších oblastí; ve střední Evropě se nevyskytují.

b) Zhnědlé zonální izohumické půdy:

V těchto půdách dochází v důsledku odvápnění díky vlhčímu klimatu a vzrůstu acidity svrchních horizontů k dalšímu vývoji. Tvoří se horizont (B) nebo B_1 . U nás byly tyto půdy označovány většinou jako degradované černozemě. Mikropedologické výzkumy však ukázaly (SMOLIKOVÁ 1969), že jde vesměs o polygenetické půdy vzniklé opačným procesem — „zestepněním“ svrchních horizontů půd původně



Obr. 88. Profil černozemě na sprašové návěži na Rané u Loun (foto J. Moravec).



Obr. 89. Profil hnědozemě pod listnatým lesem v Pohronském Inovci (foto J. Moravec).

lesních (hnědozemí, popř. parahnědozemí) po umělém odlesnění. Tyto půdy bývají ve střední Evropě též označovány jako prérijní půdy.

c) Zonální izohumické půdy aridních oblastí:

Tyto půdy mají poměrně mělký A-horizont, ne příliš bohatý na humus a tudíž světle šedý („sierozemě“). Jsou klimaxovým půdním typem subtropických stepí (např. s převládající *Stipa tenacissima* v s. Africe) a pouští mírné zóny (ALJECHIN 1951).

2. podtřída: Vertisoly

Tyto půdy jsou podmíněny topograficky. Vyskytují se ve špatně odvodňovaných depresích, vyplněných jílovým materiálem s převahou bobtnavých jílových minerálů; tyto minerály změnou objemu při střídání suchého a vlhkého období vyvolávají vertikální pohyby půdní masy. U nás k nim patří smonica, uváděná zatím ze sz. Čech a j. Moravy (NĚMEČEK 1981: 48—49); její výskyt je však pravděpodobný i na j. Slovensku.

V. třída: Hnědé půdy

Tyto půdy se vyvinuly brunifikací jako závěrečný článek půdního vývoje na silikátových horninách pod přirozenými listnatými nebo smíšenými lesy v mírném, dostatečně vlhkém klimatu. Brunifikace byla místy následována illimerizací.

1. podtřída: Hnědozemě („kambisoly“)

V hnědozemích zůstávají hydroxidy železa a jílové minerály na místě vzniku a vytvářejí tak typický zvětrávací (B)-horizont (obr. 89).

Hnědozem (středoevropská Braunerde ve smyslu KUBIŠENOVÉ 1953) je charakterizována A-(B)-C-profilem. Podle mocnosti A-horizontu a minerální síly je rozlišována eutrofní hnědozem s poměrně mocným horizontem mulového moderu nebo mulu (přes 15 cm), vyskytující se pod květnatými listnatými lesy (květnaté bučiny, dubohabřiny) na minerálně bohatších horninách, a oligotrofní hnědozem, která vznikla na minerálně chudých horninách pod acidofilními doubravami nebo bučinami a vyznačuje se mělkým horizontem (ca 5 cm) kyselého moderu. Přechodný článek mezi těmito varietami představuje mezotrofní hnědozem.

2. podtřída: Illimerizované půdy („luvisoly“)

V illimerizovaných půdách je profil postupně diferencován přemísťováním jílu a hydroxidu železa, vytvářením B₁- a A₃-horizontu, hutněním B₁-horizontu a vyvoláním pseudoglejových procesů. Půdy jsou vázány na jemnozrnnější sedimenty (např. sprašové hlíny) na nevýrazném reliéfu.

Illimerizovaná hnědozem (hnědozem podle čs. zemědělských a lesnických půdních klasifikací, nověji HRAŠKO et al. 1987, NĚMEČEK, SMOLÍKOVÁ et KUTÍLEK 1990) představuje počáteční stádium tvorby B₁-horizontu, v němž jílová frakce vytváří lesklé povlaky na povrchu půdních agregátů a pórů. A-horizont dosud není diferencován a profil je tvoře horizonty A₁-B₁-C.

Parahnědozem (lesivovaná půda, „luvizem“) tvoří další vývojový článek diferenciací eluviálního horizontu A₃, takže profil má stavbu A₁-A₃-B₁-C.

VI. třída: Podzolované půdy

Tyto půdy se vyvíjejí podzolizací (tab. 18), při níž významnou roli hraje vegetace s obtížně rozložitelným opadem (obr. 90), z něhož vzniká okyselující detrit (viz 8.3.1.1, str. 176).

Semipodzol (kryptopodzol) je přechodným článkem mezi hnědozemí a podzolem. Vyznačuje se B₁-horizontem, avšak bělavý A₂-horizont buď zcela chybí (překryt dosud humusem), nebo vytváří jen úzký lem pod A₁-horizontem.

Humuso-železitý podzol představuje typ pravého (nehydromorfního) podzolu s velmi diferencovaným profilem: A₀₀-A₀-A₁-A₂-B_h-B_s-C. Primární humuso-železité podzoly tvoří půdy jehličnatých lesů boreální zóny (tajgy) nebo supramontánního až subalpinského stupně horstev mírné zóny (u nás horských klimatických smrčín). Sekundární podzoly vznikly degradací oligotrofní hnědozemě často po druhotném nástupu vřesoviště, zejména na písčitých substrátech, kde vlivem občasného vyschnutí se B₁-horizont mění ve zhutnělý ortstein.

Humusové podzoly se vytvářejí na křemenných píscích nebo na písčitých horninách chudých na železo vlivem občasného zamokření, které působí redukcí Fe^{III} na Fe^{II} a jeho odnos z profilu (často boční migrací).



Obr. 90. Podzol na kvádrových pískovcích pod borovými lesy (foto J. Moravec).

VII. třída: Půdy bohaté na seskvioxydy

Tyto půdy se vyvíjejí pod vlivem teplého klimatu — tropického, subtropického nebo mediteránního, které vyvolává jednak intenzivnější chemické zvětrávání, jednak hromadění a specifický vývoj uvolněných oxidů železa. Zatímco v (B)-horizontech půd mírné zóny je krystalizace hydroxidu železitého bržděna organickými látkami, dochází vlivem teplého klimatu k jeho krystalizaci buď postupně za stálé vlhkosti ve formě goethitu nebo rychle vlivem period sucha ve formě hematitu (rubefikace). Goethit propůjčuje minerálním horizontům živě okrové, hematit červené zbarvení.

1. podtřída: Fersialitické půdy

V Československu jsou zastoupeny pouze půdy této podtřídy. Jsou to půdy reliktní, vzniklé v teplejších obdobích na vápencích s vyšším obsahem železa a silikátových příměsí jako klimaxové půdy rendzinové vývojové série. Proto jsou též označovány jako *terrae calcis* (KUBIENA 1953).

Terra fusca se vyznačuje živě okrovým (až červeno-okrovým) zbarvením a velkou plasticitou (B_r), resp. B_{tr} -horizontu za vlhka (proto bývá řazena do skupiny *plastosolů*); vyvíjela se pravděpodobně pod listnatými nebo smíšenými lesy v teplejším klimatu interglaciálu.

Terra rossa (červenice) má sytý červený (B_r), resp. B_{tr} -horizont drobtovitě struktury díky rubefikaci v suchých obdobích subtropického klimatu. U nás představuje rovněž reliktní půdu.

2. podtřída: Feralitické půdy

Tyto půdy se vyskytují prakticky jen v tropických oblastech, kde vznikají feralitizací (až alitizací). Jejich typickým představitelem je laterit (feralit), v němž převládají oxidy železa a hliníku; může dosáhnout mocnosti až několika metrů.

VIII. třída: Nivní půdy („fluvisoly“)

Nivní půdy se vytvářejí na občasně zaplavovaných nivách vodních toků. Na jejich genezi a vývoji se podílí též sedimentace půdního materiálu přinášeného záplavami. Záplavy však v půdách nevyvolávají glejový proces.

Rambla je primitivní půda iniciálního stadia půdního vývoje na mladých říčních štěrcích s (A)-C-profilem — např. na Slovensku je osídlena iniciálními stadii vrb s *Myricaria germanica* (JENIK 1955).

Paternia je středně vyvinutá půda silikátových písčitých až štěrkovitých náplavů s A-C-profilem, popř. s A-C-D profilem. D-horizont bývá štěrkovitý a přispívá k rychlému odtoku záplavové vody a dobrému provzdušnění profilu. Paternia se vyskytuje na širších údolních nivách.

Borovina je analogická paternii, vyvíjí se však na karbonátových štěrcích. Její výskyt lze předpokládat v podhůří vápencových masívů Karpat a v Podunají.

Vega se vyznačuje chemickým zvětráváním minerálního horizontu, takže profil je diferencován v horizonty A-(B)-C. Vyvíjí se buď zvětráváním profilu paternie na starších náplavech (autochtonní vega), nebo sedimentací chemicky již zvětralého materiálu (alochtonní vega — Auenlehm).

Černice představuje v původním vymezení (DŽATKO 1972: 26—30) lesní půdu podobnou černozemi na jemnozrnných vápnitých aluviálních náplavech bez redukčních glejových procesů. V tomto pojetí odpovídá smonici ve smyslu KUBIENOVÉ (1953). U nás se vyskytuje v Podunajské nížině. K černici bývají řazeny i půdy vzniklé z odvodněných anmórů (tzv. luční půdy).

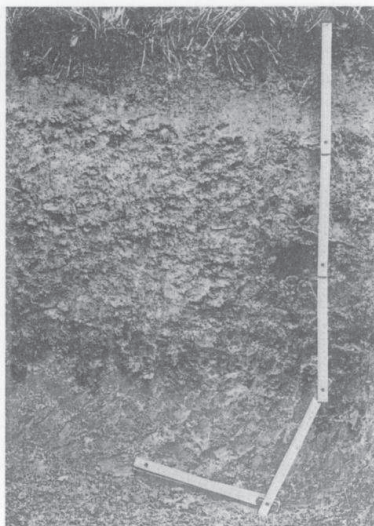
IX. třída: Hydromorfní půdy

Tyto půdy se vyznačují redukcí Fe^{III} vlivem občasného nebo trvalého zamokření a jeho migrací v chelátové formě. Jejich geneze je podmíněna především topograficky, předpokládá však dostatečně humidní klima.

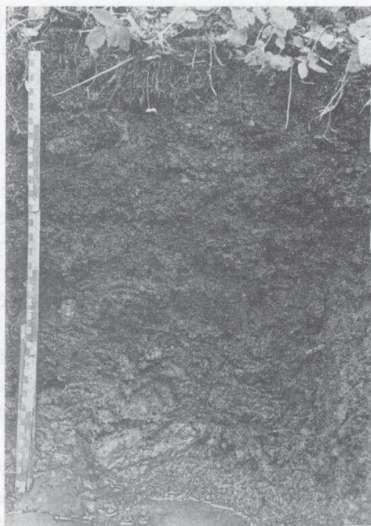
1. podtřída: Půdy podmíněné stagnací srážkové vody

Pseudoglej (*Stauwassergley*, *Tagwassergley*) vzniká nejčastěji z illimerizovaných půd střídáním období zamokření nad B_t -horizontem s obdobím vyschnutí. Střídavou redukcí a opětovnou oxidací sloučenin železa vzniká mramorování šedými, hnědými a rezavými skvrnami a profil, počínaje spodinou A-horizontu (gA_3), jeví znaky oglejení (obr. 91). Vytváří se tak typický sled horizontů pseudogleje: $A-gA_3-gB_t-g_1-g_2-g_c$.

Stagnoglej se vyskytuje v humidnějším a chladnějším klimatu, takže voda stagnuje v profilu po celý rok. Redukce železa na dvojmocnou formu je trvalá; k jeho



Obr. 91. Profil pseudogleje (foto J. Moravec).



Obr. 92. Profil gleje (foto J. Moravec).

oxidaci a vysrážení v podobě kongrecí a lišt dochází na styku s písčitéjším a tudíž propustnějším podložím.

Amfiglej tvoří přechodný článek k následující podtřídě. Jeho zhutnělý horizont vznikl illimerizací a pseudooglejením, avšak pod ním se uplatňuje vliv podzemní vody, která vyvolává glejový proces. Zhutnělý horizont však nedovoluje podzemní vodě vystoupit do vyšších částí profilu.

2. podtřída: Půdy podmíněné podzemní vodou

Glej (obr. 92) vzniká glejovým procesem, který diferencuje jeho profil na redukční podhorizont G_r , ležící trvale pod hladinou podzemní vody, a na oxidační podhorizont G_o , kam voda stoupá jen dočasně. G_r -horizont je šedý, šedo- až modrozelený díky druhotným sloučeninám Fe^{II} , G_o -horizont prozrazuje rezavými skvrnami zpětnou oxidaci Fe^{II} na Fe^{III} . Na svazích může podzemní voda bočním prouděním vymýt sloučeniny železa v dvojmocné formě a vytvořit vybělený G_c -horizont (MORAVEC 1965: 317). V A-horizontu převládá aerobní humifikace a tvoří se humus terestrických forem (moder, mulový moder nebo mul).

Anmór (náslat' — SMOLÍKOVÁ 1988) se liší od gleje ovlivněním humifikace podzemní vodou, která po část roku dosahuje až na povrch půdy. Vytváří se tak humusová forma anmóru. V údolních anmórech sahá G_r -horizont až pod A-horizont. Ve svahových anmórech může podzemní voda občas klesnout až do spodiny G-horizontu za současného bočního vyplavování železnatých sloučenin a částečné oxidace.

X. třída: Halomorfní půdy

Tyto půdy se vyvíjejí pod vlivem vyššího obsahu iontu sodíku (Na^+), většinou v relativně aridním klimatu (s výjimkou mořského pobřeží).

1. podtřída: Slané půdy

Tyto půdy jsou bohaté na neutrální sodné soli ($NaCl$, Na_2SO_4), obsah výměnného Na^+ většinou nepřesahuje 15 % výměnné kapacity a pH nestoupá nad 8,5.

Solončak se tvoří v bezodtokových depresích v teplech aridních oblastech. Vyznačuje se vyšší koncentrací solí ve svrchním horizontu a jejich vykvétáním na povrchu půdy v období sucha.

2. podtřída: Alkalické půdy

Vyznačují se nižším obsahem sodných solí, avšak vyšším stupněm nasycení sorpčního komplexu výměnným Na^+ , takže pH přesahuje 8,5.

Solonec se tvoří většinou ze solončaku vyplavením solí z A-horizontu do spodiny.

Solod' je dalším stadiem půdního vývoje halomorfních půd. Vzniká vyplavováním sodných jílů z A-horizontu a jejich akumulací v B_t -horizontu, kde dochází k částečnému pseudooglejení.

Halomorfní půdy byly u nás zjištěny na j. Slovensku a j. Moravě.

XI. třída: Rašelinné půdy („organosoly“)

Jde o skupinu organogenních půd, vznikajících rašeliněním nebo slatiněním, které může vytvořit až několikametrová ložiska organických sedimentů (peloidů); ty se při poklesu podzemní vody stávají matečnou horninou (C_o -horizont) pro vznik odvozených půdních typů (rašelinný anmór apod.).

Mos vzniká na vrchovištích především ze zbytků rašeliníků (*Sphagnum*) a keřičků z čeledi *Ericaceae* (*Vaccinium uliginosum*, *Oxycoccus quadripetalus* aj.) pod vlivem minerálně chudé vody pocházející buď z výstupného pramene (soligenní rašeliníště), nebo pouze ze srážkové vody (ombrogenní rašeliníště).

Kar, s hojnou příměsí dřeva, borky a šišek jehličnanů, se vytváří na přechodových lesních rašeliníštích.

Fen se tvoří pod vlivem minerálně bohatší podzemní vody buď při zarůstání vodních nádrží, nebo v okolí pramenů. Organické zbytky poskytují u nás společenstva rákosin, vysokých ostřic, popř. rašelinných olšin a vrbín a v okolí prameništ' i ostřicovo-mechové fytoocenózy; podle toho bývá rozlišován rákosový, ostřicový, mechový nebo lesní fen.

XII. třída: Subhydrické půdy

Tato skupina zahrnuje půdy, které se vytvářejí pod vodou.

Gytja je organogenní A-C-půda, tvořící se na dnech eutrofních nádrží. Je oživena vodním makro- i mikroedafonem, který přispívá k dobré humifikaci organických zbytků, a je osídlena společenstvy vodních rostlin.

Sapropel (hnílokal) je bahenní A-C-půda, jejíž A-horizont vzniká anaerobním rozkladem planktonu.

Dy je subhydriká A-C-půda oligotrofních až dystrofních nádrží. Její A-horizont vzniká nedokonalým rozkladem detritu přineseného větrem z acidofilních společenstev z okolí.

8.3.5 Fyzikální vlastnosti půdy

Fyzikální vlastnosti půdy závisí na její textuře a struktuře. Jímí je určena pórovitost půdy, která ovlivňuje vodní a vzdušný režim.

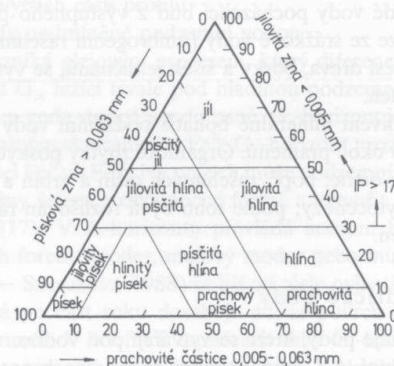
1. Textura půdy

Textura (zrnitost či mechanické složení) půdy vyjadřuje relativní zastoupení půdních částic určité velikosti v jemnozemi. Jemnozemi je půdní frakce s částicemi ≤ 2 mm $\varnothing$. Hrubá frakce (půdní skelet) je rozdělována na štěrky (2–20 mm $\varnothing$) a kameny (nad 20 mm $\varnothing$).

V jemnozemi se rozlišují většinou tyto čtyři základní granulometrické frakce (mezinárodní, resp. Atterbergova stupnice):

	průměr částic (mm)
jíl	pod 0,002
prach	0,002–0,020
jemný písek	0,020–0,200
hrubý písek	0,200–2,000

Podle procentuálního zastoupení dvou převládajících frakcí se určuje typ půdní textury (obr. 93).



Obr. 93. Trojúhelníkový diagram pro hodnocení textury půd podle zastoupení jílu, prachu a písku (sec. KUTÍLEK 1966).

2. Struktura půdy

Struktura (neboli skladba) půdy vyjadřuje způsob, jakým jsou půdní částice sdružovány. Závisí na textuře, stavu půdních koloidů a vlhkosti půdy. V zásadě se rozlišují tyto základní formy struktury:

1. Struktura sypká (či ojedinelá), tvořená volnými nestmelenými částicemi v důsledku nedostatku koloidů, např. u vátých písků.

2. Struktura souvazná (koherentní) je dána vysokým obsahem koloidů a dostatečnou vlhkostí, např. u jílu.

3. Struktura agregátová se vyznačuje stmelněním půdních částic vyvolávanými koloidy do agregátů různé velikosti a tvaru — struktura drobtovitá, houbovitá, listkovitá, polyedrická, prizmatická apod.

3. Pórovitost půdy

Pórovitost představuje prázdný prostor v půdě vyjádřený v procentech celkového objemu. Rozděluje se na:

a) makropórovitost (tj. nekapilární pórovitost) zahrnující póry o průměru nad 0,008 mm;

b) mikropórovitost (tj. kapilární pórovitost), jež zahrnuje póry menšího průměru. Nekapilárními póry se pohybuje gravitační voda a po jejím odtoku jsou póry vyplněny vzduchem. Kapilární póry jsou schopny zadržet vodu, takže nemůže odtéci vlivem gravitace, umožňují však také její výstup k povrchu půdy při velkém výparu. Celkové množství kapilární vody v určitém objemu (resp. hmotnostní jednotce) půdy vyjadřuje vodní (kapilární) kapacitu půdy (je určena hlavně texturou — čím je jemnější, tím je vodní kapacita vyšší).

4. Vodní a vzdušný režim půdy ve vztahu k rostlinám

Voda je v půdě poutána různými silami a podle toho se rozlišují 3 kategorie:

1. Adsorpční voda zůstává vázána adsorpčními silami na povrchu půdních částic; je prakticky nepohyblivá a pro rostliny nepřístupná.

2. Kapilární voda zaplňuje kapilární póry, kde je vázána kapilárními silami a představuje pro rostliny hlavní zdroj vody v nepodmačených půdách během suchých období. Hranice mezi adsorpční a kapilární vodou je určena číslem hygroskopicity.

5. Gravitační voda se pohybuje v nekapilárních pórech; pro kořeny rostlin je snadno přístupná. Na nepodmačených půdách je však k dispozici jen po deštích nebo záplavách.

Síla, kterou je voda v půdě vázána, se vyjadřuje vodním (kapilárním) potenciálem nebo jeho záporným logaritmem — pF (pokud je potenciál vyjádřen výškou vodního sloupce, jehož tlak je úměrný vodnímu potenciálu). Dostupnost půdní vody pro rostliny závisí jednak na této síle (statická dostupnost), jednak na odporu, který kapilární póry kladou pohybu vody podle jejich průměru (dynamická dostupnost). Rostliny proto nemohou využít celou zásobu kapilární vody, ale jen ten

podíl, který je schopen pronikat ke kořenům. Hranice, pod níž rostliny kapilární vodou již zásobovány nejsou, se nazývá bod trvalého vadnutí. Jeho hodnota závisí u jednotlivých druhů nejen na textuře půdy (obr. 94), ale i na vodním potenciálu (tj. své síle kořenů rostlin). Nejnížší svou sílu (tj. nejvyšší vodní potenciál) vykazují kořeny hygrofytů a sciofytů, tj. asi $-0,6$ až $-0,8$ MPa; vyšší mají xerofyty a heliofyt, tj. $-1,5$ až $-4,0$; nejvyšší halofyty, tj. -6 až -8 MPa (SLAVÍKOVÁ 1986: 75). Mezofyty vyžadují střední vodní režim půdy.

Gravitační voda se většinou neuplatňuje jako limitující ekologický faktor. Při jejím trvalém nebo dlouhodobém nadbytku (podzemní voda v podmáčených půdách) však působí nepřímo snížením provzdušnění půdy, vyvoláním redukčních a anaerobních procesů a snížením redox-potenciálu půdy; lze to pozorovat i v jílovitých půdách souvazné textury nasycených trvale kapilární vodou. V těchto případech jsou z fytocenózy vyloučeny rostliny, které nejsou přizpůsobeny nedostatku kyslíku v půdě.

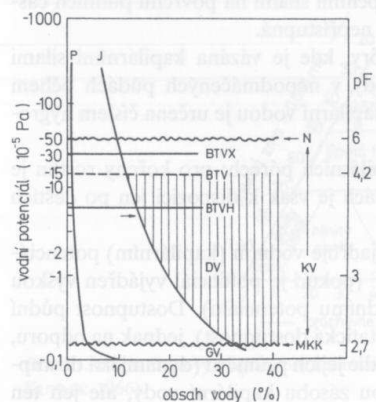
8.3.6 Chemické vlastnosti půdy

Prvky či sloučeniny, které určují hlavní chemické vlastnosti půdy, lze rozdělit do 3 kategorií podle způsobu existence v půdě:

- prvky či sloučeniny rozpuštěné v půdním roztoku,
- prvky či sloučeniny vázané ve výměnné formě půdními koloidy,
- prvky či sloučeniny vázané v neaktivní formě (např. v minerálech matečné horniny či v molekulách organických látek); představují půdní rezervu.

1. Půdní roztok

Půdní roztok se vytváří ve vodě schopné pohybu (tj. gravitační nebo kapilární). Obsahuje rozpuštěné anorganické soli, např. dusičnany, sírany, chloridy, uhličitany či hydrogenuhličitany různých kationtů (sodíku, draslíku, vápníku, hořčíku aj.),



Obr. 94. Závislost vodního potenciálu půdy na obsahu vody v písčité (P) a jílovité (J) půdě: KV — kapilární voda omezená hygroskopickou vodou (N) a maximální kapilární kapacitou (MKK), GV — gravitační voda, DV — voda dostupná pro rostliny, BTV — konvenční bod trvalého vadnutí, BTVX — bod vadnutí pro xerofyty, BTVH — bod trvalého vadnutí pro hygrofyty (sec. LARCHER ex SLAVÍKOVÁ 1986).

nebo jednodušší organické sloučeniny a jejich komplexy (cheláty) s některými kovy (např. železem, hliníkem či manganem). S výjimkou halomorfních půd je koncentrace roztoku vesměs nízká (zejména v humidních oblastech), vodivost nepřesahuje 4 mS/cm — stoupá pouze ve slaných půdách, kde v suchých obdobích dosahuje až stupně nasycení, při němž soli začínají krystalizovat.

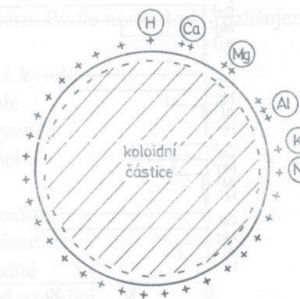
2. Sorpční komplex

Sorpční komplex půdy tvořený minerálními, organickými i organominerálními koloidy váže ve výměnné formě většinu kationtů (Ca^{2+} , Mg^{2+} , Na^+ , K^+ , H^+ , NH_4^+ , a Al^{3+}), z aniontů především PO_4^{3-} , a chrání je tak před vyplavením gravitační vodou. Proto v humidních oblastech představují výměnné ionty hlavní zdroj minerální výživy rostlin. Aktivní složku sorpčního komplexu tvoří jílové minerály a jejich komplexy s humusovými látkami i samotné humusové látky koloidních vlastností, které zde hrají úlohu komplexních polyvalentních aniontů (obr. 95). Na jejich fyzikálních i chemických vlastnostech závisí sorpční kapacita půdy, tj. maximální množství kationtů, které může být vázáno určitým množstvím jemnozeme (vyjádřeno obvykle v miliekvivalentech na 100 g sušiny). Sorpční kapacita kaolinitu činí ca $10 \text{ me}/100 \text{ g}$, montmorillonitu $100 \text{ me}/100 \text{ g}$ a humusu $500 \text{ me}/100 \text{ g}$.

Stav sorpčního komplexu ovlivňuje podstatnou měrou chemismus půdy, její reakci i fyzikální vlastnosti. Vyjadřuje se buď obsahem jednotlivých výměnných iontů (v $\text{me}/100 \text{ g}$ sušiny), nebo zjednodušeně maximální sorpční kapacitou (T), souhrnným obsahem kovových kationtů s výjimkou Al^{3+} (S) (tab. 19) a mírou nasycení (V).

Tab. 19. Schematické znázornění výměnné složky sorpčního komplexu a jejich souhrnných charakteristik (MORAVEC 1975c).

Aktuální sorpční kapacita	A	$\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^+ + \text{Na}^+ (+ \text{NH}_4^+) = S$		Maximální sorpční = T kapacita
	S	$\text{Al}^{3+} + \text{H}^+ = \text{Výměnná acidita}$	Titrační acidita	
	K	Hydrolytická acidita	($T-S$)	



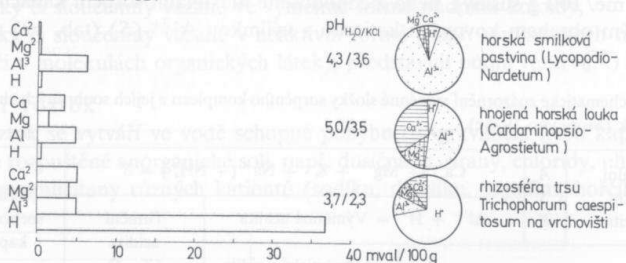
Obr. 95. Schematické znázornění koloidní částice nesoucí na svém povrchu záporné náboje (polyvalentní anion), na něž jsou svými kladnými náboji sorpčně vázány výměnné kationty (J. Moravec).

Aktuální sorpční kapacita je nízká v kyselých půdách, zejména písčitých a chudých na humus. Se snižováním acidity kapacita stoupá, zvláště zvyšuje-li se též množství jílové frakce a humusu.

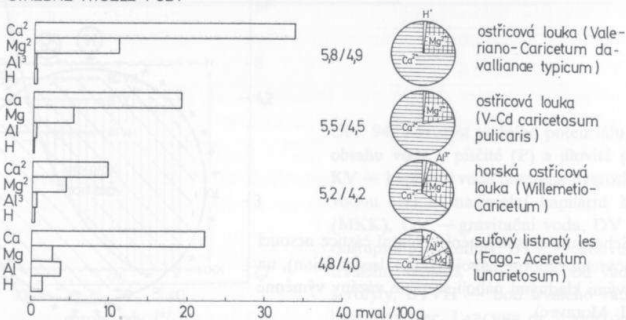
V silně kyselých minerálních půdách převládá v sorpčním komplexu Al^{3+} (obr. 96), obsah výměnného H^+ zde zpravidla nepřesahuje 2 me/100 g. Ve středně až slabě kyselých půdách postupně stoupá obsah výměnného Ca^{2+} a obsah výměnného Al^{3+} klesá až k nule (obr. 96). Obsah Ca^{2+} dosahuje až 40—50 me/100 g (A_1 -horizont černozemě) a tyto hodnoty nejsou překračovány ani v karbonátových půdách s nižším obsahem humusu (pod 5 % organického C); v humusových horizontech může obsah Ca^{2+} překročit 100 me/100 g (obr. 96). Obsah výměnného Mg^{2+} ve středně a slabě kyselých půdách nestoupá souběžně s obsahem Ca^{2+} a většinou nepřesahuje 5 me/100 g. S vyšším obsahem výměnného Mg^{2+} se lze setkat v dolomitových půdách, avšak vůdčí postavení (až 97 % aktuální sorpční kapacity — obr. 96) získává v hadcových půdách.

Obsah výměnného K^+ a Na^+ je — s výjimkou halomorfních půd — velmi nízký. Na^+ však nabývá na významu v halomorfních půdách především alkalických, kde jeho podíl v garnituře výměnných iontů může přesáhnout 50 % (EL NAHAL et WITTING 1973 ex DUCHAUFOR 1983: 471).

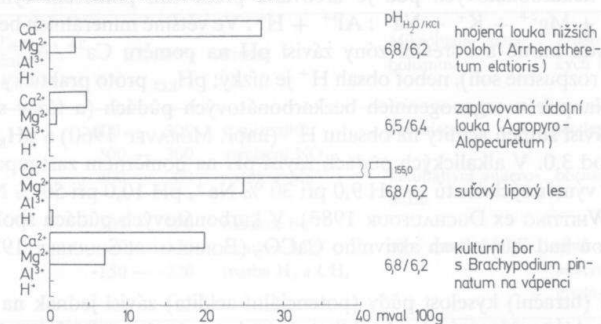
SILNĚ KYSELÉ PŮDY



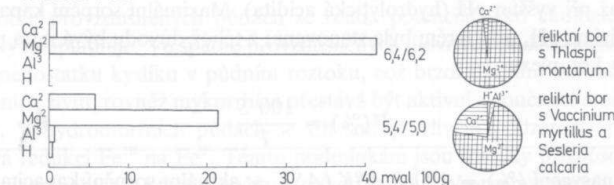
STŘEDNĚ KYSELÉ PŮDY



SLABĚ KYSELÉ AŽ NEUTRÁLNÍ PŮDY



HADCOVÉ PŮDY



Obr. 96. Příklady garnitury výměnných kationtů v rhizosféře (10 cm) některých rostlinných společenstev či rostlin (sec. MORAVEC 1975c).

Výměnný vodík (vodíkový ion — proton — je v půdě vždy hydratován a vyskytuje se proto jako H_3O^+) se v garnituře výměnných iontů uplatňuje větším podílem pouze v silně kyselých organogenních půdách (obr. 96).

3. Reakce, celková kyselost a ústojčivost půdy

Reakce půdy (aktuální acidita) závisí na koncentraci vodíkových iontů v půdním roztoku a vyjadřuje se pomocí jejího záporného logaritmu — pH. Reakce půdy stanovená ve vodní suspenzi (zpravidla v hmotnostním poměru 1 : 2,5) se označuje jako pH_{H₂O}; jako pH_{KCl} (výměnné pH) se označuje reakce stanovená v půdní suspenzi s roztokem 1 N (či 0,1 N) KCl v témže poměru. Podle hodnot pH rozlišujeme:

pH _{H₂O}	půdy
< 3,5	velmi silně kyselé
3,5—4,5	silně kyselé
4,5—5,5	středně kyselé
5,5—6,5	mírně kyselé
6,5—7,2	neutrální
7,2—8,0	mírně zásadité
8,0—8,5	středně zásadité
8,5—9,0	silně zásadité
9,0 <	velmi silně zásadité

Reakce nekarbonátových půd je určována především poměrem výměnných iontů $\text{Ca}^{2+} + \text{Mg}^{2+} + \text{K}^+ + \text{Na}^+ : \text{Al}^{3+} + \text{H}^+$. Ve většině minerálních bezkarbonátových půd mírné a boreální zóny závisí pH na poměru $\text{Ca}^{2+}/\text{Al}^{3+}$ (pokud neobsahují rozpustné soli), neboť obsah H^+ je nízký; pH_{KCl} proto prakticky neklesá pod 3,5. Naopak v organogenních bezkarbonátových půdách (a též v surovém humusu) závisí stupeň acidity na obsahu H^+ (např. MORAVEC 1960) a pH_{KCl} může klesnout pod 3,0. V alkalických půdách závisí pH na poměrném zastoupení Na^+ v garnituře výměnných iontů — pH 9,0 při 30 % Na^+ , pH 10,0 při 50 % Na^+ (EL NAHAL et WHITTING ex DUCHAUFOR 1983). V karbonátových půdách spoluurčuje pH (většinou nad 7,0) obsah aktivního CaCO_3 (BONNEAU et SOUCHIER 1979: 359—362).

Celková (titrační) kyselost půdy (potenciální acidita) závisí jednak na obsahu výměnného Al^{3+} a H^+ (výměnná acidita), jednak na obsahu slabých kyselin disociujících až při vyšším pH (hydrolytická acidita). Maximální sorpční kapacita (T) proto závisí na pH, při kterém byla stanovena; z téhož důvodu bývá míra nasycení sorpčního komplexu

$$V(\%) = \frac{100 S}{T}$$

vyšší než nasycení (%) = $100 S/ASK$ (ASK = aktuální sorpční kapacita).

Ústojivost půdy znamená její schopnost udržovat určité pH při přidání silné kyseliny nebo zásady. Kyselé půdy mají dobrou ústojivost vůči zásadám, hlavně díky obsahu výměnného Al^{3+} , H^+ a humusových kyselin, avšak slabou ústojivost vůči kyselinám; u bezkarbonátových půd závisí ústojivost na obsahu výměnného Ca^{2+} a Mg^{2+} , u karbonátových na obsahu CaCO_3 v jemnozemi a u alkalických na obsahu výměnného Na^+ .

4. Redox potenciál

Redox potenciál (E_h) vyjadřuje oxidační či redukční vlastnosti prostředí a závisí na poměrném zastoupení složky redukční (uvolňující elektrony) a složky oxidační (přijímající elektrony) v oxidoredukčním páru. V minerálních půdách vytvářejí tyto oxidoredukční páry především ionty $\text{Fe}^{3+}/\text{Fe}^{2+}$, $\text{Mn}^{4+}/\text{Mn}^{2+}$, $\text{NO}_3^-/\text{NO}_2^-$, k nimž v humusových horizontech a organogenních půdách přistupuje řada organických látek. E_h je ovlivňováno koncentrací aktivních složek a reakcí (pH) roztoku.

V terestrických půdách E_h kolísá v závislosti na provzdušnění od 900 mV (vyznačující oxidační podmínky) po -300 mV (v podmínkách silné redukčních). E_h působí na rostliny, a tím i na fytoceózy jednak přímo tím, že ovlivňuje jejich fyziologické funkce, jednak prostřednictvím půdní mikroflóry a konečně tím, že ovlivňuje pedogenetické procesy. V prostředí nasyceném vodou jsou rozlišovány 3 základní oxidoredukční úrovně (tab. 20).

Tab. 20. Biochemické procesy v závislosti na E_h (ex BONNEAU et SOUCHIER 1979)

Oxido-redukční úroveň	E_h (mV)	Proces	Mikrobiální metabolismus	Změny organických látek
I	600 — 300	vymizení O_2	aerobióza	biodegradace
II	500 — 300 400 — 200	vymizení NO_3 redukce Mn^{4+}	fakultativní anaerobióza	občasná akumulace
III	300 — 100 0 — -150 -150 — -220	redukce Fe^{3+} redukce SO_4^{2-} tvorba H_2 a CH_4	silná anaerobióza	silná akumulace anaerobní biodegradace

V dobře provzdušněných půdách se redox potenciál jako ekologický faktor prakticky neuplatňuje. Ve špatně provzdušněných jílovitých půdách klesá E_h v důsledku nedostatku kyslíku v půdním roztoku, což brzdí dýchání kořenů a příjem minerálních živin; rovněž mykorrhiza přestává být aktivní a současně stoupá denitrifikace. V hydromorfních půdách se E_h snižuje vlivem podzemní vody, která vyvolává redukci Fe^{III} na Fe^{II} . Těmto podmínkám jsou rostliny přizpůsobeny přítomností aerenchymu, který umožňuje přívod kyslíku. V organogenních půdách se díky fakultativní anaerobióze hromadí organické látky. Po úplné redukci Fe^{III} na Fe^{II} jsou redukovány sírany na sirovodík, který s železem vytváří siričkatý železnatý. Při poklesu E_h pod 0 mV se v organogenních půdách uvolňuje vodík a metan.

8.3.7 Půdní vlastnosti v roli ekologických faktorů

Půdní vlastnosti se nestejnou měrou uplatňují jako ekologické faktory. Nejsilněji působí ty, jejichž vliv je zesilován vedlejším působením; díky tomu se např. obsah a forma vápníku uplatňuje mnohem významněji než obsah fosfátů nebo draslíku.

8.3.7.1 Vliv fyzikálních vlastností

Z fyzikálních vlastností se jako ekologický faktor nejvíce uplatňuje textura a vodní režim. Podle závislosti na vodním režimu se rozlišují rostliny a společenstva hygromorfí, mezofilní a xerofilní.

Voda v půdě se však neuplatňuje pouze jako přímý ekologický faktor, nýbrž i nepřímý (zejména je-li v přebytku) svým komplexním působením na vegetaci i na půdotvorné procesy. Jde zejména o půdy podmíněné stagnací srážkové vody a půdy s podzemní vodou. V obou případech se v půdě vytváří hladina vody, jejíž působení závisí jednak na její hloubce v půdním profilu, jednak na kolísání.

Vliv hloubky hladiny podzemní vody je názorně vidět na pobřeží vodních nádrží. Zde se vytváří gradient stoupající hladiny podzemní vody, jehož vliv se zpravidla

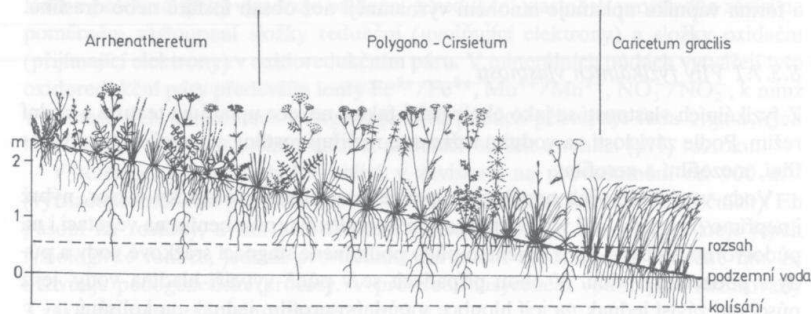
zrcadlí v zonaci společenstev (obr. 97). Je-li hladina vody v nádrži stálá, nebývají společenstva ovlivňována kolísáním hladiny podzemní vody. S relativně stálou hladinou podzemní vody se lze setkat též v okolí pramenišť, kde voda působí i svým pohybem a chemickým složením; proto zde většinou rostou odlišná rostlinná společenstva než na pobřeží vodních nádrží.

Podzemní voda se jako ekologický faktor uplatňuje i kolísáním hladiny v průběhu roku. Proto nestačí znát pouze jednorázově zjištěnou či průměrnou hloubku její hladiny, nýbrž její kolísání v návaznosti na průběh vegetačního období (obr. 98). Nejlépe jsou po této stránce prozkoumána luční a mokřadní společenstva (např. BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ 1968, BLÁŽKOVÁ 1973).

Vliv střídavého přemokření (většinou srážkovou, ale i silně kolísající podzemní vodou) a vyschnutí půdy na vegetaci je rovněž výrazný. U nás se projevuje jednak v lučních společenstvech ze svazu *Molinion*, jednak v některých lesních společenstvech, např. *Potentillo albae-Quercetum*; druhy jako *Serratula tinctoria*, *Potentilla alba*, *Betonica officinalis*, které se vyskytují v obou typech společenstev, tento jev indikují.

Nakonec je třeba uvést ještě vliv záplavové (říční a potoční) vody na rostlinná společenstva, který je rovněž komplexní a z větší části nepřímý. I v tomto případě spolupůsobí spolu s intenzitou záplav jejich periodicitou i období, kdy přicházejí, i látky záplavami přinášené.

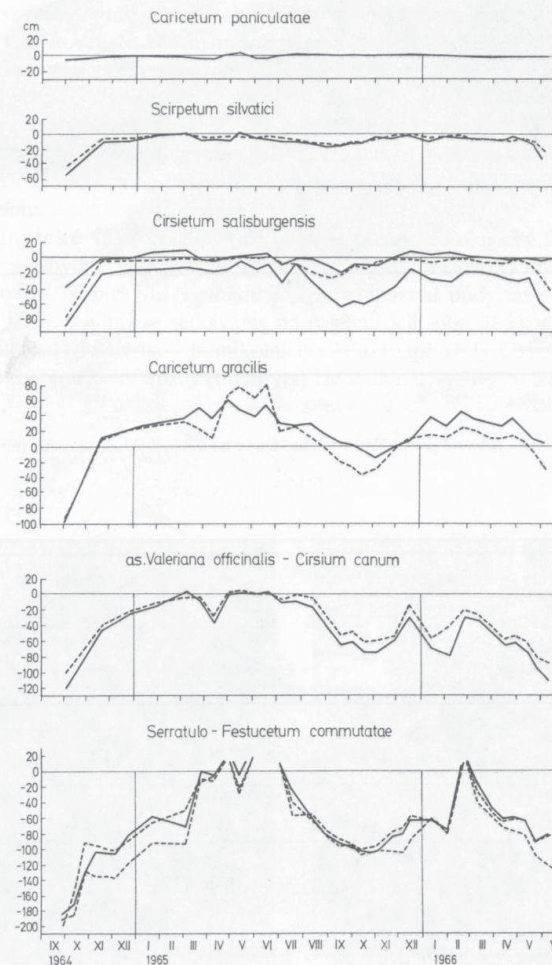
Půdní textura se uplatňuje jednak nepřímo ovlivněním vodního a vzdušného režimu půdy, jednak přímo, a to svými extrémními typy. Písčité půdy se vyznačují psamofilní (pískomilnou) flórou a vegetací (obr. 99). U nás jsou psamofilní fytoce-nózy sdruženy v třídách *Koelerio-Corynephoretea* (kyselé pohyblivé písky) a *Festucetetea vaginatae* (vápnité pohyblivé písky). Těžké jílovité půdy se rovněž vyznačují určitými druhy a fytoce-nózami, především díky střídavému přemokření. Na jílovité půdy podléhající sesuvům je vázáno např. *Equisetum telmateia*, které tyto polohy indikuje (SÝKORA 1959).



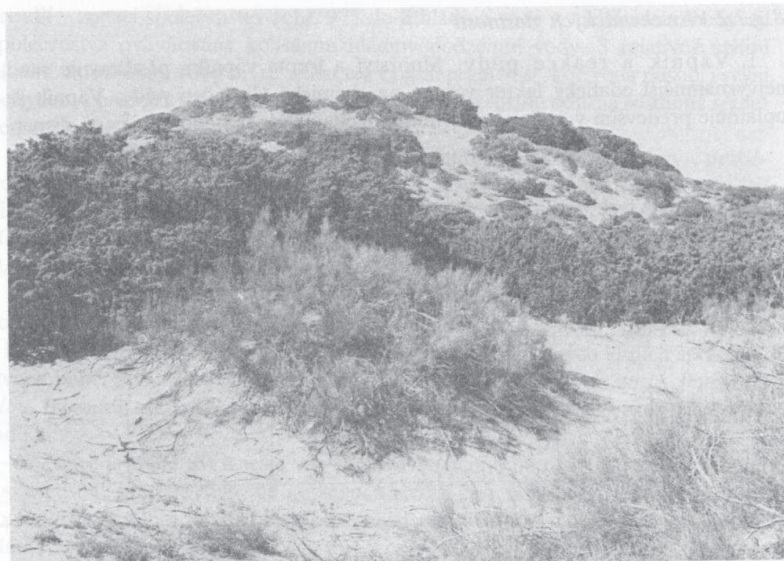
Obr. 97. Ekologická řada lučních společenstev podél gradientu stoupající hladiny podzemní vody (sec. ELLENBERG 1982 — upraveno).

8.3.7.2 Vliv chemických vlastností

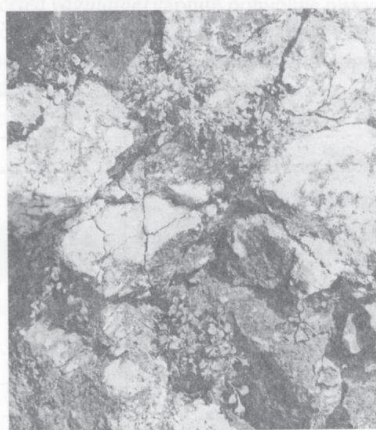
1. Vápník a reakce půdy. Množství a forma vápníku představuje snad nejvýznamnější edafický faktor vázaný na chemické vlastnosti půdy. Vápník se uplatňuje především v podobě aktivního uhličitanu vápenatého (tj. jemně disper-



Obr. 98. Křivky kolísání hladiny podzemní vody v půdách některých lučních a mokřadních společenstev (sec. BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ 1968).



Obr. 99. Vátý písek — substrát psamofilních rostlin. Duny na pobřeží Středozemního moře v Alžírsku (foto J. Moravec).



Obr. 100 *Asplenium ruta-muraria* (vlevo) — vápnomilný skalní druh a *A. septentrionale* (vpravo) — vápnostřezný skalní druh (foto J. Moravec).

govaného v jemnozemi), jehož přítomnost vyvolává neutrální až zásaditou reakci. Podle jeho vlivu byly již dávno rozlišovány rostliny a společenstva kalcifilní (vápnomilná) a kalcifobní (vápnostřezná) (obr. 100). Avšak v tomto působení je skryto též působení půdní reakce, podle níž jsou rostliny a společenstva rozlišovány na acidofilní, neutrofilní a bazifilní.

Jako výměnný ion se vápník tak výrazně neuplatňuje, avšak pouze v této formě se může vyskytovat ve větším množství v kyselých půdách, v nichž se CaCO_3 rozkládá. I tak se s vyšším obsahem Ca^{2+} setkáváme v kyselých půdách dosti zřídka a téměř vždy jde o půdy silně humózní, často hydromorfní (anmór). Za těchto podmínek se mohou setkat kalcifilní a acidofilní druhy v téže fytoceóze — např. *Carex davalliana* a *Drosera rotundifolia* (MORAVEC 1965: 290—293, snímek 65). CaCO_3 se v kyslejších půdách může vyskytovat jen v neaktivní formě jako součást makroskeletu.

2. Organické látky. Organické látky se jako synekologický faktor uplatňují, jsou-li v nadbytku, a pak působí komplexně jak svými chemickými, tak fyzikálními vlastnostmi. Typickým případem jsou organogenní půdy, zejména chudé na minerální látky, s nimiž se setkáváme na rašeliníštích (obr. 101); zde se vyskytují charakteristická společenstva humikolních rostlin (např. třídy *Oxycocco-Sphagnea*). Typické humikolní druhy (humifyty) lze však nalézt i na minerálních půdách



Obr. 101. Rašeliníštní společenstva na organogenních půdách (foto S. Kučera).

s mocným surovým humusem (např. *Listera cordata* v podmáčených smrčínách). V obou případech působí organické látky i svou vysokou aciditou. Organogenní půdy bohatší na minerální látky hostí rovněž různá specifická společenstva v závislosti na obsahu výměnného Ca^{2+} či dokonce CaCO_3 a na půdní reakci. Na neutrální až slabě zásadité slatiny jsou u nás vázána ostřicová společenstva svazu *Caricion davallianae*, na slabě až středně kyselé slatiny ostřicovo-mechová společenstva svazů *Caricion demissae* a *Sphagno-Tomenthyption*.

Svůj vliv na rostlinná společenstva mají i různé formy humusu v minerálních půdách. Na surový humus jsou např. vázána společenstva vřesovišť, na moder např. kostřavové bučiny (*Festuco-Fagetum*), na mul bonitní mezofilní louky.

3. Sodík a rozpustné soli. Půdy obsahující větší množství Na (ve výměnné formě nebo jako rozpustné soli) bývají osídleny specializovanou flórou a vegetací. Jde o halofyty a halofytní společenstva, a to buď obligátní, vázané přísně jen na halomorfni půdy, nebo fakultativní, dávající těmto půdám přednost (halofilní), avšak vyskytující se i na jiných půdách. Halofytní asociace z řádů *Scorzonero-Juncetalia gerardii*, *Thero-Suaedetalia*, *Festuco-Puccinellietalia* a *Artemisio-Festucetalia* byly u nás zjištěny na j. Moravě a j. Slovensku (VICHÉREK 1973).

4. Režim dusíku. Vliv dusíku jako ekologického faktoru závisí na sloučenině, v níž je vázán. Proto obsah celkového dusíku o jeho skutečném ekologickém působení mnoho neřká. Dusík se jako ekologický faktor uplatňuje prakticky jen v mineralizovaných formách. Vázán v organických sloučeninách představuje významnou rezervu, je však bez ekologického vlivu. Z minerálních forem dusíku se nejvýznamněji uplatňuje NO_3^- , méně NH_4^+ . Množství obou forem v půdě závisí



Obr. 102. Nitrofilní společenstva s *Rumex alpinus* vázaná na místa obohacená dusíkem (foto F. Kotlaba).

hlavně na činnosti amonifikačních a nitrifikačních bakterií. Nitráty, které se vyskytují pouze v půdním roztoku, jsou rychle vyplavovány srážkovou vodou. NH_4^+ je poután půdními koloidy a není z půdy vyplavován. Na lepší zásobování půdy dusičnany jsou vázány nitrofilní rostliny a společenstva (např. SILLINGER et PETRŮ 1937a,b, SILLINGER 1939 — obr. 102). U nás jsou to hlavně lužní a suťové lesy, subalpínské vysokobylinné nivy, paseková lemová a rumištní společenstva.

Jelikož jsou nitráty rychle přijímány rostlinami nebo vyplavovány, nedává jejich aktuální obsah v půdě spolehlivou informaci o zásobování rostlin přístupným dusíkem. Tuto informaci poskytuje buď stanovení nitrifikační schopnosti půdy inkubačními metodami (např. SEIFERT 1960, MORAVEC 1963), nebo semikvantitativní stanovení nitrátů v rostlinných šťávách (SILLINGER et PETRŮ 1937a,b, DEYL 1940, MIKYŠKA 1943). Nitrifikace je ovlivňována kvalitou humusu (ELLENBERG 1978: 740), fyzikálními vlastnostmi půdy (ÚLEHLOVÁ 1963a, b) a její aciditou. V kyselých půdách se jako limitující faktor uplatňuje vyšší obsah výměnného Al^{3+} (MORAVEC 1963). Nitrifikace kolísá v závislosti na ročních obdobích a fenologických fázích (např. WERNER 1983) — ve středoevropských listnatých lesích je nejvyšší na jaře. V půdách tropických lesů probíhá intenzivní nitrifikace po celý rok (DE RAHM 1970).

Dusík v amonné formě tvoří jeho jediný zdroj ve většině kyselých půd, kde se při dusíkaté výživě rostlin uplatňuje často mykorrhíza.

5. Hořčík. Tento prvek se jako ekologický faktor většinou výrazně neuplatňuje. Výjimku tvoří serpentínové (hadcové) půdy, v nichž se Mg^{2+} stává vůdčím iontem v sorpčním komplexu. Tyto půdy bývají někdy označovány jako serpentínové rendziny. Serpentinity (hadce) hostí některé specializované taxony, s nimiž se na jiných horninách nesetkáme, např. *Asplenium adulterinum*, *A. cuneifolium* (obr. 103), *Notholaena marantae*, *Armeria vulgaris* ssp. *serpentina*. Tyto druhy rostou zejména ve skalních a travinných společenstvech svazů *Asplenion serpentina* a *Asplenio cuneifolii-Armerion serpentina*. Zmíněné druhy a společenstva se nevyskytují na dolomitech, jejichž půdy jsou rovněž bohaté na hořčík. Nicméně dolomity rovněž hostí některé specifické druhy, resp. syntaxony (BRAUN-BLANQUET 1964: 356). Tento jev — dolomitový fenomén — je pravděpodobně komplexní povahy. Sčítá se v něm odolnost dolomitů vůči zvětrávání a erozi (vytváří se členitý skalnatý reliéf) i nižší rozpustnost dolomitového mikroskeletu, který brání odvápnění jernozemě. Ekologické působení serpentinitů je přičítáno převaze Mg nad Ca (poměr Mg: Ca vyšší než 1, NOVÁK 1928: 277, MORAVEC 1975c: 279 — obr. 96). Nelze však vyloučit ani spolupůsobení některých těžkých kovů (Ni, Cr, Mo, Wo, Co), které jsou v serpentinitích přítomny ve větším množství než v jiných horninách.

6. Zinek. Působení zinečnatých rud na rostliny a vegetaci se do jisté míry podobá působení serpentinitů, je však v přírodě mnohem vzácnější. Na výstupy těchto rud jsou vázány některé specializované taxony schopné hromadit v sobě Zn (např. *Viola calaminaria*, *Thlaspi alpestre* var. *calaminare*, v jehož popelu bylo zjištěno 21,3 % ZnO — BRAUN-BLANQUET 1964: 359). Tyto rostliny vstupují do



Obr. 103. *Asplenium cuneifolium* — druh vázaný na hadcové půdy (foto J. Moravec).

travniných společenstev, která jsou hodnocena jako zvláštní syntaxony (*Violetum calaminariae*, *Violion calaminariae*, *Violetalia calaminariae*). I v těchto substrátech jsou ve větším množství přítomny některé těžké kovy (např. Pb, Cu), které rovněž mohou spolupůsobit (BRAUN-BLANQUET 1964: 359).

Podobné jevy byly pozorovány i na výstupech rud jiných těžkých kovů, z nichž jsou rovněž známy některé specializované taxony a společenstva — „Schwermetallpflanzen“ (např. *Armeria halleri*), „Schwermetallvegetation“ (ERNST 1974), řazené rovněž do řádu *Violetalia calaminariae* (ELLENBERG 1982: 661).

7. Fosfor a draslík. Tyto prvky velmi ovlivňují produkci rostlinné biomasy, a proto jsou spolu s dusíkem součástí minerálních hnojiv NPK. Žádný z nich se však neuplatňuje jako výrazný synekologický faktor; nejsou známy fosfátofilní či kalifilní společenstva (či rostliny), i když oba prvky jejich složení ovlivňují, jak ukázaly lukařské pokusy. Tento malý synekologický vliv významných biogenních prvků je vysvětlován tím, že nevyvolávají vedlejší působení, jako např. vápník.

8. Síra. Síra se v provzdušněných půdách může vyskytovat jen ve formě síranů. V redukované formě, tj. jako sirníky (hlavně FeS) se s ní lze setkat jen v hydro-morfních (popř. halomorfních) půdách. Sádrovec ($\text{CaSO}_4 \times 2 \text{H}_2\text{O}$) působí na vegetaci spíše kationtem vápníku než aniontem síranu. Proto se lze na sádrovcových půdách setkat spíše s kalcifilními rostlinami a společenstvy než se sulfátofilními.

Ze střední Evropy jsou známy spíše lišejníky vázané na sádrovce (např. *Acarospora nodulosa*, *Fulgensia vulgaris*, *Psora decipiens*, *Diploschistes scruposus*) než vyšší rostliny. Z mediteránní oblasti jsou jako gypsofilní druhy uváděny např. *Gypsophylla hispanica*, *Frankenia thymifolia*, *Lepidium subulatum*, *Lygeum spartum* aj. (BRAUN-BLANQUET 1964: 370—371).

8.4 Faktory vodního prostředí

Základní složkou vodního prostředí je voda, která se uplatňuje svými fyzikálními vlastnostmi hlavně jako přenašeč a akumulátor tepelné energie a svými chemickými vlastnostmi jako prostředí pravých i koloidních roztoků, popř. suspenzí. Hustota vody je 775krát vyšší než hustota vzduchu. Proto vodní rostliny téměř postrádají podpurná pletiva (DUVIGNEAUD 1974: 80). Podle obsahu solí a i dalších znaků lze rozlišit prostředí mořské a sladkovodní.

Sladkovodní prostředí je na Zemi rozdrobeno do víceméně izolovaných vodních nádrží či toků, jejichž hloubka zřídka přesahuje 100 m. Voda v nádržích, s výjimkou průtočných, téměř nevykazuje horizontální proudění. Koncentrace živin a reakce je dosti proměnlivá, koncentrace solí je nízká.

Mořské prostředí tvoří až několik málo výjimek (např. Mrtvé moře) souvislý světový oceán. Hloubka moří a oceánů přesahuje několik set, většinou však několik tisíc metrů. Mořská voda je v trvalém pohybu, oceány jsou protkány vodními proudy a dochází i k výměně vody mezi hlubinami a povrchovými vrstvami. Mořská voda je slaná a její pH je stabilní. Koncentrace minerálních živin je kolísavá a na volném moři dosahuje v povrchových vrstvách velmi nízkých hodnot (hlavně v tropech).

8.4.1 Fyzikální faktory

1. Teplotní režim

Teplotní režim vodního prostředí je mnohem vyrovnanější než v atmosféře díky velké tepelné kapacitě vody. To umožňuje vodním (a i některým bažinným) rostlinám pronikat do několika klimatických zón. V závislosti na radičním režimu se v oceánech vytvářejí teplotní zóny, odpovídající povšechně určitým zeměpisným šířkám, avšak jejich pravidelnost je rušena mořskými proudy. Hranice těchto zón ovšem nenavazují na odpovídající teplotní zóny na souši. Průměrná roční teplota povrchových vod tropických moří kolísá mezi 20 a 30 °C, směrem k pólům klesá až na 0 °C. Sezónní kolísání teploty vody během roku může ve středních zeměpisných šířkách dosáhnout až 20 °C (Středozemní moře). Příznivější teplotní režim v mořích však neznamená vyšší biologickou produktivitu, jako je tomu na souši. Naopak chladná moře jsou produktivnější než teplá.

Směrem do hloubky lze zejména v sladkovodních jezerech mírné zóny rozlišit tři vrstvy vody: 1. vrstvu oteplovanou při povrchu bez výrazného teplotního gradientu

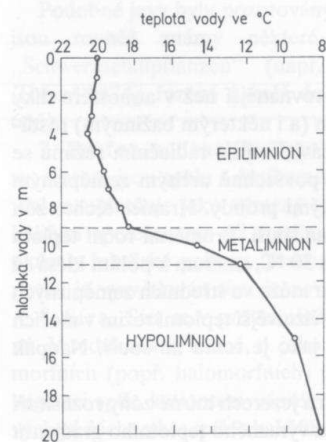
(epilimnion), 2. tzv. „skočnou vrstvu“ malé mocnosti s výrazným poklesem teploty (metalimnion), 3. vrstvu chladné vody bez výrazného teplotního gradientu (hypolimnion), která sahá až ke dnu (obr. 104). Poloha skočné vrstvy se v průběhu roku mění a na jaře a na podzim se voda promísí a má od hladiny až ke dnu takřka stejnou teplotu (homotermie).

2. Světelný režim

Absorpce světla ve vodě stoupá s rostoucí hloubkou. Současně se však mění i jeho spektrální složení ve prospěch záření kratších vlnových délek (modrozeleného až fialového). Klesne-li světelná intenzita na 1 % intenzity na vodní hladině, nemůže fotosyntéza kompenzovat ztráty dýcháním. Tato hodnota vymezuje tzv. eufotickou vrstvu vody, na kterou je omezen život vodních rostlin. Mocnost této vrstvy závisí na průzračnosti vody: v průzračných mořích může sahát až do hloubky 50 m (v průměru dosahuje 30 m), v kalných sladkých vodách může být omezena i na pouhé 2 m.

3. Pohyb vody

Pohyb vody se jako ekologický faktor uplatňuje pouze u sedentárních společenstev. Jeho vliv je především mechanický. V mořích se s vlivem pohybující se vody setkáváme v pobřežní zóně na skalách střídavě zaplavovaných a obnažovaných při přílivu a odlivu. Přitom se voda okysličuje a obohacuje o minerální látky rozpouštěné z hornin. Daleko významněji se však pohyb vody jako ekologický faktor uplatňuje ve sladkovodních tocích. V nich se setkáváme se specializovanými vodními společenstvy (svaz *Batrachion fluitantis*), která se ve stojatých vodách nevyskytují. Působení vodního proudu je však komplexní povahy a svou roli v něm hraje větší okysličené vody.



Obr. 104. Teplotní rozvrstvení vody v jezeře Breiter Lucin u Feldbergu vyjádřené teplotní křivkou z 22. 6. 1953 v 11 h. (sec. SCHUBERT 1966 — upraveno).

8.4.2 Chemické faktory

1. Obsah solí

Podle obsahu solí se rozlišují vody sladké, brakické a slané. Koncentrace solí nedosahuje ve sladkých vodách většinou ani 0,1 %. Mořská voda má průměrný obsah solí 3,5 % s rozpětím salinity od 1,7 (Baltské moře) do 23 % (Mrtvé moře). Chemické složení mořské vody je poměrně jednotné; jednotlivé soli jsou zastoupeny v těchto poměrech (%):

NaCl	77,8	CaSO ₄	3,7
MgCl ₂	9,7	KCl	1,7
MgSO ₄	5,7	CaCO ₃	0,3
Ostatní složky			1,1

Salinita kontinentálních vod může lokálně stoupnout až nad hodnotu průměrné salinity mořské vody (podle substrátu obsahujícího rozpustné soli, např. Velké solné jezero v Utahu — 17 %). Koncentrace solí zde může během roku značně kolísat vlivem sezónních oscilací srážkové teplotního režimu. Lze se též setkat se značnými odchylkami v chemickém složení — vedle chloridů mohou vyšší koncentrace dosáhnout i sírany, uhličitany a místy i dusičnany; v kationtové složce může vedle sodíku stoupnout obsah hořčíku a draslíku.

Brakické vody vznikají mísením mořské a sladké vody v ústích řek do moře a vytvářejí tak gradient salinity s kolísáním v závislosti na přílivu a odlivu a mohutnosti vodního toku.

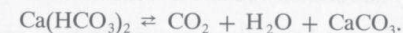
2. Obsah kyslíku a oxidu uhličitého

Obsah kyslíku a oxidu uhličitého není v atmosféře rozhodujícím ekologickým faktorem, avšak ve vodním prostředí se jím stává. Rozpustnost obou plynů ve vodě je nepřímo úměrná její teplotě (Henryho zákon). Proto obsah oxidu uhličitého je v tropických vodách nízký, a to též ovlivňuje jejich nízkou biologickou produktivitu.

Obsah kyslíku bývá značně snižován ve vodách znečištěných organickými látkami (často činností člověka), jelikož je spotřebován při oxidaci a fermentaci. Ve vodních tocích se pod velkými městy nebo průmyslovými podniky vytvářejí zóny s klesajícím znečištěním a stoupajícím obsahem kyslíku: zóny polysaprobní, mezosaprobní a oligosaprobní. Tyto zóny je možno indikovat pomocí vodních rostlin či společenstev.

3. Reakce vody

Reakce vody je úzce spjata s obsahem oxidu uhličitého a uhličitánů, které spolu vytvářejí ústojivý systém podle rovnice



V moři je pH stálé (7,0—8,0) díky obsahu CaCO_3 . Ve sladkých vodách se setkáváme s reakcí od pH 1,5 (v rašelinných vodách) po 10,0 (v kontinentálních vodách)

obsahujících Na_2CO_3). Nízké pH v rašelinách je působeno organickými kyselinami; pH 1,5 nasvědčuje přítomnosti kyseliny sírové, která se může uvolňovat ze sranutí při oxidaci siřníků železa.

4. Minerální živiny

V mořích je voda eufotické zóny ochuzována o minerální živiny; tyto živiny jsou vázány organismy a v jejich mrtvolách klesají do hloubek. Proto mají oceány v teplejších oblastech (a mimo mořské proudy) tak nízkou biologickou produktivitu, že se rovná produktivitě pouští ($0,1\text{--}0,2 \text{ g C} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$ — sec. DUVIGNEAUD 1974, 1980, 1988). Povrchové vrstvy mořské vody obsahují tudíž velmi málo dusíku a fosforu ($0,001\text{--}0,08 \text{ mg N} \cdot \text{l}^{-1}$ a $0,002\text{--}0,003 \text{ mg P} \cdot \text{l}^{-1}$ — DUVIGNEAUD 1974, 1980, 1988), a to se stává limitujícím faktorem pro primární produkci fytoceenóz. Rozvrstvení vod podle stoupajícího obsahu živin směrem do hloubky je rušeno mořskými proudy, a to především vzestupnými proudy, které vynášejí k hladině minerální živiny (upwelling) a působí mimořádně vysokou biologickou produktivitu.

Ve sladkých vodách se s podobným rozvrstvením koncentrace minerálních živin lze setkat jen zřídka. Avšak variabilita jejich obsahu je i zde ekologicky velmi významná. Již v minulosti byly sladké vody rozlišeny podle obsahu živin do těchto kategorií:

1. Eutrofní vody — jsou bohaté na minerální živiny a vyznačují se intenzivním rozvojem planktonu, který jim dává často zelenavý zákal. Vyskytují se zpravidla v nižších polohách v relativně mělkých nádržích, které se snáze prohřívají a které bývají obohacovány živinami splavovanými z okolí.

2. Oligotrofní vody — mají povšechně nízkou koncentraci minerálních živin a nižší hustotu a produkci planktonu. Rozlišují se oligotrofní vody chudé nebo bohaté na vápník. Tyto vody vytvářejí jezera většinou v horách (často ledovcového původu) a vykazují nízkou teplotu díky napájení vodou z tajícího sněhu.

3. Dystrofní vody — jsou rovněž chudé na minerální živiny a na vápník; vyšší obsah koloidních humusových látek jim dává hnědavé zbarvení a silně kyselou reakci. Vytvářejí jezírka na vrchovištích, která osídlují specializované řasové cenózy.

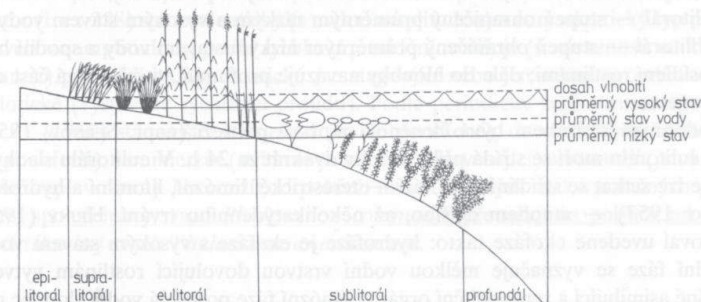
V poslední době dochází k eutrofizaci vod zejména v silně zalidněných územích. Příčinou je jednak splach umělých hnojiv z polí, jednak vyšší množství solí dusíku a fosforu i organických látek, které přicházejí v odpadních vodách velkých měst a průmyslových podniků. V eutrofizovaných vodách nastává bouřlivý růst fytoplanktonu, jehož zbytky, nedostatečně oxidované, se hromadí, hnijí a činí vodu hygienicky závadnou nejen v nádržích, ale i v tocích.

8.4.3 Ekologické jevy na rozhraní vodního a suchozemského prostředí

Rozhraní mezi vodním a suchozemským prostředím tvoří břeh. Podél něho se vytváří pobřeží, kde dochází k interakcím mezi vodním a suchozemským prostředím. Pokles zemského povrchu pod vodní hladinu vytváří ekologický gradient,

který vyvolává zonaci rostlinných společenstev, jež závisí též na sklonu a na geologickém složení pobřeží. Schematické znázornění zonace společenstev v našich sladkovodních nádržích ukazuje obr. 105.

Ekologické jevy na pobřeží se však většinou neomezují pouze na uvedený jednoduchý ekologický gradient. Podílí se na nich též periodické či epizodické kolísání vodní hladiny, její vlnění a vodní proud.



Obr. 105. Schematické znázornění ekologické řady (zonace) rostlinných společenstev na pobřeží sladkovodních nádržích střední Evropy a členění pobřeží na vegetačně limnologické stupně (J. Moravec).



Obr. 106. Zonace vegetace na pobřeží rybníka (foto F. Kotlaba).

Pobřeží stojatých vod bývá označováno souborně termínem litorál. V jeho rámci jsou u sladkých vod rozlišovány tyto vegetačně limnologické stupně (NEUHÄUSL 1960 a NEUHÄUSL et NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1969 — obr. 106):

epilitorál — stupeň pobřeží nad úrovní záplav a bez přímého ovlivnění vodou nádrže,

supralitorál — stupeň nad úrovní záplav, avšak ovlivňovaný příbojem či vodou rozprášenou z vlnobití (vytváří se hlavně na skalnatých pobřežích),

eulitorál — stupeň ohraničený průměrným nízkým a vysokým stavem vody.

sublitorál — stupeň ohraničený průměrným nízkým stavem vody a spodní hranicí osídlení rostlinami; dále do hloubky navazuje profundál, tj. hlubinná část dna bez vegetace.

Podobným způsobem bývá členěno i mořské pobřeží (např. SERNOW 1958).

V eulitorálu moří se střídá příliv a odliv dvakrát za 24 h. V eulitorálu sladkých vod se lze setkat se střídáním ekofází — terestrické, limózní, litorální a hydrofáze (HEJNÝ 1957) — mnohem delšího, až několikátýdenního trvání. HEJNÝ (1957) definoval uvedené ekofáze takto: hydrofáze je ekofáze s vysokým stavem vody; litorální fáze se vyznačuje mělkou vodní vrstvou dovolující rostlinám vytvořit vzdušné asimilující a reprodukční orgány; limózní fáze postrádá vodní sloupec nad povrchem půdy, ta je však zcela nasycena vodou; v terestrické fázi má hlavní roli vodní režim půdy.

Pobřeží tekoucích vod (obr. 107) bývá označováno termínem ripál (GESSNER



Obr. 107. Pobřeží vodních toků (ripál) tvoří stanoviště specifických rostlinných společenstev — Váh u Šály (foto F. Kotlaba).

1955: 285) a bývá členěno na ripál v užším smyslu, omezený průměrným nízkým a vysokým stavem vody, a subripál, který navazuje pod čarou průměrného nízkého stavu vody a sahá až ke spodní hranici výskytu společenstev svazu *Batrachion fluitantis* (KOPCEKÝ 1966). Pobřeží tekoucích vod je ovlivňováno: 1. typem průtokového režimu toku, 2. amplitudou kolísání vodní hladiny, 3. intenzitou proudění vody a charakterem erozní akumulárního procesu. KOPCEKÝ (1969) používá tato kritéria k podrobnějšímu členění pobřežních ekotopů. Podle kolísání vody rozlišuje autor (l. c.: 328) stenosaletický (s malou amplitudou) a euryaletický typ pobřeží (s velkou amplitudou), podle rychlostí proudění rozlišuje (v návaznosti na Thienemannna) pobřežní okrsy lenitické (se stagnující nebo jen mírně proudící vodou) a lotické (vystavené rychlému proudu). Podle periodicity zaplavení rozlišuje KOPCEKÝ (1969) stanoviště submerzní (trvale ponořená), demerzní (jen krátkodobě neponořená), semimerzní (střídavě ponořená a vysychající) a emerzní (jen krátkodobě zaplavovaná). Na rozdíl od pobřeží našich stojatých vod, význačných především společenstvy svazu *Phragmites communis*, převažují na pobřeží tekoucích vod rákosiny svazu *Phalaridion arundinaceae*.

8.5 Antropo-zoogenní faktory

Pod pojmem antropo-zoogenní faktory jsou zahrnuty vlivy, kterými na vegetaci působí živočichové (hlavně domácí zvířata) a člověk, kteří tvoří integrální součást ovlivněných biocenóz, jako např. zooedafon a další merocenózy či taxocenózy. Proto je na tyto vlivy pohlíženo jako na „vnější“ vlivy a jsou zahrnovány do „vnějšího“ prostředí společenstev.

V době před vznikem člověka působili živočichové jako vnější ekologický (zoogenní) faktor jen lokálně, např. v okolí napajedel, k nimž přicházela zvěř, nebo na hromadných hnízdištích ptáků, a to zvýšeným okusem rostlin, sešlapáváním a hromaděním výkalů.

Člověk tvořil zpočátku součást přirozených ekosystémů tak jako zvěř. Během paleolitu žil v nepočetných skupinách a živil se sběrem jedlých částí rostlin, lovem a rybolovem v různých biocenózách svého okolí a určité biocenózy vyhledával pro táboření. V té době býložravci ovlivňovali vegetaci v přirozené míře a jejich počet byl omezen masožravci jako dříve. K zásadní změně došlo na začátku neolitu, kdy se člověk naučil pěstovat první plodiny (obilí a luštěniny) a ochočil první domácí zvířata. Od této doby začal člověk působit na vegetaci jak prostřednictvím domestikovaných zvířat (pastvou), tak pomocí ohně a nástrojů (sekery, později kosa a zemědělských strojů), a konečně i nepřímo změnami prostředí fytocenóz a zemědělských kultur (orbou, závlahami, hnojením). Tak byla původní přírodní společenstva postupně zatlačena, avšak současně vznikala nová náhradní společenstva pastvin, luk, polí a rumišť. Téměř až do poloviny našeho století bylo působení člověka na vegetaci maloplošné a lokální. Industrializací a chemizací zemědělství a stále stoupajícím vlivem imisí se člověk stal globálním ekologickým faktorem,

který v kulturních krajinách již přivodil zánik řady rostlinných společenstev a další společenstva vážně ohrožuje (MORAVEC et al. 1983).

8.5.1 Okus rostlin

Okus rostlin býložravci pravděpodobně nevyvolával v přírodních biocenózách změny fytoceenóz, pokud stav býložravců byl regulován masožravci. Výrazněji se mohl uplatnit pouze v místech jejich občasného nahromadění (např. v okolí napajedel) či přemnožení (i náletem z dálky — např. kobylky).

8.5.2 Sešlapávání

Sešlapávání bylo asi prvním významnějším zoogenním faktorem, který před příchodem člověka mohl vyvolat místní změny ve vegetaci. Intenzivní sešlapávání působí ztuhnutí půdy a porušuje vegetační kryt, což může vyústit až v obnažení půdy. Vliv sešlapávání vzrostl se vznikem trvalých lidských sídel. V těchto sídlech i podél cest se vytvořila specifická společenstva snázející sešlapávání (např. svaz *Polygonion avicularis* — obr. 108).



Obr. 108. Na sešlapávaných místech se vytvářejí společenstva svazu *Polygonion avicularis* (foto J. Moravec).

8.5.3 Hromadění výkalů

S výjimkou hromadných hnízdišť ptáků již nelze získat přesnější obraz o působení tohoto faktoru na vegetaci v minulosti. V omezené míře působil i v přírodě člověkem nedotčené pravděpodobně v okolí napajedel a na nocovištích stád kopytníků. Dnes se tento faktor uplatňuje hlavně v horských pastvinářských oblastech, kde jsou ovlivňovány plochy, na nichž zvířata nocují. Obohacování půdy dusíkatými látkami zde podmiňuje vznik specifických nitrofilních společenstev (např. svaz *Rumicion alpini* — obr. 102).

8.5.4 Pastva domestikovaných zvířat

Pastva domácích zvířat představuje záměrnou lidskou činnost již od neolitu. Nepříliš intenzivní pastva ovlivňuje selektivně druhové složení společenstev. Jsou potlačovány druhy dobyt看 vyhledávané, což umožňuje expanzi rostlin, které nejsou spásány (obr. 109) nebo alespoň přežítí některých druhů, které by jinak neobstály v konkurenci s ostatními. Nadměrná pastva však vede k porušení vegetačního krytu a k obnažení půdy. Nadměrnou pastvou byla zasažena rozsáhlá území již v prehistorii a zdá se, že díky jí vznikla v neolitu během ca 2000 let největší poušť světa — Sahara.

8.5.5 Používání ohně

Záměrné používání ohně se brzy přidružilo k pastvě s cílem rozšířit pastviny na úkor lesů a křovinných formací. V tropických a subtropických oblastech tak vznikly druhotné savany a v oblastech mírnějšího klimatu se druhotně rozšířily plochy stepí a prérií. Pastevci však používali (a místy ještě používají) oheň i ve stepních společenstvech semiaridních oblastí k vyvolání růstu nové fyto-masy pro svá stáda.

8.5.6 Mýcení lesů

Již primitivní kamenná sekera umožnila neolitickému člověku boj s lesem v humidnějších oblastech, kde založení požáru nebylo tak snadné. Vykácení lesa umožňuje vznik pasekových společenstev, která mohou být následována dalšími stadii regenerace lesa, pokud po vykácení nedojde k erozi půdy či jiným lidským zásahům. Lesy jsou nesterpně citlivé vůči tomuto zásahu a jsou jím ohroženy v různém stupni. Například mýcení lesů ve Středomoří již za římské říše vyvolalo erozi půdy a degradaci rozsáhlých oblastí (vznik krasu).

8.5.7 Orba

K primitivnímu obdělávání půdy došlo již v neolitu; následkem toho bylo odstranění společenstev tvořených převážně trvalými rostlinami a vznik náhradních plevelových společenstev — většinou jednoletých rostlin — na obdělávané půdě. Orba



Obr. 109. Působení pastvy na vegetaci: nahoře — šíření nepoživatelného jalovce (foto D. Blažková),
dole — okusové formy listnatých dřevin (foto F. Kotlaba).

primitivním dřevěným hákem byla mělká a nepotlačila plně vytrvalé druhy východních fytoocenóz; mnoho jich znovu vyrůstalo z podzemních orgánů mezi pěstovanou plodinou. Teprve vynález pluhu umožnil vznik plevelových společenstev, jak byla popsána před zavedením herbicidů (u nás třída *Secalietea*).

V současné době se jako ekologický faktor neuplatňuje pouze orba sama. Agrotechnika vytváří spolu s osevními postupy velmi proměnlivé a dynamické prostředí s cyklickými jevy, které se KROPÁČ et al. (1971) pokusili definovat pomocí agro-ekofází, agro-ekoetap a agro-ekocyklů.

8.5.8 Hnojení

Výnosy prvotních zemědělců byly zcela závislé na zásobách minerálních živin v půdě a na jejím vodním režimu. Proto bylo nutné opouštět pole, která po několika sklizních již nedávala dostatečnou úrodu, a zakládat nová. Dnes lze jen těžko říci, kdy zemědělci začali svá pole hnojit, aby udrželi jejich úrodnost. Snad k tomu byli podníceni pozorováním bujného růstu rostlin na místech hromadění výkalů dobytka paseného na úhorech. Po dlouhou dobu byla používána přirozená hnojiva, tj. hlavně živočišné výkaly, která nejen vracela polím živiny odebrané ve sklizni, ale obohacovala je i o organické látky. Až v minulém století byla na základě pokusů LIEBIGA (1840) zavedena minerální hnojiva vyráběná chemickou cestou. Jejich používání bez organických hnojiv vede k úbytku organických látek v půdě, k „hladovění zoedafonu“ a k degradaci půdy.

8.5.9 Závlahy a odvodňování

Pravděpodobně současně s hnojením začali zemědělci v sušších oblastech zvyšovat úrodu plodin pomocí závlah. V Egyptě je k tomu zřejmě vedla zkušenost s blahodárnými záplavami Nilu a podobně tomu bylo asi i v Mezopotámii. Závlahy však neovlivňují vegetaci pouze přímo, ale i nepřímo změnami v půdě, které mohou být i nepříznivé (např. zasolení půd vzlínající vodou v aridních oblastech).

K odvodňování zamokřených pozemků sáhl člověk pravděpodobně mnohem později, a to v humidnějších oblastech. Týkalo se to zpočátku především luk, neboť pole byla zakládána na nepodmáčených plochách. Odvodnění však umožnilo rozšíření polí i do údolních poloh.

8.5.10 Kosení

Primitivní srpy, které sloužily k žatvě obilí, byly asi jen v omezené míře používány k získávání píce pro dobytek. Proto se chov dobytka opíral dlouhou dobu hlavně o pastvu. Rozvoj luk nastal až díky vynálezu kosy (ELLENBERG 1982: 59). Kosení je významný antropogenní faktor, na němž závisí existence lučních společenstev v lesních zónách. Kosení působí jinak než pastva, jelikož odstraní na celé ploše naráz

prakticky všechny asimilační orgány přítomných rostlin. Tím jsou potlačeny druhy neschopné regenerace, především dřeviny. Pravidelné kosení přispívá svým stejnoměrným vlivem ke zvýšení homogenity lučních fytoocenóz.

Lučním rostlinám kosení neškodí a u některých (hlavně trav) dokonce podporuje vegetativní růst a šíření. Tyto druhy pak potlačí i řadu těch rostlin, kterým jinak kosa neškodí. Kosení však působí i podle toho, kdy k němu dojde a je-li louka kosena jednou nebo dvakrát ročně. Na nehnojených pozemcích se zpravidla setkáváme s jednosečnými loukami; dvakrát do roka bývají koseny jen dobře hnojené louky (nebo louky pravidelně zaplavované). Přechodný typ představují louky, na nichž je seno sklízeno senosečí a otava spásána (Mähweiden).

8.5.11 Těžba dřeva a obnova lesů

Žďářením a mýcením lesů získal člověk bezlesá území pro zemědělství a sídla. Avšak zbývající lesy nezůstaly ušetřeny lidských zásahů. Kromě lesní pastvy to byla hlavně těžba dřeva, která ovlivňovala lesy po staletí. Stoupající spotřeba palivového dříví vedla ke zkrácení obmýtní doby a vzniku pařezin zmlazujících se kořenovými výmladky (u nás zejména habr, duby a lípy — obr. 110). Proto člověk ponechával obnovu lesů dlouho v rukou přírody. Tím zpočátku nedocházelo k velkým změnám ve složení stromového patra pařezin, avšak bylinné a keřové patro bylo obohaceno



Obr. 110. Smíšená pařezina vzniklá výmladkovým hospodařením (foto D. Blažková).



Obr. 111. Zánik původního půdního povrchu a porušení půdního profilu při stavebních pracích (foto J. Moravec).

o řadu světlomilných druhů. Zmlazování dubu, popř. jeho výsadba byla podporována v oblastech, kde žaludy sloužily jako krmivo pro vepře. Odlesnění umožnilo nálet semen méně náročných anemochorních dřevin (borovice, břízy, ve vyšších polohách smrku), které často předčily ve zmlazování původní listnaté dřeviny (např. buk).

Vliv člověka na druhové složení lesů zesílil radikálně v minulém století, kdy lesníci začali cílevědomě vysazovat jehličnaté dřeviny (hlavně borovici a smrk) v podobě monokultur na polohách dřívějších listnatých nebo smíšených lesů. Vlivem těchto monokultur se měnilo bylinné patro, a to tím více, čím častěji byla monokultura opakována po těžbě holosečí.

8.5.12 Stavební činnost

Tato činnost se dlouho omezovala na oblast sídel a až v našem století začala podstatněji ovlivňovat okolní krajinu. Člověk přitom působí na vegetaci hlavně technickými úpravami terénu, přemísťováním zemin a obnažováním podloží (obr. 111). Část dosavadních společenstev přitom zcela zaniká, část je více či méně porušena a jejich nestabilní torza se stávají východiskem sekundární sukcese, podobně jako obnažené plochy. Vegetace, která se utváří na místech ovlivněných

intenzivní stavební činností, je tvořena v podstatě ruderními společenstvy, která v průběhu sekundární sukcese ustupují společenstvům vytrvalých rostlin, pokud celá plocha nebyla uměle rekultivována.

8.5.13 Použití pesticidů

Až do poloviny našeho století používalo zemědělství postupy zavedené dávno v minulosti. Industrializace zemědělství si vynutila vytvoření velkoplošných lánů, jednotně obhospodařovaných, a spolu s ní se vynořila nutnost účinného boje jak proti plevelům, tak proti živočišným škůdcům. Moderní chemický průmysl poskytl zemědělcům účinné chemické prostředky — pesticidy, které byly brzy použity i v lesnictví, aniž si kdo uvědomil, že by to mohlo mít vážné následky dokonce i pro člověka. V boji proti plevelům byly nasazeny herbicidy potlačující selektivně některé skupiny rostlin — např. dvouděložné. To vedlo k závažné změně dosavadních plevelových společenstev a k zaplevelení polí druhy odolnými proti použitým herbicidům. Herbicidy byly a jsou používány i proti ruderní vegetaci, např. podél komunikací a v železničních uzlech.

8.5.14 Vliv imisí

Emise, tj. látky, které průmysl, ale též motorová vozidla vypouštějí do ovzduší, se dostávají do životního prostředí vegetace (pak jsou označovány jako imise) a představují nejmodernější antropogenní faktor, který přestal mít jen lokální význam a stal se celosvětovým ohrožením životního prostředí vegetace. Na význam přírodní lesní vegetace pro ochranu přírodního prostředí před kyselými imisemi upozorňuje ELLENBERG et al. (1986). Vzhledem k tomu je vlivu imisí na vegetaci věnována zvláštní stať (viz 13.4).

9 FUNKCE FYTOCENÓZ A JEJICH SLOŽEK V PROVOZU EKOSYSTÉMŮ

Existence života, tedy i rostlinného, na Zemi je dána její výhodnou polohou ve sluneční soustavě. energii pro téměř veškerý život na Zemi poskytuje sluneční záření — přímo či nepřímo (viz 8.2.2); proto se i tato kapitola zabývá především popisem toho, jakou bilanci slunečního záření a tepla rostlinný kryt vykazuje a jak využívá toho podílu slunečního záření, který rostliny poutají v procesu fotosyntetické produkce organické hmoty.

9.1 Radiační a tepelná bilance rostlinného krytu

Rostlinný kryt podstatně mění radiační, a v důsledku toho i teplotní poměry na zemském povrchu, především svojí hustotou a dalšími strukturními charakteristikami (viz 8.2.8). Bilance záření a tepla ve vegetaci tvoří samostatnou problematiku v ekologické energetice a také v bioklimatologii, neboť je určující pro mikroklimatické podmínky a do značné míry i pro vodní bilanci ploch porostlých vegetací. Sluneční záření dopadající na zemský povrch pohlcují rostliny a ozářený povrch půdy nebo vody. Pohlcování slunečního záření představuje energetický zisk; energetickou ztrátu znamená zpětné vyzařování tepelného záření o vlnové délce 3 až 100 μm (viz 8.2.2). Bilance záření (radiační bilance) při povrchu půdy nebo porostu (Q_1) se vypočte jako součet bilancí záření krátkovlnného (0,3 až 3 μm — Q_K) a dlouhovlnného (3 až 100 μm — Q_D):

$$Q_1 = Q_K + Q_D.$$

Přitom $Q_K = R_p + R_d - R_r$; $Q_D = R_a - R_g$; R značí okamžité zářivé toky: R_p — přímého slunečního záření, R_d — difúzního záření oblohy a oblaků, tedy odraženého a rozptýleného slunečního záření, R_r — odraženého krátkovlnného záření, tzv. albeda, charakteristického pro různé typy povrchů (u zelené vegetace bývá albedo 10 až 20 % dopadajícího záření), R_a — zpětného tepelného záření z atmosféry, R_g — dlouhovlnného tepelného záření ze substrátu, tj. půdy, skály, vody apod.

Celková radiační bilance nějakého místa na zemském povrchu je kladná, pokud v ní převažuje krátkovlnná příjmová složka, tedy po větší část dne. Zápornou se tato bilance stává, převládá-li dlouhovlnná výdejová složka. Rostliny pochopitelně mohou žít jen tehdy, je-li celková radiační bilance za 24 h kladná: získaná energie

se využívá na výpar vody, ohřev rostlin, vzduchu, půdy a vody a také na fotosyntetickou produkci rostlin (tab. 21). Základní vztahy shrnuje rovnice energetické (či tepelné) bilance porostu, resp. celé biocenózy:

$$Q_1 + Q_M + Q_F + Q_G + Q_H + Q_E = 0.$$

Každý ze členů rovnice může být buď kladný nebo záporný. Q_1 zde znamená bilanci záření, definovanou v předchozím textu. Q_M znamená výměnu energie při metabolismu rostlin, tj. při fotosyntéze (spotřeba energie) a dýchání (výdej energie). Tyto energetické toky se podílejí na celkové energetické bilanci biocenózy nanejvýše několika procenty. Q_F je výměna tepla mezi prostředím a fytomasou; za některých podmínek se mohou ozářené části rostlin přehřívat proti okolnímu prostředí, zejména při málo intenzivní transpiraci, a přijaté teplo vydávat jednak současně, jednak i později. Mohutné rostlinné orgány také mohou po ochlazení, např. nočním, postupně do okolí vyzařovat teplo, získané z okolního prostředí; v tom zčásti spočívá zmírňující vliv lesa na noční minimální teploty. Q_G je výměna tepla mezi atmosférou a půdou (vodou a dnem); její intenzita závisí nepřímo na hustotě vegetačního krytu, popř. opadu nebo na tloušťce sněhové pokrývky, přímo na vlhkosti půdy, na jejím zbarvení, dále na orientaci a sklonu svahů vůči zdánlivé dráze Slunce na obloze. Obecně řečeno: půda (voda) přijímá teplo ve dne a vydává je v noci. Q_H a Q_E jsou členy rovnice, popisující výměnu tepla mezi porostem a atmosférou; Q_H je výměna pocitového tepla vedením a konvekcí. Při distribuci získaného tepla v porostu působí především konvekce vzduchu (nebo vody) a vítr ji pochopitelně urychluje. Q_E je výměna latentního tepla při výparu a transpiraci vody do ovzduší (spotřeba tepla) anebo při kondenzaci vodní páry na povrchu rostlin a půdy (výdej tepla). Q_E je součin rychlosti výparu a transpirace (evapotranspirace) E a latentního tepla výparu vody L ($= 2,4$ až $2,5 \text{ kJ} \cdot \text{g}^{-1}$).

Výpar, resp. evapotranspirace se často vypočítává ze zjednodušené rovnice tepelné bilance, se zanedbáním méně podstatných členů:

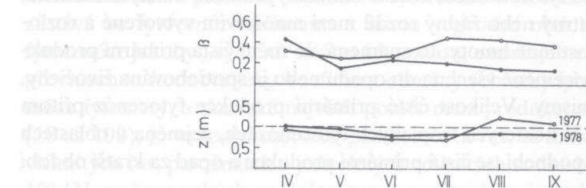
$$Q_1 - Q_H - Q_G - LE = 0.$$

Poměr mezi dvěma kvantitativně nejvýznamnějšími položkami tepelné bilance

Tab. 21. Průměrné hodnoty vybraných klimatických faktorů a složek tepelné bilance v mokřadním ekosystému „Mokré Louky“ u Třeboně za období duben až listopad 1977 (PRIBAN et ONDOK 1980)

Vzdušná teplota	11,7 °C
Relativní vzdušná vlhkost	85,1 %
Celkové dopadlé krátkovlnné záření	13,7 MJ m ⁻² d ⁻¹
Radiační bilance	7,7 MJ m ⁻² d ⁻¹
Teplo na ohřev ovzduší	1,9 MJ m ⁻² d ⁻¹
Teplo na výpar	5,6 MJ m ⁻² d ⁻¹
Odvod tepla do půdy a vody	0,2 MJ m ⁻² d ⁻¹

Q_H/LE (Bowenův poměr) s jistým zjednodušením charakterizuje souhrnně mikroklima a výdej vody. V zapojených porostech dobře zásobených vodou se převážná část tepelné bilance spotřebovává na evapotranspiraci, menší část na ohřev ovzduší a půdy (obr. 112).



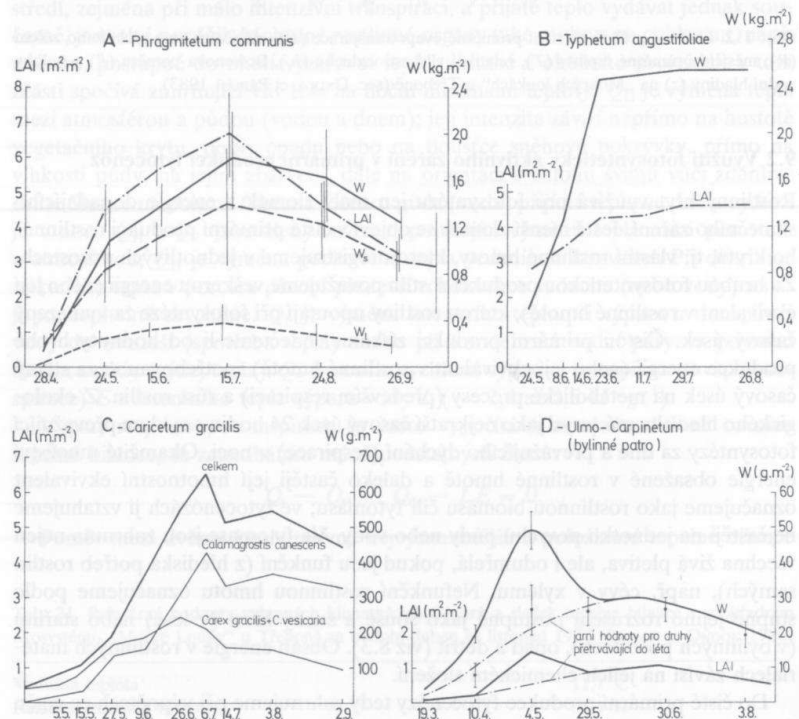
Obr. 112. Sezónní průběh měsíční průměrné evapotranspirace (E), měsíčních sum globálního záření (R), měsíční průměrné teploty (T), relativní vlhkosti vzduchu (h), Bowenova poměru (β) a polohy vodní hladiny (z) na „Mokrých loukách“ u Třeboně (sec. ONDOK et PRIBAN 1983).

9.2 Využití fotosynteticky aktivního záření v primární produkci fytocenóz

Rostlinný kryt využívá pro fotosyntézu jen malý zlomek z energie dopadajícího slunečního záření. Ještě menší zlomek se objeví v čisté primární produkci rostlinného krytu, tj. vlastní rostlinné hmoty, kterou registrujeme v jednotlivých porostech. Za hrubou fotosyntetickou produkci rostlin považujeme veškerou energii (nebo její ekvivalent v rostlinné hmotě), kterou rostliny upoutají při fotosyntéze za vymezený časový úsek. Čistou primární produkci získáme, odečteme-li od hodnoty hrubé produkce energii (nebo její ekvivalent v rostlinné hmotě) spotřebovanou za stejný časový úsek na metabolické procesy (především respiraci) a růst rostlin. Z ekologického hlediska má smysl jako nejkratší časový úsek 24 hodin s cyklem převažující fotosyntézy za dne a převažujícího dýchání (respirace) v noci. Okamžité množství energie obsažené v rostlinné hmotě a daleko častěji její hmotnostní ekvivalent označujeme jako rostlinnou biomasu čili fytomasu; ve fytocenózách ji vztahujeme nejčastěji na jednotku povrchu půdy nebo vody. Ve fytomase jsou zahrnuta nejen všechna živá pletiva, ale i odumřelá, pokud jsou funkční (z hlediska potřeb rostlin samých), např. cévy v xylému. Nefunkční rostlinnou hmotu označujeme podle stupně jejího rozrušení postupně jako souše a suchý klest (v lese) nebo stařinu (v bylinných porostech), opad a detrit (viz 8.3). Obsah energie v rostlinných materiálech závisí na jejich chemickém složení.

Do čisté primární produkce fytocenózy tedy zahrnujeme při výpočtech ze změn fytomasy každodenní přírůstky zvětšené o každodenní opad. V praxi odhadujeme tyto hodnoty jako průměry, vypočtené z rozdílů ve hmotnosti živé a čerstvě odumřelé rostlinné hmoty, zjišťovaných v intervalech několika dnů až týdnů. Přírůst fytomasy ve fytocenóze za rok představuje celoroční bilanci mezi kumulativní roční čistou primární produkcí a její spotřebou na opad, na žír živočichů a na ztráty

živých částí, vzniklé mechanickým poškozením rostlin. Případnou sklizeň hospodářsky využitelných částí rostlin si člověk bere z ročního přebytku produkce při kladné bilanci. Ve fytocenózách vzniká přebytek produkce nad spotřebou organické hmoty hlavně v počátečních až středních sukcesních stadiích (zejména v sekundární sukcesi). V mnoha fytocenózách, zvláště klimaxových nebo blízkých klimaxu, zaznamenáme jen nepatrný nebo žádný rozdíl mezi množstvím vytvořené a rozložené či spotřebované rostlinné hmoty; to znamená, že roční čistá primární produkce přejde během roku víceméně všechna do opadu nebo je spotřebována živočichy, houbami a mikroorganismy. Velikost čisté primární produkce fytocenóz přitom může být velmi různá. V některých tropických fytocenózách, zejména v oblastech bez výrazné sezónního podnebí, se čistá primární produkce a opad za kratší období



Obr. 113. Sezónní průběh hmotnosti sušiny nadzemní fytomasy (W — celkové, W_L — listových čepelí, W_S — stonků s listovými pochvami, popř. květenstvími, v kg, resp. g, na m^2 porostu) a pokryvnosti listoví (LAI v m^2 plochy čepelí na m^2 porostu) některých rostlinných společenstev (A a B sec. DYKJOVÁ et KvĚT 1978, C sec. NOVÁK 1977, D sec. KvĚT 1962 ms.). Pozn.: svislé úsečky vyjadřují směrodatné odchylky průměrných hodnot.

dokonce přibližně rovnají, takže množství jak živé fytomasy, tak stařiny a opadu zůstávají v porostech celkem stálá. Příklady sezónních průběhů fytomasy některých fytocenóz a porostů jsou zachyceny na obr. 113.

Mezi různými typy rostlinných společenstev jsou také velké rozdíly v poměru mezi roční čistou primární produkcí a fytomasou a ve stálé zásobě fytomasy, která zůstává ve fytocenóze přítomna i mimo vegetační období. Dobu, za níž se ve fytocenóze jakoby „vymění“ veškerá fytomasa, označujeme jako dobu obměny; její převrácenou hodnotu jako koeficient obměny (obratu) fytomasy. Nejrychlejší obměna fytomasy, a tím také největší poměr mezi produkcí a průměrnou fytomasou (10 až 100), je ve společenstvech planktonních řas, za nimi následují společenstva vláknitých řas, parožnatků a jednoletých cévnatých vodních rostlin (obvykle 1,5 až 10). V suchozemských společenstvech s převahou jednoletých rostlin je poměr mezi roční čistou primární produkcí a průměrnou fytomasou již dosti těsný (2 až 6); vztáhneme-li roční produkci k sezónnímu maximu fytomasy — což má smysl hlavně u porostů s výrazným sezónním fenologickým rytmem — je poměr jejich roční produkce k fytomase zpravidla mezi 1,1 a 1,5. Nejmenší poměr mezi čistou primární produkcí a fytomasou je pochopitelně v lesních společenstvech a po nich ve společenstvech vytrvalých bylin.

Suchozemské klimaxové fytocenózy nebo jim blízké, tvořené vytrvalými bylinami anebo dřevinami, vytvářejí energetické zásoby v podobě živé anebo odumřelé a nerozložené organické hmoty. Tato energetická i látková „konzerva“ je jakousi zárukou stability fytocenózy při výkyvech vnějšího prostředí, popř. zajišťuje její obnovu po silnějším narušení (disturbanci). Lesní fytocenózy mají tuto zásobu hlavně v dřevní hmotě, ale také v opadance a půdním humusu. Podobně je tomu u většiny fytocenóz vytrvalých bylin, kde nejdůležitější a nejpohotověji dostupná energie je v zásobních látkách, hlavně v podzemních vytrvalých orgánech. Ve fytocenózách limitovaných nedostatkem minerálních živin (oligotrofních) je značná část odumřelé rostlinné hmoty (a energie v ní) téměř trvale (z hlediska provozu a existence fytocenózy) pevně vázána ve hromadícím se surovém humusu anebo rašelině.

Tab. 22 podává celkový obraz o čisté primární produkci, biomase (z převážné části ji tvoří fytomasa) a vazbě energie v hlavních typech ekosystémů naší Země. Tab. 23 udává některé účinnosti využití energie globálního záření, dopadlého za vegetační období, pro tvorbu čisté primární produkce. Většina účinností leží v rozmezí 0,1 a 1 %. Pro celou Zemi se odhady čisté primární produkce (ČPP), průměrných hodnot dopadlého globálního záření a účinností jeho využití (η) pohybují v těchto rozmezích (podle různých autorů: LIETH et WHITTAKER 1975; RODIN, BAZILEVICH et ROZOV 1975):

- Moře — (plocha $361 \cdot 10^6 \text{ km}^2$): záření $1,4 \cdot 10^{21} \text{ J}$; ČPP 42 až $55 \cdot 10^{12} \text{ kg}$ sušiny, tj. 0,70 až $0,93 \cdot 10^{18} \text{ J}$; $\eta = 0,05$ až $0,007 \%$.
- Souš — (plocha $149 \cdot 10^6 \text{ km}^2$): záření $0,6 \cdot 10^{21} \text{ J}$; ČPP 100 až $117,5 \cdot 10^{12} \text{ kg}$ sušiny, tj. 1,8 až $2,1 \cdot 10^{18} \text{ J}$; $\eta = 0,3$ až $0,35 \%$.

Tab. 22. Přehled roční čisté primární produkce (ČPP) v biotěře, vyjádřené v hmotnosti rostlinné sušiny, v energetických jednotkách a v procentech celkové produkce biosféry a souše nebo moře s uvedením rozlohy, jež zaujímají různé typy ekosystémů (v 10^6 km^2 a v % souše či moře). Též je uvedena biomasa přítomná v jednotlivých typech ekosystému v kg sušiny na 1 m^2 (rozmezí a průměry) a celkově, sec. LARCHER (1984) aj.

Ekosystémy souše	A1	A2	B1/B2	B3	C	D1	D2	E1	E2
Lesy celkem	50	33,56	—	81,6	—	—	1543,3	6—200	1650
Tropický deštný les	17,0	11,41	1,0—3,5/2,8	47,4	17,2	48,15	818,6	6—80/45	765
Deštný les sezónní	7,5	5,03	1,6—2,5/1,75	13,2	17,6	31,0	232,4	6—60/35	260
Polopodpadavý tropický les	7,0	4,70	0,4—2,5/1,0	7,0	19,3	19,3	134,8	—	—
Mediterránní les a macchie	1,5	1,01	0,25—1,5/0,8	1,2	20,5	16,3	24,7	6—200/35	175
Smíšený les mírných zón	5,0	3,36	0,6—2,5/1,0	5,0	20,1	19,7	98,4	6—60/30	210
Boreální jehličnatý les	12,0	8,05	0,3—1,2/0,65	7,8	19,3	12,6	150,7	6—40/20	240
Lesostepi a lesní savany	7,0	4,70	0,2—1,0/0,6	4,2	19,3	11,7	82,1	2—20/6	50
Křovinné formace	26	17,45	—	2,6	—	—	46,1	—	18
Tundra	8,0	5,37	0,06—1,3/0,16	1,3	18,8	2,9	23,4	0,1—3/0,6	5
Polopouště	18,0	12,08	0,01—0,25/0,07	1,3	18,8	1,25	22,6	0,1—4/0,7	13
Travninné ekosystémy	24	16,10	—	19,2	—	—	321,6	—	74
Tropická travinná savana	15,0	10,07	0,2—2,9/0,8	12,0	16,75	13,4	201,0	0,2—15/4	60
Stepi, pastviny a louky	9,0	6,04	0,07—1,3/0,83	7,2	16,75	13,4	120,6	0,2—5/1,6	14
Pouště	24	16,10	—	0	—	—	0,4	0—0,2/0,02	0,5
Suchá poušť	8,5	5,70	0—0,01/0,003	0	18,8	0	0,4	—	—
Polární a ledová poušť	15,5	10,40	0—0,001/0	0	0	0	0,0	—	—
Obdělávané plochy	14	9,40	0,1—4,0/0,65	9,1	17,2	11,3	138,3	0,4—12/1	14
Sladké vody	4	2,68	—	5,0	—	—	89,6	—	30,05
Mokřady	2,0	1,34	0,8—4,0/2,0	4,0	17,2	35,2	70,3	3—50/15	30
Jezera a tekoucí vody	2,0	1,34	0,1—1,5/0,5	1,0	18,8	9,6	19,3	0—0,1/0,02	0,05
Součet pro souši	149	100	—	121,7	—	—	2241,3	—/12,2	1837

Pokračování tabulky 22.

Ekosystémy moří	A1	A2	B1/B2	B3	C	D1	D2	E1	E2
Otevřený oceán	332,0	92,00	0,002—0,4/0,13	41,5	20,5	2,5	834,05	0—0,005/0,003	1,0
Pásmo vzestupných proudů	0,4	0,11	0,4—0,6/0,5	0,2	20,5	10,5	4,2	0,005—0,1/0,02	0,008
Seřfová moře	26,6	7,37	0,2—0,6/0,36	9,2	18,8	6,7	180,5	0,001—0,04/0,001	0,27
Chaluby	0,6	0,16	0,5—4,0/2,0	1,2	18,8	37,7	15,1	0,04—4/2	1,2
Brakické vody a mokřady	1,4	0,39	0,5—4,0/1,8	2,5	18,8	33,9	47,3	0,01—4/1	1,4
Součet pro moře	361	100%	0,002—4,0/0,161	550	—	—	1081,1	—/0,01	3,9
Součet pro biosféru	510	100%	—	176,7	—	—	3322,4	3,6	1841

Vysvětlení k záhlaví tabulky: A1 — rozloha v 10^6 km^2 , A2 — rozloha v % souše či moře, B — roční čistá primární produkce: B1/B2 — rozmezí/průměr, obojí v $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$, B3 — celkem v 10^{12} kg , C — energie v sušině v $\text{kJ} \cdot \text{g}^{-1}$, D — roční vazba energie v ČPP; D1 — průměr v $10^6 \text{ J} \cdot \text{m}^{-2}$, D2 — celkem v 10^{18} J , E — biomasa: E1 — v $\text{kg} \cdot \text{m}^{-2}$, E2 — celkem v 10^{12} kg .

Tab. 23. Hodnoty čisté účinnosti využití sluneční energie (v % dopadlého globálního záření) za rok (η_r) a za efektivní vegetační období (η_v) v různých ekosystémech (sec. McNAUGHTON et WOLF 1973)

Ekosystém	η_r	η_v
Tropický deštný les (Thajsko)	0,73	0,73
Tropický sezónní les (z. Afrika)	0,36	0,72
Průměr ze 4 tropických lesů	0,3	0,3
Průměr ze 7 lesů teplé části mírné zóny	0,2	0,35
Průměr z 10 listnatých lesů mírné zóny	0,52	0,69
Průměr ze 7 jehličnatých lesů	0,67	0,89
Osmiletý travní porost (Georgia)	0,18	0,32
Alpínská tundra (Wyoming)	—	0,73

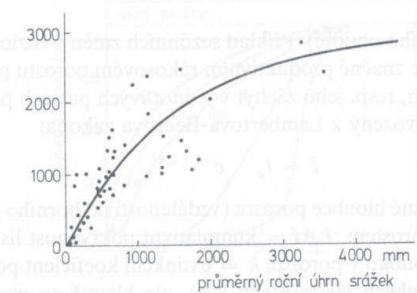
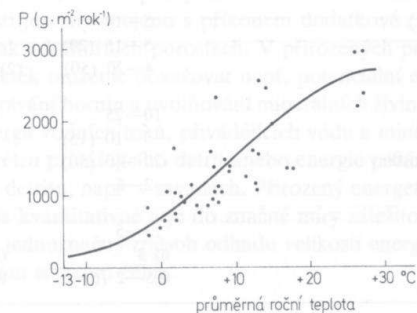
c) Biosféra celkem — (plocha $510 \cdot 10^6 \text{ km}^2$): záření $2,0 \cdot 10^{21} \text{ J}$; ČPP 142 až $172,5 \cdot 10^{12} \text{ kg}$ sušiny, tj. 2,5 až $3,0 \cdot 10^{18} \text{ J}$; $\eta = 0,125$ až 0,15 %.

Pro fotosynteticky aktivní záření (FAR) by účinnosti využití byly přibližně dvojnásobné. Je zřejmé, že účinnost využití slunečního záření pro primární produkci je ve většině prostředí naší Země silně omezena. Na souši působí malou účinností jeho využití nejčastěji sucho, chlad (resp. krátká období s příznivými teplotami) a nedostatek minerálních živin na velkých rozlohách. Suchozemské rostlinstvo se těmto podmínkám přizpůsobuje, ale za cenu nižší produkce. Obr. 114 ukazuje zevšeobecněnou závislost čisté primární produkce na roční průměrné teplotě a srážkách. Ve vodách, především na rozsáhlých plochách v oceánech, má omezující vliv na primární produkci hlavně nedostatek minerálních živin (viz str. 212).

V suchozemských porostech přirozených i kulturních však krátkodobé hodnoty čisté primární produkce i účinnost využití slunečního záření, vypočtené jako průměry pro několikadenní intervaly, mohou být podstatně vyšší než celoroční nebo celosezónní průměry. Tyto poměrně vysoké hodnoty bývají výslednicí příznivých ekologických podmínek a dobrého fyziologického stavu rostlin, napomáhajícího rychlé tvorbě a hromadění nebo růstovému využití asimilátů při jejich poměrně malé spotřebě dýcháním. Pro produkci většiny našich rostlinných společenstev je zejména důležité příznivé počasí v období ca od 15. 5. do 15. 7. s dlouhými dny, kdy asimilační plocha rostlin, zachycující dopadající sluneční záření, obvykle dosahuje maxima (měříme ji tzv. pokryvností listoví nebo indexem asimilační plochy, tj. plochou asimilačních povrchů — u většiny rostlin je to plocha listů z jedné strany — připadající na jednotku plochy půdy nebo vody). V tomto období také mnoho druhů našich cévnatých rostlin investuje významný podíl z vytvářených asimilátů do tvorby dalších fotosynteticky činných orgánů. I za velmi dobrých podmínek jsou však primární produkce a účinnost využití slunečního záření zpravidla o dost nižší než hodnoty charakterizující tzv. potenciální čistou primární produkci pro danou oblast. Je to produkce, jíž by dosahoval zapojený porost zdravých rostlin bez výrazných vnitřních

omezení produkčního procesu a při dobrém zásobení vodou a všemi minerálními živinami. Teoreticky možná účinnost využití dopadajícího globálního záření pro čistou produkci rostlin činí asi 5 %, fotosynteticky aktivního záření asi 10 % (tab. 24). Uvážíme-li ještě ztráty energie působené rozdílnou délkou vegetačního období a ztráty působené „propadem“ nezachyceného slunečního záření porostem na půdní povrch, a také rozdílný charakter rostlin C_3 (s fotorespirací, převažující v naší květeně) a C_4 (bez fotorespirace, rostoucí často v tropech a subtropích), dojdeme u porostů v našich klimatických podmínkách (při obsahu 0,03 % CO_2 ve vzduchu) k těmto největším možným účinnostem využití energie dopadajícího FAR: $\eta = 2,1$ %, resp. 1,4 % FAR dopadlého za vegetační období, resp. za rok; pro porosty tropických rostlin s C_4 fotosyntetickým metabolismem odpovídající nejvyšší možné účinnosti jsou: $\eta = 5,9$ až 2,9 % (podle délky vegetačního období), resp. 2,9 % FAR.

Důležitým faktorem pro určení rozdílu mezi potenciální a skutečnou čistou primární produkcí je časový průběh změn vertikální struktury porostů a s ní spojeného zachytu (intercepce) dopadajícího záření v průběhu klimaticky příznivého



Obr. 114. Závislost čisté primární produkce (P sušiny) na průměrné roční teplotě (A) a průměrném ročním úhrnu srážek (B) (sec. WIEDENROTH 1981 — upraveno).

Tab. 24. Průměrná maxima čisté fotosyntézy při přirozeném obsahu vzdušného CO₂ (0,03 obj. %), světelném nasycení, optimální teplotě a dobrém zásobování vodou, vztahovaná na jednotkovou plochu a hmotnost sušiny listů (sec. LARCHER 1984)

Typ rostliny	Příjem CO ₂	
	mg · dm ⁻² · h ⁻¹	mg · g ⁻¹ · h ⁻¹
Jevnosubné	30—90 (108)	60—140
Zimní terofyty pouští	30—60 (100)	
Plané heliofity	20—40	30—60
Sciofity	4—20	10—30
Rostliny suchých stanovišť	20—45	15—33
Plané trávy a ostřice	8—20 (25)	8—35
Stromy tropických deštných lesů	6—24	
Širokolisté vždyzelené dřeviny subtropů		
slunné listy	10—18 (30)	
stinné listy	3—6	
Opadavé listnaté stromy		
slunné listy	15—25 (40)	
stinné listy	5—10	
Jehličnany opadavé		10—20
neopadavé	5—18	4—18
Sklerofylní dřeviny	5—15 (20)	3—10
Pouštní keře	4—20 (50)	(2) 5—15 (35)
Keřky vřesovišť a tundry		
opadavé	10—25	15—30
vždyzelené	5—10 (15)	2—10
Bažinné a plovoucí vodní rostliny	20—40 (50)	5—25
Ponořené vodní rostliny	2—6	5—25
Tajnosubné		
Kapradiny	3—5	
Mechy	až 3	0,6—3,5
Lišejníky	0,5—2 (6)	0,3—2,5 (4)

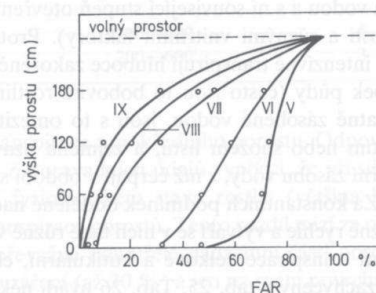
období roku (vegetačního období). Příklad sezónních změn v rozložení dopadajícího světelného záření ve značně produktivním rákosovém porostu podává obr. 115. Průnik záření porostem, resp. jeho zachyt v jednotlivých patrech porostu, popisuje kvantitativně vztah odvozený z Lambertova-Beerova zákona:

$$I = I_0 \cdot e^{-k \cdot LAI},$$

kde I = ozáření v dané hloubce porostu (vzdálenosti od horního okraje porostu), I_0 = ozáření nad porostem, LAI = kumulativní pokrývnost listů od horního okraje až po danou hloubku v porostu, k = extinkční koeficient porostu. Hodnoty k jsou závislé na optických vlastnostech listů, ale hlavně na uspořádání listů: $k < 0,5$ charakterizuje porosty s převahou strmě nakloněných listů (např. travinné porosty) — erektofilní listův, kdežto $k > 0,7$ charakterizuje listův převážně

horizontální nebo s malým úhlem k vodorovné rovině — planofilní listův (např. bylinné patro ve stinném lese). Při $k = 0,5$ zachytí celý porost 78 % z dopadajícího záření při $LAI = 3$ a 91,5 % záření při $LAI = 5$. Další názorný příklad: v porostu s rovnoměrně vertikálně rozmístěnými listy a celkovém $LAI = 8$ (častá hodnota v lučních porostech) bude ozáření v polovině výšky porostu (kumulativní $LAI = 4$) činit 20 % z ozáření nad porostem při $k = 0,4$ a jen 4 % při $k = 0,8$ (NÁTR et NÁTROVÁ 1980). Význam vertikální struktury porostu pro vertikální distribuci fotosyntetické aktivity mezi listy nebo patra porostu je z těchto příkladů zřejmý. Z uvedeného je patrné, že i v rámci velkých klimatických oblastí Země se čistá primární produkce rostlinstva rozrůžňuje podle omezení prostředím, tj. podle intenzity a častého synergismu působení různých omezujících faktorů. Pro rostliny a jejich populace znamená výdej energie každá kompenzace některého limitujícího faktoru, např. mohutnější růst kořenů na suchých stanovištích, vytváření chráněných trvalých orgánů přecházejících nepříznivé období a pochoptitelné také po hlavní rozmnožování (dýchání květu, tvorba pylu a semen, z nichž jen malá část přežívá).

Zvýšení účinnosti využití dopadajícího slunečního záření oproti průměru v dané klimatické oblasti je vždy spojeno s příkonem dodatkové (pomocné) energie jak v přirozených, tak v kulturních porostech. V přirozených podmínkách za zvýšený energetický dodatek můžeme považovat např. potenciální energii míst na svazích usnadňující zvětřování hornin a uvolňování minerálních živin do půdy, nebo hydrodynamickou energii vodních toků, přivádějících vodu a minerální živiny. Podobně působí energie větru přinášejícího detrit anebo energie požáru urychlujícího mineralizaci opadu a detritu, např. v savanách. Přirozený energetický dodatek se velmi obtížně vyjadřuje kvantitativně a je do značné míry záležitostí pojmání ekologických vztahů; na jednoznačný způsob odhadu velikosti energetických dodatků přirozeným porostům se zatím čeká.



Obr. 115. Sezónní změny vertikálního rozložení dopadajícího fotosynteticky aktivního záření — FAR (v % záření ve volném prostoru) v porostu *Phragmites australis* (= *P. communis* — sec. DYKŮJOVÁ 1971).

9.3 Úloha vegetace v biogeochemických cyklech

9.3.1 Úloha vegetace v koloběhu vody

Globální koloběh vody (hydrologický cyklus) se rozpadá na dva dílčí koloběhy, a to mořský a pevninský; mezi nimi je ve světovém měřítku poměrně malý přestup. Méně intenzivní pevninský cyklus má celosvětový průměrný roční obrat vody asi 1000 mm ($= 1000 \text{ l} \cdot \text{m}^{-2}$); pouze asi z 1/4, tj. asi 270 mm za rok, je posilován srážkami pocházejícími z vody vypařené z moře (JAKEŠ 1984). V přímořských oblastech s oceánickým podnebím je ovšem přestup vody ovzduším z moře na souš podstatně větší, zatímco ve vnitrozemských kontinentálních oblastech je menší a srážky zde pocházejí především z pevninského výparu, na němž se ve vegetačním období významně podílí transpirace rostlin.

Transpirace, výpar vody rostlinami, je hlavní výdejovou položkou vodní bilance rostlin. Podmiňuje ji celkový stav vodního provozu rostlin. Pro fytoecologii je důležité poznání, do jaké míry je vodní bilance fytoecologie dána fyzikálními (mikroklimatickými) faktory a nakolik je podmíněna fyziologickým stavem rostlin.

Kolik z tepla využitelného pro výpar se při dané radiální bilanci spotřebuje za jednotku času na transpiraci rostlin, určují hlavně tyto faktory a podmínky:

1. Fyzikální faktory: rozdíl v parciálním tlaku vodní páry uvnitř rostlin (zejm. uvnitř listů) a v okolním ovzduší a difúzní odpor, který vodní pára překonává při přestupu z rostliny do ovzduší. Difúzi pochopitelně urychluje strmý gradient parciálního tlaku vodní páry mezi listem a okolním ovzduším. Proto jsou transpirace i přímý výpar urychlovány větrem nebo přehřátím sluncem ozářených listů při jinak stejně vlhkém ovzduší.

2. Strukturní znaky rostlinného porostu: hustota zápoje, zejména pokryvnost i zapojenost listoví. Zapojený porost zachycuje velkou část dopadajícího slunečního záření, jehož průnik k povrchu půdy nebo vodní hladině je nepatrný; proto může transpirace porostu být značně intenzivní.

3. Zásobenost rostlin vodou a s ní související stupeň otevření průduchů (ale též daný světelnou ozářeností a různými vnitřními faktory). Proto např. v suchých stepních společenstvech intenzivně transpirují hluboce zakořeněné rostliny čerpající vodu z větších hloubek půdy (často jsou to bobovité rostliny), zatímco mělce zakořeněné rostliny, špatně zásobené vodou, jsou s to omezit transpiraci (např. silnou kutikulou, svinutím nebo shozem listů, a zejména uzavřením průduchů). Sukulentní si vytvoří vnitřní zásobu vody, z níž čerpají v období sucha a přitom ještě silně omezí transpiraci. Za konstantních podmínek oddělené nadzemní části těchto rostlin vydávají vodu různě rychle a vytváří se v nich také různé velké vodní sytostní deficit. Nejvyšší rychlosti transpirace celkové a kutikulární, charakteristické pro různé typy rostlin, jsou zachyceny v tab. 25. Tab. 26 uvádí některé sezónní úhrny transpirace a obr. 116 demonstruje sezónní chod transpirace rostlin z biotopů s nízkým obsahem půdní vláhy.

Pro vodní bilanci vod a mokřadů je důležité, zda je větší výpar z volné vodní

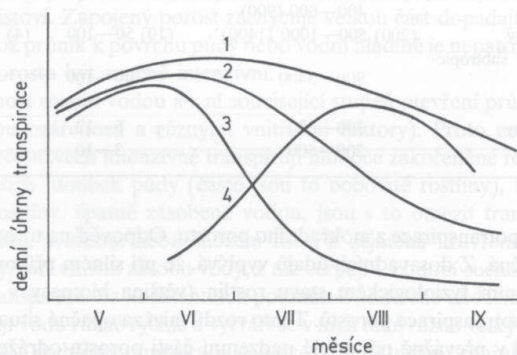
Tab. 25. Maximální celková transpirace a kutikulární transpirace různých morfologických a ekologických typů rostlin (v $\text{mg} \cdot \text{dm}^{-2} \cdot \text{h}^{-1}$) vztažená na celkový povrch listů či bezlistých lodyh (sukulenty) (sec. LARCHER 1984)

Typ rostliny	Celková transpirace při otevřených průduších	Kutikulární transpirace po uzavření průduchů	Kutikulární transpirace v % celkové transpirace
Plovoucí rostliny	1800—4000		60—70 %
Dvojděložné byliny			
slunná stanoviště	1700—2500	(100) 200—300	(6) 10—20 %
stinná stanoviště	500—1000	50—250	10—25 (30) %
horská stanoviště	800—1600		
Trávy			
tundra	70—120		
rákosiny a louky	1000—1500		
suchá stanoviště	(600) 1500 (3000)	250—300	(5) 15—25 (40) %
Halofyty	400—800 (1500)		
Keřičky			
tundra	50—150		
vřesoviště	600—1000	50—60	5—10 %
Vřezovité jehličnany	450—550	12—15	ca. 3 %
Opadavé lesní stromy			
mírné zóny			
slunné dřeviny	(500) 800—1200	90—110	10—20 %
stinné dřeviny	(250) 400—700	(30) 60—100	12—18 %
Tropické lesní stromy			
deštných lesů	až 600		
mlžných lesů	60—120		
Mangrove	200—600		
Palmy	400—600 (900)		
Sklerofylní dřeviny	(200) 500—1000 (1400)	(10) 50—100	(4) 7—15 %
Keře a polokeře subtropických pouští	900—3400	30—100	3—10 %
Sukulenty			
listové sukulenty	300—600	5—12	1—2 %
kaktusy	200—600	3—10	1—2 %

hladiny, či evapotranspirace z mokřadního porostu. Odpověď na tuto otázku dosud není jednoznačná. Z dosavadních údajů vyplývá, že při silném příkonu slunečního záření a aktivním fyziologickém stavu rostlin (většina biomasy v živém stavu) převažuje evapotranspirace porostů. Tento rozdíl mizí za opačné situace, kdy suchá staršina a opad v převážně odumřelé nadzemní části porostu odrážejí dosti velký podíl dopadajícího záření (až 30 %) a jen na svém povrchu se přehřívají, a také při silném větru, kdy vlnami zčeřená volná hladina zvětší svůj povrch. Dokonce se předpokládá, že výpar z volné hladiny je větší při pošmourném a větrném počasí (PŘIBÁŇ et ŠMÍD 1982).

Tab. 26. Výdej vody za vegetační období v různých typech vegetace a uměle založených porostů (sec. GORYŠINA 1979 aj.)

Typ vegetace	Úhrn transpirace (mm)
Studené vysokohorské pouště v Pamíru	19—44
Saxaulové porosty v poušti Karakum	65
Saxaulové porosty v nivě Syrdarji	208
Kavylová a kostřavová (<i>Festuca sulcata</i>) step	78—99
Smíšená step (vysokostébelná)	415
Severoamerické prerie	254—763
Výsadby dřevin (topolu, tamaryšku aj.) v j. části stepní zóny s mělce položenou hladinou podzemní vody	572—1143
Rákosové porosty (tamtéž)	1509
Výsadby dřevin ve stepi s hluboce položenou hladinou podzemní vody	150—280
Bory v zóně smíšených lesů	120—270
Bory v severní tajze	90—200
Modřínový les (<i>Larix sibirica</i>) s rhododendronovým podrostem (ostrovy v Bajkalském jezeře)	205
Opadavé listnaté lesy	250—400
Středomošské stálezelené stromové a křovinné porosty (macchie)	200—400
Vřesoviště v Alpách	513
Louky v moskevské oblasti Ruska	430
Vegetace přímořských dun a slanisek:	
sukulentní halofyty	120—360
haloxerofyty a mezofyty	500—1000
Pobřežní bylinné porosty na březích sladkovodních nádrží ve střední Evropě	1300—1600



Obr. 116. Sezónní chod transpirace na stanovištích s rozdílnými režimy zásobování vodou (sec. GORYŠINA 1979): 1 — s dostatečnou zásobou vláh v průběhu celého léta (zóna tajgy), 2 — se suchými obdobími v druhé polovině léta (zóna lestostepí), 3 — s pravidelným letním suchem (zóna stepí), 4 — v oblastech s pozdním prohřátím půdy (tundra, vysokohorské polohy).

Rhizosféra rostlin, kořeny, cévní svazky vedoucí vodu a listy, vnitřní atmosféra rostlin a přízemní vrstva vnější atmosféry tvoří kontinuum, které je třeba posuzovat vcelku ve vztahu k pohybu vody v systému půda (voda) — rostlina — atmosféra. Voda se v něm pohybuje podle gradientu vodního potenciálu ψ ($\text{J} \cdot \text{kg}^{-1}$, resp. $\text{J} \cdot \text{m}^{-3}$), který je definován takto:

$$\psi = (U_w - U_w^0) \cdot V_w^{-1},$$

kde U_w = chemický potenciál vody v soustavě, U_w^0 = chemický potenciál čisté volné vody při stejné teplotě a tlaku, jako je v dané soustavě (oba potenciály v $\text{J} \cdot \text{mol}^{-1}$) a V_w = partiální molární objem ($\text{m}^3 \cdot \text{mol}^{-1}$). Voda se pohybuje z oblastí s vysokým vodním potenciálem do oblastí s nízkým potenciálem. O čisté volné vodě se předpokládá, že za standardních podmínek je její potenciál nulový. Osmotické nebo kapilární síly zmenšují tento potenciál, zatímco buněčný turgor jej zvětšuje. Proto bývá vodní potenciál vodou nenasycené půdy, půdního roztoku a buněčné šťávy rostlin negativní. Také celkový vodní potenciál rostlin, představující rozdíl mezi turgorem a buněčnými vodními potenciály, je negativní. Nejdůležitější pro vodní bilanci rostlin je ovšem vodní potenciál listů, který určuje rychlost toku vody rostlinou i otevření průduchů (např. ETHERINGTON 1975, SLÁVÍK 1965).

9.3.2 Účast vegetace v biogeochemických cyklech hlavních biogenních prvků

Pro získání uceleného pohledu na tok hmoty fytoocenózou nebo i celým ekosystémem je nejvýhodnější sledovat pohyb atomů jednotlivých prvků. Tok každého prvku je vždy ovšem jen částí jeho místního, regionálního nebo globálního koloběhu. Vzhledem k zanedbatelným přestupům atomů jednotlivých prvků mezi Zemí a vesmírným prostorem můžeme totiž považovat Zemi za uzavřený systém, v němž s různou intenzitou probíhají geochemické koloběhy (cykly) jednotlivých prvků. Cykly, jichž se účastní živé organismy, označujeme jako biogeochemické.

Prvky periodické Mendělejevovy soustavy můžeme pro potřeby fyziologie i ekologie, a tudíž i fytoecologie, rozdělit na:

a) prvky základního významu pro strukturu i život organismů — prvky makrobiogenní čili makroelementy: C, O, H, N, P, S, K, Na, Ca, Mg;

b) prvky fungující jako základní složky biokatalyzátorů (enzymů, vitamínů) a přijímané většinou v malých množstvích — prvky mikrobiogenní čili mikroelementy: Fe, Mn, Cu, Co, Zn, Ni, B, J;

c) prvky indiferentní, dostávající se do těl organismů spolu s ostatními, např. Al, Si, Cl. Mohou fungovat jako biogenní prvky pro některé skupiny organismů, např. Si pro rozsivky;

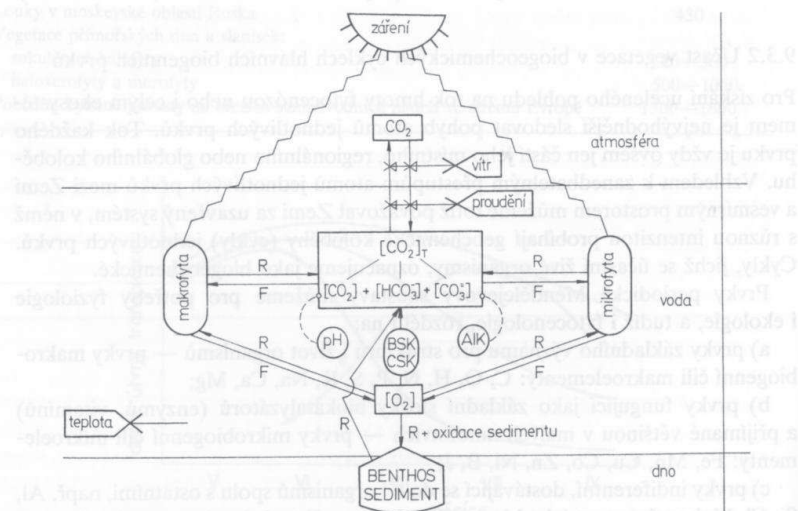
d) prvky jedovaté, které i v nízkých koncentracích vyvolávají metabolické poruchy, popř. smrt organismů. Většina z nich jsou těžké kovy, např. Pb, Cd, Hg; ve větších koncentracích jsou jedovaté i některé mikroelementy (např. Co, Cu, Zn).

1. Účast vegetace v koloběhách uhlíku a kyslíku

Uvedené dva prvky tvoří spolu s vodíkem velkou část organické hmoty rostlin produkované při fotosyntéze. To znamená z hlediska biogeochemických koloběhů uhlíku a kyslíku příjem CO_2 buď z ovzduší, anebo rozpuštěného z vody (kde je též mnoha druhům rostlin přístupný v podobě hydrogenuhlíkatu — HCO_3^-) a uvolňování O_2 do prostředí fotochemickým štěpením molekul vody. Respirace je v tomto smyslu opakem fotosyntézy. Respirace, tj. uvolňování CO_2 do prostředí, také nastává při životní činnosti heterotrofů, zužitkujících, ať přímo, či nepřímo, živou nebo odumřelou rostlinnou hmotu. Fotosyntézu, respiraci a jejich rozdíl, čistou primární produkci rostlin, a také rozklad (dekompozici) organické hmoty odumřelé nebo vylučované do prostředí lze tedy studovat jak z energického, tak i z látkového hlediska. Uvažujeme-li organickou hmotu jako glycid, násobek prvkové kombinace CH_2O , platí při vzájemných přepočtech tento přibližný vztah:

$$1 \text{ g CH}_2\text{O} \doteq 0,4 \text{ g C} \doteq 1,46 \text{ g CO}_2 \doteq 1,07 \text{ g O}_2 = 17 \text{ kJ} \doteq 4 \text{ kcal.}$$

Pomocí něho můžeme přepočítat produkční údaje z tab. 22 na množství uhlíku vázaného v biomase a čisté primární produkci rostlin a na množství asimilovaného CO_2 či O_2 vyloučeného do ovzduší při fotosyntéze. Celková roční primární produk-



BSK — spotřeba kyslíku všemi organismy kromě makrofyt a mikrofyt
CSK — enzymaticky neprostředkovaná oxidace organických a anorganických látek
F — fotosyntéza R — respirace Alk — alkalita $[\text{CO}_2]_T$ — veškerý CO_2

Obr. 117. Schéma koloběhu oxidu uhličitého a kyslíku ve vodní nádrži (sec. ONDOK et POKORNÝ in litt.).

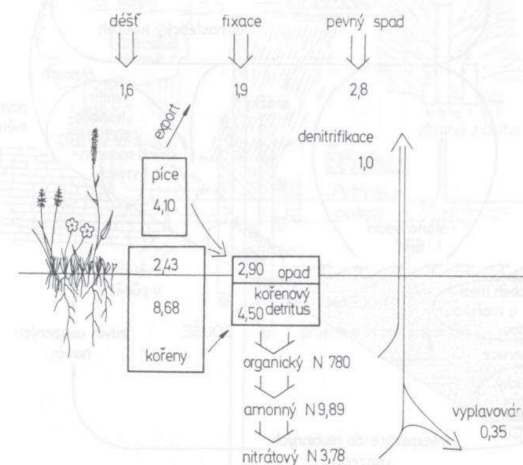
ce i celková respirace biosféry odpovídá asi $8 \cdot 10^{13} \text{ kg CO}_2$, s malým přebytkem produkce nad respirací. Spalováním fosilních paliv se však zvyšuje obsah CO_2 v atmosféře ročně o $2,3 \cdot 10^{12} \text{ kg}$, takže jeho průměrný obsah vzrostl za posledních 100 let z asi 0,028 % na 0,033 % (MOLDAN 1979); zda rostlinný kryt pevnin a fytoplankton moří a sladkých vod zvýšenou fotosyntézou zabrzdí vzrůst obsahu CO_2 v ovzduší, není dosud jasné.

Poměr celoroční čisté primární produkce ku celkové respiraci biocenózy (P/R) je důležitý ukazatel, který se mění v průběhu sukcese biocenóz: poměr celoročního úhrnu produkce ku celoroční respiraci klesá — až v klimaxovém stadiu je teoreticky nulový. Hlavní složky bilance CO_2 a O_2 u vodních rostlin podává obr. 117, který ukazuje, že zpětné působení fyotosyntézy a respirace je výraznější na vodní prostředí nežli prostředí suchozemské.

Kyslík se v atmosféře v průběhu geologického vývoje nahromadil v důsledku fotosyntézy zelených rostlin až na dnešních téměř 21 %. Každoročně se totiž asi 0,01 % vytvořené biomasy nerozloží zpět na CO_2 , H_2O a další minerální látky, ale zůstane konzervována v surovém humusu a organogenních sedimentech (rašelina a z dřívějších období uhlí a nafta).

2. Účast vegetace v koloběhu dusíku

Koloběh dusíku je dán složitými toky dusíku a dusíkatých sloučenin mezi půdou nebo vodou a atmosférou na jedné straně a rostlinami, živočichy a mikroorganismy



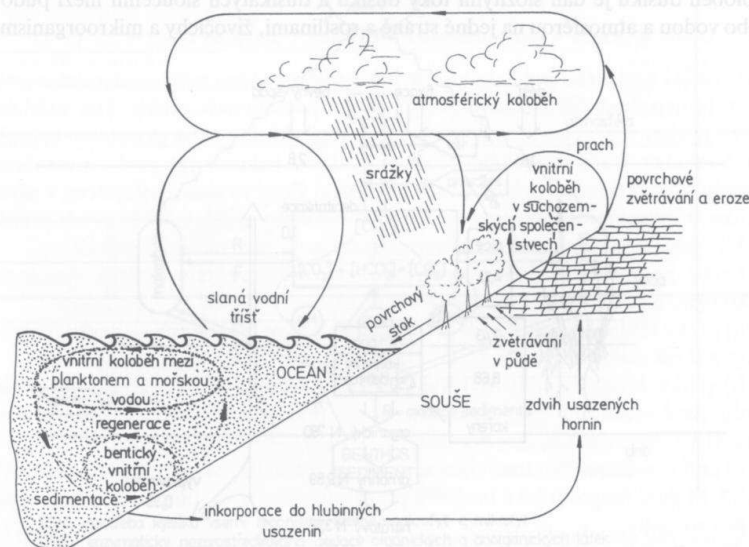
Obr. 118. Celková dusíková bilance fytocenózy as. *Polygalo-Nardetum* (nehnojeno); půdní zásoby N v $\text{g} \cdot \text{m}^{-2}$, ostatní údaje jsou toky N za vegetační období v $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{rok}^{-1}$ (sec. ÚLEHLOVÁ in RYCHNOVSKÁ et al. 1985).

na druhé straně. Právě mikroorganismy zprostředkují většinu ze složitých přeměn mezi různými formami dusíku (viz 8.3.2, 8.3.7.2 a obr. 118). Zelené rostliny přijímají dusík buď ve formě dusičnanové, anebo amonné, a ve svých tělech jej obsahují v bílkovinách a dalších dusíkatých látkách a také jako volné dusičnany ve vakuolách. Nedostatek dusíku často limituje primární produkci rostlin a na stanovištích s nedostatkem dusíku v půdě nebo vodě jsou konkurenčně zvýhodněny rostlinné populace, jež dusík získávají z ovzduší buď přímou fixací, anebo nepřímo od mikroorganismů fixujících dusík (viz 8.3.2/4).

Biologická fixace dusíku činí na pevnině asi $1,8 \cdot 10^{11} \text{ kg} \cdot \text{rok}^{-1}$, v moři asi $6 \cdot 10^{10} \text{ kg} \cdot \text{rok}^{-1}$. Opačné procesy, uvolňující dusík z organické vazby, jsou rozklad organismů a s ním spojený únik čpavku, a hlavně denitrifikace (únik N_2 a N_2O činí na pevnině $2,5 \cdot 10^{11} \text{ kg} \cdot \text{rok}^{-1}$ a na moři $1,1 \cdot 10^{11} \text{ kg} \cdot \text{rok}^{-1}$). Rozdíl mezi fixací dusíku a jeho uvolňováním vyrovnávají další procesy: atmosférická fixace N_2 při elektrických výbojích, suchý a mokrý spád dusíkatých sloučenin, zvětrávání hornin, v poslední době i výroba průmyslových hnojiv (MOLDAN 1979).

Rostliny dovedou dostupný dusík využít pouze, nemají-li nedostatek jiného biogenního prvku, zejména fosforu. Podle dostupnosti dusíku se mění značně chemické složení rostlin, hlavně obsah dusíku a bílkovin.

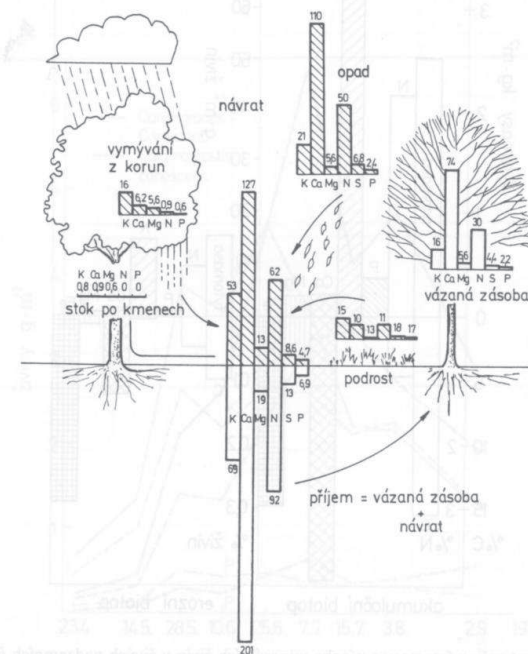
Celkovou dusíkovou bilanci fytoceózy znázorňuje obr. 118, kde lze vidět kvan-



Obr. 119. Schematické znázornění sedimentárního biogeochemického cyklu (sec. BOUGHEY 1971 — upraveno); platí např. pro fosfor, vápník a draslík.

titativní vyjádření všech hlavních přenosů dusíku a hlavní zpětné vazby, jež kontrolují jejich souhru. Rozrušení fytoceózy by jistě vedlo ke zpretrhání mnoha vazeb a ke zvýšenému uvolňování dusíku do prostředí na místě i v okolí.

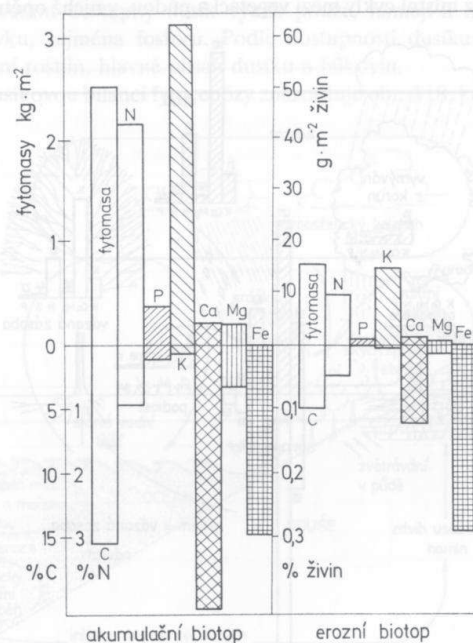
3. Účast vegetace v cyklech ostatních biogenních prvků
Zatímco hlavní biosférické zásoby uhlíku, kyslíku, vodíku a dusíku jsou plynné nebo kapalné (CO_2 , H_2O , N_2), jsou zásobárnou dalších biogenních prvků různé horniny a půdy vzniklé jejich zvětráváním; jejich biogeochemické cykly někdy označujeme jako sedimentární. V různých typech sedimentů se totiž koloběh mnoha prvků natolik zpomaluje, že v časovém měřítku životních cyklů rostlin se podobá spíše jednosměrnému toku. Ten vede od zdroje prvku (hornina, půda) přes rostliny a další živé organismy až k propadu, což je zpravidla sediment, v němž je příslušný prvek různé dlouhou dobu imobilizován (obr. 119). Proto se v průběhu evoluce vytvořily u mnoha vytrvalých bylin a dřevin značně uzavřené vnitřní cykly mezi zásobními orgány a zelenými nadzemními prýty, omezující výdej těchto prvků do prostředí, a rovněž místní cykly mezi vegetací a půdou, v nichž opětne zpřístupnění



Obr. 120. Roční bilance minerálních živin v habrové doubravě (sec. DUVIGNEAUD et DENAYER-DE SMET 1970 — upraveno): údaje v kg na 1 ha za rok.

živin obstarává půdní fauna a mikroflóra. Omezení mineralizační činnosti půdních organismů působí dlouhodobou imobilizaci živin v detritu a humusu. Naopak nadměrné zrychlení mineralizace změnou stanovištních podmínek, např. holosečí nebo požárem, urychlí vymývání minerálních živin ze svrchních vrstev půdy; tím se trvale zhorší půdní úrodnost a také druhové složení fytoceózy.

Příklad bilance minerálních živin v habrové doubravě uvádí obr. 120, který dokládá intenzivní výměnu živin, zejména mezi listovým stromů a půdou, jež převyšuje zásobu živin vázanou ve větvích a kmenech. V poměru k celkové půdní zásobě živin však tato výměna představuje jen malý zlomek (řádově procenta, u značně pohyblivého draslíku přes 10 %). Hromadění minerálních živin ve vegetaci — množství živin v biomase na jednotkové rozloze porostu se někdy nazývá mineralomasa (analogie k biomase) — odráží koncentraci živin v půdě (obr. 121). S výjimkou železa hromadí pobřežní porost více živin na úrodném akumulacním stanovišti než na méně úrodném stanovišti erozním. Pro zhodnocení významu vegetace

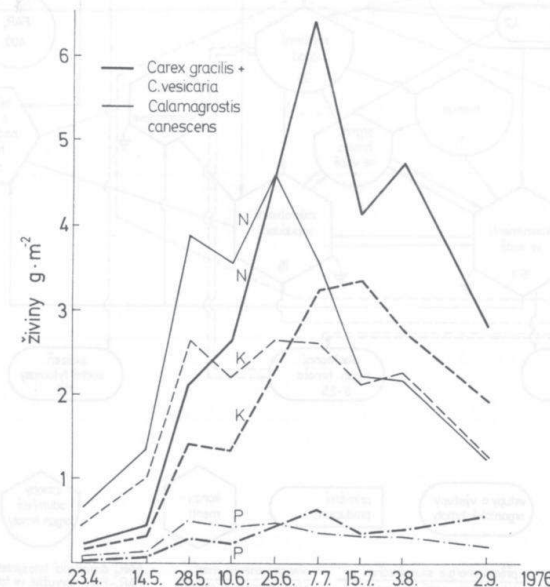


Obr. 121. Hmotnost sušiny fytohmasy a zásoba minerálních živin v živých nadzemních částech porostu *Glyceria maxima* a procentuální obsah uhlíku a dusíku a ostatních živin v sušině prokořeněné vrstvy půdy (sec. DYKJOVÁ et KVĚT 1982).

v ekosystému je však důležitá i znalost sezónních změn obsahu živin v rostlinné biomase, jak ji např. podává obr. 122.

Úrodnost (trofie) suchozemských i vodních stanovišť bývá často omezována nedostatkem přístupného fosforu. Anorganické fosfáty rozpuštěné v půdním roztoku a vázané na povrchu koloidů je jediná forma fosforu přístupná rostlinám. Fosfor vracící se s rostlinným opadem do půdy může být imobilizován v organických i anorganických sloučeninách. Záměrným usměrněním přeměn forem fosforu v půdě a vodě může člověk zvyšovat či snižovat úrodnost suchozemských i vodních stanovišť.

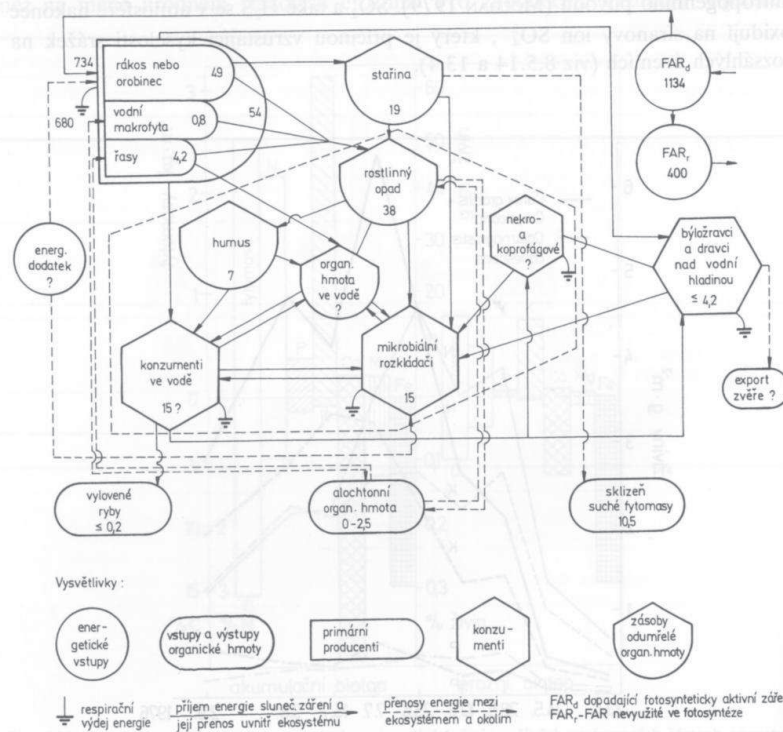
Se vzrůstajícím využíváním fosilních paliv se výrazně změnil zejména globální koloběh síry i jeho význam pro ekosystémy. Hlavní zásoba síry přímo působící na vegetaci se přesouvá do atmosféry, kde obsah SO_2 ročně vzrůstá o $7 \cdot 10^{10}$ kg. V průmyslových oblastech Evropy a Severní Ameriky je až 90 % síry v ovzduší antropogenního původu (MOLDAN 1979). SO_2 a také H_2S se v atmosféře nakonec oxidují na síranový ion SO_4^{2-} , který je příčinou vzrůstající kyselosti srážek na rozsáhlých územích (viz 8.5.14 a 13.4).



Obr. 122. Sezónní změny obsahu hlavních živin v sušině fytohmasy hlavních dominant společenstva *Caricetum gracilis* (sec. DYKJOVÁ 1983).

9.4 Další využití primární produkce

Čistá primární produkce je buď přímým, anebo nepřímým zdrojem energie pro všechny heterotrofní populace a cenózy v ekosystému (obr. 123). Tok energie heterotrofní části biocenózy ovšem může zesilovat přísun alochtonní organické hmoty do ekosystému, jako je tomu např. v menších lesních vodních tocích a nádržích, které z listového opadu okolních stromů získávají často více organické hmoty než z vlastní primární produkce. Přenosy energie mezi primárními producenty a býložravci, stejně jako mezi odumřelou rostlinnou hmotou a detritofágy (např. celulolytickými bakteriemi), obecně bývají účinnější, nežli je čistá primární produkce vůči dopadlému slunečnímu záření. Tato účinnost vzrůstá podél řetězců od konzumentů 1. řádu přes konzumenty 2. řádu, kteří jsou buď dravci (predátoři), anebo paraziti na konzumentech 1. řádu nebo mezi sebou navzájem. Nadzemní



Obr. 123. Přibližná roční energetická bilance (v MJ · m⁻² · rok⁻¹) vysoce produktivního koseného porostu rákosy obecného nebo orobince úzkolistého (sec. Květ 1979).

společenstvo živočišných konzumentů tvoří zejména ptáci, savci a hmyz, pod zemí větší a drobní členovci a červi (*Nematoda*). Větší účinnosti využití potravní nabídky i skutečně spotřebované potraviny na vyšších trofických úrovních jsou dány postupně výhodnějším složením a lepší stravitelností potravy podél potravního řetězce.

Vůči příkonu slunečního záření je energeticky tok heterotrofní části ekosystému od konzumentů 1. řádu dále nepatrný, přesto však je nesmírně významný: plní totiž s malým vynaložením ušlechtilé formy energie usměrňovací a kontrolní funkce v biocenóze každého ekosystému a zajišťuje soustavu zpětných vazeb uvnitř i vůči faktorům neživého prostředí.

Jako syndynamika je ve fytoecologii označováno odvětví studující změny rostlinných společenstev, které vedou k jejich střídání (směnám) na určitém místě v průběhu času. Termínem syngeneze bývá ve smyslu Sukačevově nazýván proces utváření rostlinných společenstev (RABOTNOV 1978: 272). Výraz vegetační dynamika je užíván (zejména anglo-americkými autory) v širším smyslu, a to i pro změny struktury a složení v rámci téže fytoecenózy (viz 4.4), popř. i pro dynamiku jednotlivých populací. Skutečný průběh změn vegetace během minulosti tvoří její historii.

Fytoecologickými metodami lze studovat prakticky jen změny společenstev odehrávající se v rámci dané flóry. V přírodě však probíhaly i změny působené evolucí druhů během geologických období, označované jako fyloecogeneze.

10.1 Třídění změn rostlinných společenstev

Změny společenstev mohou mít rozmanité příčiny, různou povahu a mohou probíhat v odlišných časových dimenzích. Často se lze setkat se změnami komplexní povahy vyvolané dvěma (i více) příčinami. Změny společenstev byly vesměs tříděny podle délky trvání, avšak pro jejich lepší porozumění je třeba třídit je podle jejich povahy a příčin.

10.1.1 Katastrofické změny

Tyto změny jsou vyvolávány náhlým působením vnějšího činitele, který společenstva narušuje, až zcela ničí (disturbance společenstev — např. sesuv půdy nebo laviny, požár, zasypání sopečným popelem, vývraty a polomy větrnou smrští apod.). Stejně působí i některé druhy lidské činnosti, např. vymýcení lesa, orba, terénní úpravy, stavební práce apod.

10.1.2 Postupné změny

Postupné změny společenstev probíhají cestou vzájemného ovlivňování přítomných populací a prostředí i různých druhových populací navzájem postupným vychylováním a znovunastolováním dynamické rovnováhy mezi druhovou garniturou společenstev a jejich prostředím. Lze je členit na opakované a jednosměrné.

10.1.2.1 Opakované změny

Projevem těchto změn je vystřídání dvou nebo více společenstev v cyklu, který vede k výchozímu společenstvu. Tyto změny nejsou dosud dobře známy. Jejich příčiny tkví často v populační dynamice dominantních druhů. Jako příklad bývá uváděna cyklická regenerace pralesů, která se však může odehrávat i v rámci téhož společenstva (viz 4.4.3). Jako cyklické změny (nebo dokonce jako cyklická sukcese) bývají označovány regenerace lesních společenstev po opakovaných požárech. Správnější je však považovat tyto změny za jednosměrné regenerační série začínající vždy znovu po požáru.

10.1.2.2 Jednosměrné změny

Tyto změny se uskutečňují postupným posouváním dynamické rovnováhy mezi druhovým složením společenstev a jejich prostředím, měnícím se jednosměrně podél určitého ekologického gradientu v čase. Tento proces, viditelný ve změnách druhového složení, vede k postupné směně společenstev na určitém místě. Jednosměrné směny rostlinných společenstev vyvolané měnícími se podmínkami prostředí nezávisle na společenstvech se označují jako směny exogenní. Jednosměrné směny společenstev vyvolané jejich životní činností a působením na prostředí představují směny endogenní.

Oba typy směn společenstev bývají označovány jako sukcese; exogenní směny jako sukcese alogenní (TANSLEY 1929) či exodynamická, endogenní směny jako sukcese autogenní (TANSLEY l. c.) či endodynamická. Podle délky trvání bývají rozlišovány sukcese aktuální, probíhající za současného klimatu, a staleté (sekulární), nazývané též paleogenní (GAMS 1918), geologické (FURRER 1922), či hologenetické (SUKAČEV 1944), vyvolané změnami klimatu v postglaciálu („klimatogenní sukcese“).

10.2 Exogenní směny společenstev

Jejich původcem jsou primárně se měnící podmínky prostředí (např. klima), jimž se složení společenstev přizpůsobuje (proto bylo pro ně navrženo označení adaptivní změny — MORAVEC 1969). Pokud jsou změny prostředí reverzibilní, jsou reverzibilní i směny společenstev.

10.2.1 Klimatogenní směny

Tyto směny jsou vyvolávány změnami teplotního nebo srážkového režimu. Změny teplotního režimu jsou natolik pomalé, že jejich vliv na vegetaci nelze přímo sledovat. Během pleistocénu však vyvolaly několikeré zalednění rozsáhlých území severní polokoule, a tím radikální změny ve vegetaci, jejichž doznívání v postglaciálu přispělo k utváření současné vegetace (viz 10.7). Tyto klimatické změny (včetně

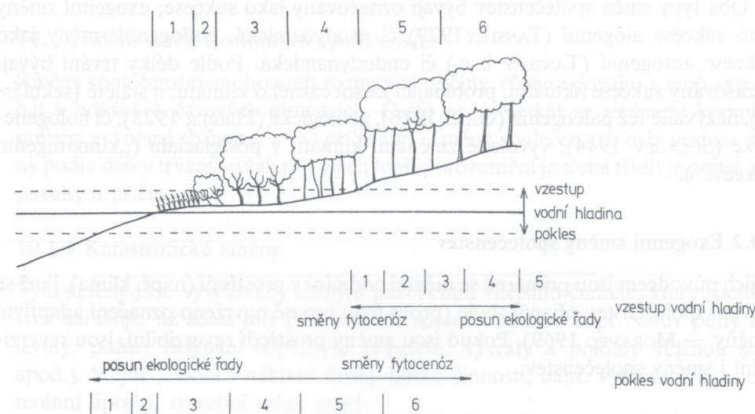
změn srážkového režimu) se projeví posunem bioklimatických zón (směny paleoklimaxů), který vyvolal posun hranic vegetačních zón, např. severní hranice lesa byla v Evropě a Asii posunuta v období atlantika asi o 200 až 400 km dále k severu (RABOTNOV 1978: 324).

10.2.2 Edafogenní směny

Tyto směny jsou vyvolávány postupnými změnami zemského povrchu, a to erozí a sedimentací, které vyvolávají změny edafických podmínek. Proto je COWLES (1911) označil jako topografické sukcese. Například zahlubování říčního koryta působí pokles hladiny podzemní vody v přilehlé údolní nivě, což vyvolá směnu hygrofilnějších společenstev za mezofilní; zanášení říčního koryta vyvolává opačné změny (obr. 124). Podobné edafogenní směny mohou být vyvolány i lidskou činností, např. odvodněním či závlahou pozemku, hnojením či jeho zastavením, a jsou dobře sledovatelné u lučních společenstev.

10.2.3 Antropogenní a zoogenní směny

Tyto směny společenstev jsou vyvolány přímým zásahem do složení a struktury společenstev buď přímo člověkem, nebo domácími zvířaty. Dochází k nim od neolitu v důsledku pastvy domestikovaných zvířat a pěstování zemědělských plo-



Obr. 124. Schematické znázornění edafogenních směn fytocenóz v údolní vodního toku: při poklesu vodní hladiny zahlubováním dna probíhají směny směrem k mezofilnějším fytocenózám a vlhkostní ekologická řada (zonace) se posouvá směrem k vodnímu toku; při vzestupu hladiny zanášením koryta probíhají směny směrem k hygrofilnějším fytocenózám a vlhkostní ekologická řada se posouvá k okraji údolí: 1 — pobřežní rákosiny, 2 — vrbové křoviny, 3 — vrbo-topolový les, 4 — střešková jasanina, 5 — jilmová doubrava, 6 — dubová habřina (hypotetická řada společenstev v české pahorkatině — J. Moravec).

din. Dnes lze tyto směny pozorovat např. při umělém zalesňování nebo nadměrné pastvě, která potlačuje spásané druhy a podporují expanzi nepoživatelných druhů, apod. Velkoplošně se uplatňují v moderním zemědělství a lesnictví a vyvolávají je i průmyslové emise a civilizační odpady („technogenní sukcese“ — RABOTNOV 1978: 320).

Změny působené ve složení společenstev lidskými zásahy bývají označovány jako degradace. Podle jejich povahy, intenzity a délky trvání se mění též komplex stanovištních faktorů. Při slabších zásazích (např. prosvětlení lesa probírkou) se mění jen fyto-klima, které vyvolá zpravidla jen převládnutí určitého druhu. V přirozených a polopřirozených listnatých lesích se tak vytvářejí faciální degradační fáze (MIKYŠKA 1964). Tyto změny jsou reverzibilní. Při intenzivnějších a dlouhodobých zásazích (např. výsadbě kultury jehličnatých dřevin po přirozeném listnatém lese) se mění i edafické faktory a tyto změny mohou být i ireverzibilní. Například vřesovištní společenstva vznikla druhotně na chudých půdách mění okyselujícím detritem hnědozemní půdotvorný proces v podzolizaci vyúsťující ve vznik druhotného podzolu. Takové procesy, označené jako degradační sukcese (MORAVEC 1969), jsou nevratné a nesou již rysy endogenních směn společenstev.

10.3 Endogenní směny společenstev — sukcese (v užším smyslu)

Hybnou silou těchto směn je působení společenstev na prostředí (zejména půdu), které se mění tak, že se stává výhodnější pro jiné společenstvo, jež postupně nahradí dosavadní. Fytocenózy (resp. celé biocenózy) přitom vytvářejí s prostředím zpětnou vazbu, v níž fytocenóza aktivně mění své prostředí a podporuje též jeho změnu působením vnějších činitelů (pedogenetických faktorů) a změněného prostředí vyvolává zpětně změnu fytocenózy v jinou. Tento proces je autoregulační a jeho směr, který je nevratný, je určován makroklimatem. Jeho projevem je postupná směna fytocenóz, počínaje strukturálně primitivními stadii a konče zpravidla vícepatrovou fytocenózou, jejíž stratifikace závisí na klimatických podmínkách. Sukcese probíhá podél ekologického gradientu v čase, avšak jednosměrně od extrémních podmínek (xerických či hydrických) k mezickému prostředí. Je typická pro osídlování ploch, které byly dosud bez vegetace nebo v němž vegetace byla zničena či porušena.

Na tyto směny společenstev upozornil již KERNER (1863: 240—244). První ucelenou syndynamickou studii zveřejnil COWLES (1899, 1901), který zavedl termíny sukcese, série a klimax v dnešním pojetí a vystihl, že sukcese vychází od hydrických a xerických stanovišť směruje k mezickému stanovišti. Za příčinu tohoto procesu však považoval fyziografické síly modelující zemský povrch, a proto svou teorii označil jako teorii fyziografickou.

Na Cowlesovy práce navázal CLEMENTS (1904: 133), který rozpoznal, že hybnou silou sukcese je působení společenstev na prostředí, a který vypracoval ucelenou teorii sukcese (1916a). CLEMENTS (1904: 107) již rozlišil primární sukces, začínající v prostoru dosud neosídleném vegetací, a sekundární sukces, nastupující na místě

zbaveném dosavadní vegetace. Sukcesi tvoří sled sukcesních stadií — od iniciálního stadia přes přechodná až po závěrečné stadium. Tato stadia považoval CLEMENTS (1904, 1907) zpočátku za samostatné formace (vymezené fyziognomicky), avšak ve své monografii o sukcesi (1916a) podířil pojetí formace své teorii sukcese a klimaxu (viz 6.2.3.1) a považoval za ní pouze klimaxová společenstva. Klimaxové formace pokládá CLEMENTS (1916a: 3, 126) za dospělé komplexní organismy a sukcesi za univerzální proces jejich vývoje. Pro jednotlivé konkrétní případy sukcese zavedl autor (1916a: 4) termín sukcesní série (či sere). Klimaxová formace představuje nejvíce mezofytní a nejrozšířenější typ společenstva dané klimatické oblasti a je charakterizována nejvyšším vegetačním patrem, jehož vznik dané klima dovoluje. Tento klimax, k němuž směřují všechny sukcesní série v oblasti, je tedy v dokonalé harmonii se stabilním prostředím a současně je výrazem makroklimatu dané klimatické oblasti. Toto je stručné vyjádření Clementsovy sukcesní a monoklimaxové teorie kritizované řadou autorů (např. TANSLEY 1920, DOMIN 1923b, SUKAČEV 1950, WHITTAKER 1953).

V okruhu curyško-montpelliérského směru byla sukcesní stadia vymezována většinou podle druhového složení jako asociace či nižší syntaxony, řidčeji podle dominanty (druhu vysoké dynamické hodnoty). Drobnější odchylky ve složení sukcesního stadia umožnilo rozlišovat sukcesní fáze — počáteční (iniciální), optimální a závěrečnou, přecházející často do iniciální fáze následujícího stadia.

Clementsův názor, že sukcese je pouze progresivní proces, kritizovali autoři, kteří uznávali i regresivní či retrogresivní sukcese, vzdalující se od klimaxu (např. GAMS 1918, TANSLEY 1920, BRAUN-BLANQUET 1964). Avšak jak zdůrazňuje WHITTAKER (1970: 70), regresivní směny společenstev bývají vyvolány nepříznivým ekologickým tlakem (např. nadměrnou pastvou či průmyslovými imisemi), který může vést až k zániku vegetačního krytu a k velkoplošné erozi půdy. V těchto případech však jde spíše o exogenní směny společenstev než o sukcesi v užším smyslu.

Rozlišení primární a sekundární sukcese má hlubší význam. Primární sukcese není jen procesem osídlování zemského povrchu vegetací, nýbrž i tvorbou prostředí biocenóz, projevující se nejvýrazněji vývojem půd. Sekundární sukcese je jen regenerací vegetace porušené či zničené vnějším zásahem, který však neporušil podstatně její prostředí, a proto ji již CLEMENTS označil jako „revegetation“ (1907) nebo „regeneration“ (1916a).

10.3.1 Primární sukcese

Během primární sukcese probíhají tyto procesy (viz též ODUM 1969):

- 1 — počet druhů (druhová diverzita)
- 2 — nadzemní výška společenstev
- 3 — počet vegetačních pater
- 4 — celková pokrývnost společenstev

stoupá
stoupá
stoupá
stoupá

- 5 — věk rostlin ve společenstvech
- 6 — celková biomasa na jednotku plochy
- 7 — množství minerálních živin v ekosystému
- 8 — množství organických látek v ekosystému
- 9 — rychlost koloběhu minerálních živin v ekosystému
- 10 — poměr celkové produkce k celkové biomase

stoupá
stoupá
stoupá
stoupá
klesá
klesá

Podle toho by závěrečné stadium mělo být optimálním stadiem, k němuž sukcese může dospět. Není tomu tak vždy, zejména pokud jde o počet druhů a vegetačních pater a produktivitu biomasy. Často sukcesní stadium předcházející závěrečnému bývá druhově bohatší, strukturně diferencovanější a produktivnější; LUDI (1932) je označil jako optimální společenstvo.

Směr sukcese a její závěrečné stadium je v dané oblasti určeno klimatem, její rychlost a specifický průběh závisí na chemických a fyzikálních vlastnostech matečné horniny a na morfologii zemského povrchu. Primární sukcese probíhá pomalu zejména na pevných horninách a na strmých skalách je často blokována opakovaným odpadáváním nahromaděné půdy. Při zazemňování vodních nádrží je její průběh rychlejší, zvláště je-li urychlován sedimentací půdního materiálu splaveného z okolí; v tomto případě se sukcese může kombinovat s exogenními směny společenstev.

Primární sukcese vyvolává současné přetváření prostředí omezováním fyzikálních a chemických extrémů, takže se stává vhodným pro stále větší počet druhů. Se stoupající výškou a pokrývností vegetace se meteorologicky aktivní povrch (ležící v iniciálním stadiu prakticky na zemském povrchu) posouvá do svrchní části nejvyššího vegetačního patra. Tím se nejen postupně vzdaluje od zemského povrchu (GEIGER 1961: 289), ale nabývá i odlišných fyzikálních vlastností. Přitom se ve stále mocnější vrstvě atmosféry vytváří fyto-klima s vyrovnanějším režimem teploty a vlhkosti.

Primární sukcese vyvolává vývoj půdy, bez něhož další průběh sukcese není možný. Proto primární sukcese a půdní vývoj vytvářejí jediný přírodní proces (MORAVEC 1969), který je v obou složkách řízen makroklimatem. Zatímco sukcese představuje postupnou směnu odlišných společenstev, lze u půdy hovořit o vývoji, během něhož zůstává základní substance sama sebou a je jen fyzikálně a chemicky měněna a diferencována (KUBIENA 1948: 30). Půdní vývoj se zrcadlí v půdně vývojových sériích představujících sled půdní typů, popř. nižších pedotaxonů. V půdě se tak sčítá působení jednotlivých sukcesních stadií. Vztah sukcesní a půdně vývojové série je však pouze funkční, nikoliv kauzální — určitá půdní série (definovaná půdně typologickými jednotkami) nemusí být nutně výsledkem působení sukcesní série těchto vegetačních jednotek (např. v důsledku geografické vikarizace vegetačních jednotek).

Klima ovlivňuje jak sukcesi, tak půdní vývoj hlavně srážkově teplotním režimem (viz 8.2.5), na němž závisí množství a pohyb vod v půdním profilu (zejména na místech bez podzemní vody či záplav). Sukcese i půdní vývoj závisí na fyzikálních a chemických vlastnostech matečné horniny či vodního prostředí, hlavně ve svých

raných stadiích. Čím více se sukcesní stadia blíží k závěrečnému stadiu (klimaxu), tím více se stírá vliv horniny na složení společenstev. Tím více se sblíží chemické i fyzikální vlastnosti půd (především ve svrchních horizontech) a tím více se půdy blíží k závěrečnému půdnímu klimaxu. To vysvětluje konvergenci sukcesních sérií na různých horninách k témuž typu závěrečného společenstva. Na některých horninách má však jak sukcese, tak půdní vývoj (včetně závěrečných stadií) odlišný průběh než na horninách „průměrného“ mineralogického složení (jako jsou např. granodiority či ruly). Tuto odlišnost vyvolávají jednak karbonátové horniny, popř. hadce, jednak horniny tvořené výlučně křemenem (křemenec, bulžňníky, ale i křemenné písky).

Zdá se, že vývoj našich klimaxových půd neproběhl v rámci jediné souvislé sukcesní a půdně vývojové série (tj. monocyklicky). Stáří těchto půd je vyšší než holocénní a lze proto předpokládat, že již během pleistocénu probíhal půdní vývoj polycyklicky (přerušování a opakování téhož půdního vývoje), popř. polygeneticky (vystřídání různých typů půdního vývoje v závislosti na změnách klimatu — na předkvartérních zvětralinových pláštích). Přitom byl půdní vývoj přerušován erozí a odnosem (dekapitací) svrchních horizontů půd, popř. sedimentací cizorodého materiálu a jeho míšením s materiálem svrchních horizontů (např. ve svahovinách).

Studium půdního vývoje bylo inspirováno znalostmi sukcese v Alpách a jeho základy položili BRAUN-BLANQUET et JENNY (1926). O poznání jeho zákonitostí se zasloužil zejména PALLMANN (1934, 1943, PALLMANN et HAFTER 1933) a o zobecnění v ucelenou nauku o půdním vývoji KUBIENA (1948).

Primární sukcese a půdní vývoj představují exogenní geodynamický faktor uplatňující se na většině povrchu souší jednak svou stabilizační funkcí, jednak přetvářením vlastností zemského povrchu tak, že se stal a nadále stává vhodným prostředím pro existenci biosféry. Geodynamickým významem se sukcese vyrovná erozi, avšak působí opačně.

10.3.2 Třídění sukcesních sérií

CLEMENTS (1907) třídil sukcesi podle výchozích podmínek (např. na koluviálních, aluviálních, eolických půdách apod.). COOPER (1913) rozlišil dvě hlavní kategorie sukcesních sérií — hydrarchní (osídlující sladkovodní prostředí) a xerarchní (osídlující suchozemské prostředí). Tyto třídící kategorie převzal i CLEMENTS (1916a) pod názvem hydrosérie a xerosérie. Xerosérie byly později rozlišeny na litosérie (na pevných skalách) a psamosérie (na písčích) a v rámci hydrosérií byly odlišeny halosérie (v nádržích se slanou vodou — WEAVER et CLEMENTS 1938). BRAUN-BLANQUET (1964: 659—660) třídil sukcesní série podle „vývojové podobnosti“, opírající se o jejich sociologickou progresi (v podstatě o diferenciaci patrovitosti) a o ráz závěrečných stadií. Závěrečnými stadii (jak sukcese, tak půdního vývoje) se však sukcesní série liší nejméně a největší rozdíly vykazují naopak v raných stadiích.

10.3.2.1 Xerosérie

V rámci xerosérií rozlišujeme:

1. Litosérie — začínají na povrchu pevných skal (obr. 125), na jejichž tvrdosti závisí jejich rychlost. Na tvrdých krystalických horninách s pomalým zvětráváním probíhají nejpomaleji. Lze předpokládat, že nejrychleji probíhají ve vlhkém tropickém klimatu celoročně příznivém jak pro zvětrávání hornin a půdní vývoj, tak pro růst rostlin. Dosud není známa doba průběhu určité litosérie až po klimax. Na lávových proudech v jz. Japonsku je pro ni uváděno období 700 let (MAJOR 1974). ATKINSON (ex MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 386) zjistil na datovaných lávových proudech na Havajských ostrovech období 400 let pro průběh litosérie až po zapojený deštný prales. Tento prales však nelze ještě pokládat za klimax, neboť se vyskytuje na málo zvětralé lávě a odlišuje se od klimaxového deštného lesa na lateritických půdách, které zde představují půdní klimax.

V mírném a chladném klimatu probíhá zvětrávání pevných hornin a půdní vývoj mnohem pomaleji, jak dosvědčují např. periglaciální kamenná moře, která nebyla během postglaciálu příliš dotčena zvětráváním. Nelze proto předpokládat, že by celá litosérie mohla proběhnout během tohoto období. Proto ani současná klimaxová společenstva nelze u nás pokládat za výsledek litosérie, která by proběhla



Obr. 125. Litosérie na silikátové skalní plošině (zprava): lišejníkové, mechové a bylinné stadium na paleoryolitu (foto J. Moravec).

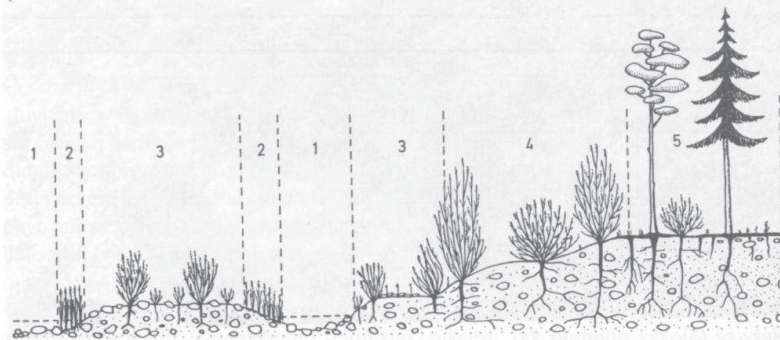
během postglaciálu. Mírně modelované nižší polohy Čech jsou kryty zvětralinovým pláštěm pleistocenního, místy i předčtvrtohorního stáří (VESECKÝ et al. 1958), kde skalní povrch nebyl odkryt od třetihor, ne-li déle. Zde mohly probíhat převážně klimatogenní směny společenstev a polycyklický až polygenetický půdní vývoj, při němž se uplatňovaly pouze určité úseky litosérií.

Litosérie lze rozlišit do dvou podskupin podle výchozí horniny: (1) silikátové litosérie — začínají na silikátových horninách a v mírném klimatu probíhají spolu s hnědozemní vývojovou sérií; (2) karbonátové litosérie — začínají na karbonátových horninách a v mírném klimatu vyvolávají rendzinovou vývojovou sérii. Jako speciální případy lze odlišit litosérii na hadcích a litosérii na křemencích a podobných horninách.

2. Xerosérie na sutích — představují zvláštní případ. Začínají lišejníkovými a mechovými stadii na jednotlivých balvanech a přispívají k poměrně rychlému nahromadění jemnozeme mezi balvany. To umožňuje brzkou invazi bylin a dřevin a vznik stadia suťového lesa, jehož další sukcese je blokována pomalým rozpadem balvanů. I tyto série lze členit na silikátové a karbonátové.

3. Psamosérie — jsou xerosérie na píscích (většinou vátých). Vyznačují se rychlým nástupem iniciálních stadií vyšších rostlin. Jejich rychlost závisí na obsahu snadno zvětratelých minerálů; jejich nedostatek psamosérií brzdí. OLSON (1958) udává průměrnou dobu psamosérie na chudých křemenných píscích u Michiganského jezera na 1000 let. Xerosérie analogické psamosériím lze očekávat na sypkých vulkanických popelích.

4. Sukcesní série na štěrcích — se mohou blížit hydrosériím, jde-li o štěrkové náplavy při vodních tocích, nebo mohou odpovídat xerosériím, jako je tomu na morénových štěrcích. Série na štěrkových náplavech (obr. 126) začínají přímo iniciálním stadiem vyšších suchozemských rostlin. Iniciálním půdním typem je rambla, která se dalším zvětráváním a pedogenezí vyvíjí v autochtonní vegu (KUBIENA 1953: 162). Půdní vývoj a sukcese urychluje sedimentace jemného mate-



Obr. 126. Schéma sukcesní série na náplavech říčky Belé (sec. JENK 1955).

riálu při záplavách. Tehdy se tyto série podobají v pokročilejších stadiích hydrosériím a v lesních oblastech směřují k trvalým společenstvům lužních lesů. Sukcesní série na morénových štěrcích začínají podobnými bylinnými stadii, liší se však od předešlých dalším průběhem i odpovídající půdní sérií.

Na silikátových a karbonátových štěrcích se setkáváme s odlišnými sukcesními a půdně vývojovými sériemi. Tyto série probíhají poměrně rychle a jsou někdy datovatelné stářím náplavů nebo morén. Například na dolomitových štěrcích v subalpinském stupni švýcarských Alp trvá průběh série od iniciálního stadia na surové skeletovité půdě po subalpinský klimaxový les na silně podzolované humusokarbonátové lesní půdě přes 1000 let (BRAUN-BLANQUET, PALLMANN et BACH 1954). Na silikátových morénách probíhá sukcese rychleji, jak bylo zjištěno při ústupu ledovců. Na morénách Morteračského ledovce ve švýcarských Alpách ve výšce ca 1800—1900 m proběhla série od iniciálního stadia po klimaxový subalpinský les údajně za ca 150 let (BRAUN-BLANQUET 1964: 674—676).

10.3.2.2 Hydrosérie

Hydrosérie osídľují vodní nádrže při jejich zazemňování, na němž se zpravidla účastní i sedimentace materiálu splaveného z okolí. Lze rozlišit:

1. Sladkovodní hydrosérie eutrofních vod — začínají stadii ponořených rostlin a pokračují v mírném klimatu přes stadia rákosin, popř. vysokých ostřic a vrbových křovin k trvalým společenstvům lužního lesa. Tyto hydrosérie se účastní hlavně zazemňování mrtvých říčních ramen (obr. 127).

2. Sladkovodní hydrosérie oligotrofních až dystrofních vod — probíhají v oligotrofních jezerech a v jezírcích v komplexech rašelinišť.

3. Hydrosérie slaných a brakických vod (halosérie) — uplatňují se zejména při zazemňování přímořských lagun a vyznačují se účastí halofytů v raných sukcesních stadiích.

10.3.3 Závěrečné sukcesní stadium — klimax

Již KERNER (1863) si povšiml, že řetěz směn společenstev končí určitým závěrečným členem. COWLES (1899) zjistil, že závěrečným členem sukcese je nejvíce mezofilní společenstvo dané oblasti a zavedl pro něj termín klimaxový (tj. vrcholící) typ neboli klimax. CLEMENTS (1916a: 105, 125) odhalil příčiny tohoto jevu: klimax již nepůsobí v prostředí takové změny, které by umožnily invazi jiného společenstva. Autor předpokládal, že každá úplná sukcesní série končí klimaxem, a to jedinou klimaxovou formací odpovídající klimatu (monoklimaxová teorie — l. c.: 165) a rozšířeně v dané klimatické oblasti (pokud nebyla odstraněna člověkem).

Monoklimaxová teorie může platit jen při fyziognomickém třídění vegetace do široce pojatých formací. Při studiu sukcese pomocí syntaxonů vymezených na základě druhového složení se však ukázalo, že v určité klimatické oblasti se může



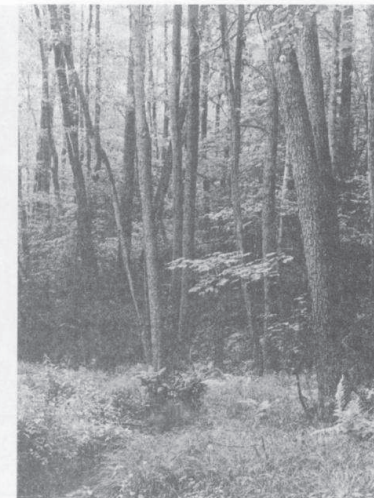
Obr. 127. Mrtvá ramena řek jsou dějištěm sladkovodní hydrosérie (foto J. Kocourková).

vyskytovat několik klimaxových syntaxonů (v ranku asociací i svazů) v závislosti na půdních podmínkách. Tento poznatek vedl ke vzniku polyklimaxové teorie, zastávané hlavně fytocenology curyšsko-montpelliérského směru.

CLEMENTS (1936) ve snaze interpretovat v rámci teorie sukcese nejrůznější vegetační jevy zavedl řadu typů klimaxu: subklimax představuje stadium předcházející klimaxu, patřící již k téže formaci, avšak lišící se od klimaxu dominantami. Termíny preklimax a postklimax mají vyjádřit extrazonální výskyt klimaxových společenstev (viz 11.1.1). Termíny disklimax a plagioklimax se vztahují se na náhradní společenstva nastupující na místo klimatického klimaxu v důsledku rušivých antropozoogenních vlivů. Panklimax má být nadřazená jednotka spojující klimaxy tvořené dominantami shodných vrůstových forem a patřícími do týchž rodů. Výraz euklimax znamená klimax určitého minulého období, v němž dominovala určitá taxonomická skupina rostlin. CLEMENTS (1936: 264) opustil svoji poučku, že dlouhodobé trvání určitého stadia není kritérium klimaxu a zavedl pro dlouhodobá sukcesní stadia označení serklimax. K rozmnožení roje různých klimaxů přispěli i TUXEN et DIEMONT (1936, 1937) zavedením termínu paraklimax pro závěrečná stadia na chudých písčitých půdách.



Obr. 128. Klimaxová jedlobučina v Boubínském pralese (foto J. Moravec).



Obr. 129. Trvalé lesní společenstvo s *Alnus glutinosa* na podmáčených údolních polohách (foto J. Moravec).

WHITTAKER (1953: 53—54) právem kritizoval Clementsovu nedůslednost a mnohoznačnost jeho pozdějšího pojetí klimaxu a omezil definici klimaxu pouze na „trvalý stav (steady-state) produktivity a struktury společenstva s dynamickou rovnováhou jeho populací určenou stanovištěm“. Proto pro něho mizí rozdíl mezi klimaxovými společenstvy a sukcesními stadii s výjimkou stadií zřetelně nestálých (1. c.: 55). Autor přizpůsobil polyklimaxovou teorii teorii vegetačního kontinua pod názvem „climax pattern hypothesis“ (kterou sám považuje za syntézu monoklimaxové a polyklimaxové teorie); uznává (1. c.: 59) odlišnost klimaxových porostů v určité klimatické oblasti, avšak nepovažuje je za odlišné klimaxové asociace, nýbrž za součást jediné klimaxové mozaiky s plynulými přechody.

Na základě dosavadních poznatků lze rozlišit dva typy závěrečných stadií: 1. klimaxy — závěrečná stadia na polohách odkázaných pouze na srážkovou vodu (obr. 128), 2. trvalá společenstva — závěrečná stadia na polohách ovlivněných podzemní nebo záplavovou vodou.

Klimax nebo trvalé společenstvo může být reprezentováno jen zcela přirozenými, tj. spontánně a bez lidského vlivu vzniklými společenstvy. Termín trvalé společenstvo (Dauergesellschaft) zavedli BRAUN-BLANQUET et JENNY (1926: 186) v poněkud širším pojetí, tj. zahrnující i sukcesní stadia dlouhodobě stabilizovaná vnějšími podmínkami, zejména geomorfologickými.

V určité klimatické oblasti je účelné rozlišit klimatický klimax, který představuje



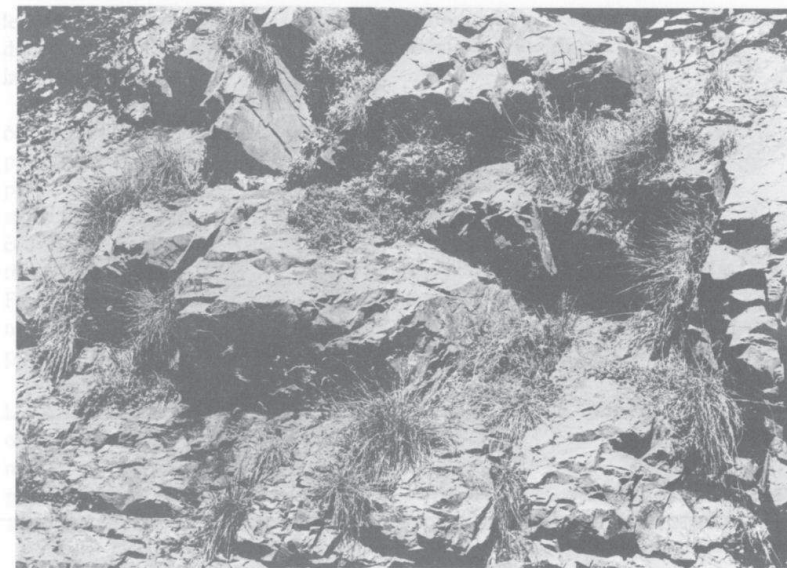
Obr. 130. Subklímaxové lesní společenstvo (*Lunario-Aceretum*) na suti pod mrazovým srubem (foto J. Moravec).

závěrečné stadium na středně minerálně bohatých horninách a současně reprezentuje zonální vegetaci dané oblasti, a edafické klimaxy (včetně paraklimaxu), jež tvoří závěrečná stadia na fyzikálně a chemicky odlišných horninách (např. karbonátových). Trvalá společenstva představují azonální typy vegetace a jsou vázána především na údolní polohy (obr. 129). Z praktických důvodů je užitečné ponechat pojem subklímax pro stadium předcházející klimaxu a náležící k téže formaci (obr. 130).

Sukcesní stadia dlouhodobě stabilizovaná vnějšími podmínkami (např. na pomalu zvětrávajících skalách) není správné označovat jako trvalá společenstva, jelikož nepředstavují závěrečné stadium sukcese. Proto bylo pro ně navrženo označení blokovaná sukcesní stadia (MORAVEC 1969: 160 — obr. 131).

Soubor sukcesních sérií vedoucích k témuž klimatickému klimaxu označil BRAUN-BLANQUET (1964: 664) jako klimaxový komplex* a oblast určitého klimaxového komplexu jako klimaxovou oblast. Klimaxové oblasti mohou odpovídat potenciálnímu rozšíření určitého klimaxového společenstva. Tyto oblasti tvoří úseky vegetačních zón (pásů); v horách vytvářejí výškové vegetační stupně (viz 11.1). Klimaxové oblasti se po vzoru Braun-Blanqueta pojmenovávají podle svazu, do něhož klimaxová asociace náleží.

* V podobném smyslu použil SCHWICKERATH (1954) termín Gesellschaftsring (prsteneц společenstev).



Obr. 131. Blokované sukcesní stadium na skalním svahu (foto J. Moravec).

V geologicky či geomorfologicky pestrém území se lze setkat zpravidla s jedním klimatickým klimaxem doprovázeným několika edafickými klimaxy. Kromě toho se zde mohou extrazonálně vyskytovat ostrůvky klimaxů sousedních oblastí podmíněné mezoklimaticky (j. či s. expozicí nebo inverzní polohou). Tento soubor závěrečných stadií určitého makroklimaticky jednotného území nazvali TÜXEN et DIEMONT (1937) jako klimaxový roj (Klimaxschwarm).

10.3.4 Sekundární sukcese — regenerace

Sekundární sukcese probíhá na půdách již víceméně vyvinutých, na nichž byla původní společenstva zničena, porušena či nahrazena náhradními společenstvy nebo umělými kulturami. Její průběh je díky vyvinuté půdě nesrovnatelně rychlejší, a proto byla a je studována mnohem častěji než primární sukcese. Sekundární sukcese nevyvolává půdní vývoj, ale jen znovuoobnovení původních vlastností svrchních horizontů, jaké byly pod původními společenstvy.

Přírozených příčin vedoucích k částečnému či úplnému zničení vegetace a tím k obnažení půdy není mnoho a působí spíše náhodně a maloplošně, např. větrná smršť nebo požár vyvolaný bleskem či samovznícením. Daleko častěji dochází k sekundární sukcesi na plochách, jejichž vegetační kryt byl změněn nebo zničen



Obr. 132. Pasekové sukcesní stadium s *Chamerion angustifolium* (foto J. Moravec).



Obr. 133. Regenerace bylinného a keřového patra mediteránního lesa s *Pinus halepensis* z podzemních orgánů po požáru (foto J. Moravec).

lidskou činností, např. na opuštěných polích, pastvinách, loukách a sadech, na lesních mýtinách, ba i v bývalých lidských sídlech. V poslední době se s ní setkáváme na přemístěných zeminách, půdách zbavených svrchního horizontu (zejména na staveništích) a konečně i na opuštěných skládkách odpadků. Na rozdíl od primární sukcese bývají iniciální stadia sekundární sukcese často druhově velmi bohatá a v průběhu série se počet druhů spíše snižuje, než zvyšuje.

Lze rozlišit zhruba 4 hlavní typy sekundárních sukcesních sérií:

1. Série na opuštěných polích — představují nejúplnější sled stadií, počínaje stadiem jednoletých plevelů. Série pokračují pronikáním dvouletých plevelů a dále i vytrvalých bylin, hlavně trav. Do stadia vytrvalých bylin pronikají keře a do jejich skupin semenáčky rychle rostoucích světlomilných stromů. Při stoupajícím zastínění ustupují světlomilné byliny a umožňují nástup stínomilných bylin. Nakonec pronikají stínomilné dřeviny, tvořící stromové patro závěrečného stadia.

2. Série na ruderalních stanovištích — mají podobný průběh jako předešlé série, avšak jejich iniciální stadia tvoří ruderalní jedno- až dvouleté druhy.

3. Série na opuštěných loukách a pastvinách — jsou ovlivněny výchozím stavem porostu a jeho stanovištními podmínkami. Poměrně rychle probíhají na nehněných jednosečných loukách a pastvinách horských oblastí, v nichž jsou téměř vždy přítomny semenáčky dřevin (u nás borovice, břízy a smrku). Zapojené lesní stadium (nikoliv však závěrečné) se tak může vytvořit během necelé deseti-

letí. Hnojené louky odolávají déle invazi dřevin intenzivnější konkurencí a hromaděním odumřelé biomasy, přičemž se původní souvislý drn rozpadá na trsy trav izolované stařinou.

4. Série na lesních mýtinách — představují regeneraci lesního společenstva, z něhož bylo odstraněno pouze stromové patro. Začíná většinou bylinnými pasekovými společenstvy (obr. 132), která jsou tím odlišnější, čím stinnější bylo původní stromové patro. Tato společenstva jsou na výživnějších půdách brzy vystřídána keřovým stadiem, v němž se již zmlazují dřeviny původního lesního společenstva. Na chudých půdách se mnohdy vytvářejí paseková stadia s převládajícími třtinami (rod *Calamagrostis*), které svou odumřelou biomasou brzdí nástup dřevin. Po odstranění stromového patra světlých, zejména jehličnatých lesů zůstává bylinné patro takřka beze změny a přímo v něm se zmlazují původní dřeviny. Tuto pouhou regeneraci stromového patra lze již sotva označit jako sukcesí.

Do rámce sekundární sukcese bývají řazeny regenerace lesních a keřových společenstev po požáru („pyrogenní série“). I v řadě těchto případů nelze hovořit o sukcesí, jak upozorňují TRABAUD et LEPART (in POISSONET et al. 1981: 105—116), nýbrž o regeneraci nadzemních pater z podzemních orgánů vytrvalých rostlin, které požár přežily; ve středomořských lesních a keřových společenstvech se tak keřové a bylinné patro může regenerovat již během prvních dvou let po požáru (obr. 133).

10.4 Metody studia dynamiky rostlinných společenstev

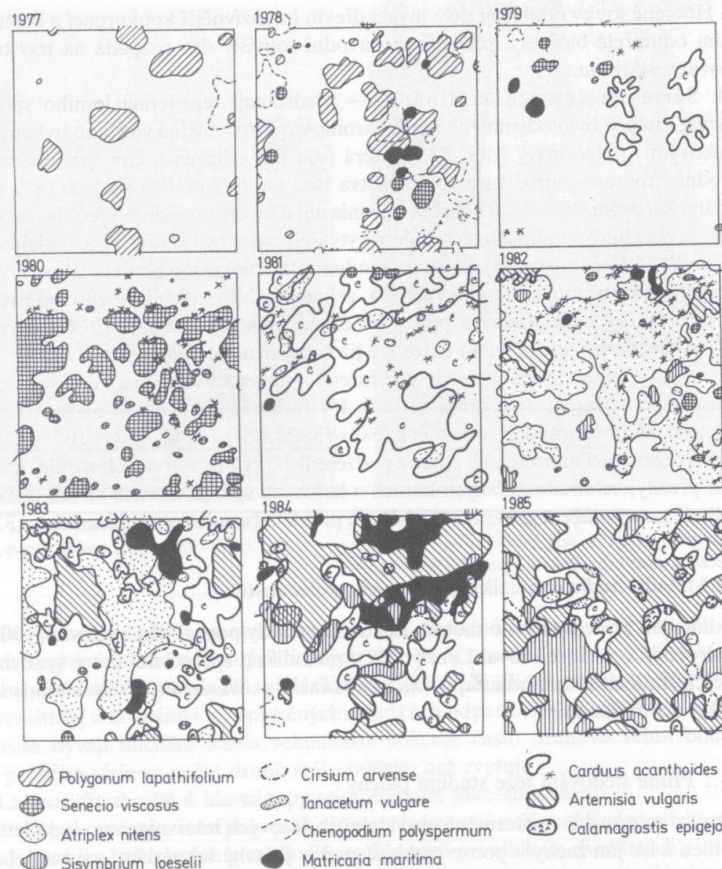
Uvádíme jen principy těchto metod. Základní metody popsal již CLEMENTS (1907) a podrobněji o nich referoval LÜDI (1932); metodikou zpracování dat v syndynamických studiích se zabývali např. VAN DER MAAREL et WERGER (1978). Metody lze rozdělit do tří skupin:

10.4.1 Přímé sledování těže studijní plochy

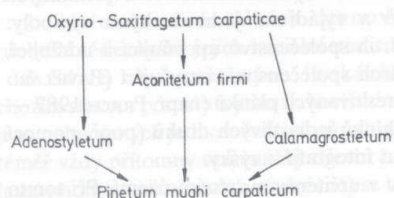
Sledování se provádí ve víceméně pravidelných časových intervalech po řadu let až desetiletí a lze jím zachytit pouze rychlejší změny (hlavně sekundární sukcesí). Lze rozlišit dva typy sledování:

1. Sledování trvalých ploch, pevně vymezených ve společenstvech, většinou menších, než je jejich minimiáreal. Změny porostů jsou zachycovány např. vegetačními snímky, v nichž bývá někdy uváděna též dynamická hodnota přítomných druhů, odhadnutá zpravidla subjektivně a vyjádřená jednoduchými symboly: ↑ — druh společenstvo budující, □ — druh společenstvo upevňující a udržující, — — druh dynamicky neutrální, ↓ — druh společenstvo rozrušující (PAVILLARD 1919, 1920); lze též použít opakovaně zakreslovaných plánek (např. PRACH 1987 — obr. 134) rozmístění jedinců, trsů nebo shluků jednotlivých druhů (popř. pomocí čtverce opatřeného sítí) nebo opakovanou fotografií z výšky.

2. Mapování změn hranic společenstev v určitém omezeném území. Při tomto



Obr. 134. Grafické zachycení změn ve vegetaci na trvalé ploše (5 × 5 m) na mosteckých výsypkách (sec. PRACH 1987).



Obr. 135. Šipkové schéma sukcese na žulové sutě v subalpinském stupni Tater (sec. KLIKA 1955a).

mapování jsou hranice společenstev určovány většinou podle dominant nebo celkové fyziognomie a druhové složení není detailně sledováno. Lze též použít starších map studovaného území, a to jak vegetačních (jsou-li k dispozici), tak pouze topografických. Tato metoda je vhodná např. při sledování zazemňování vodních nádrží.

10.4.2 Studium společenstev na paralelních plochách

Toto studium se opírá o rekonstrukci sledu směn společenstev na základě současných společenstev odpovídajících jednotlivým sukcesním stadiím. Série studijních ploch je umístěna podle určitého ekologického gradientu, který odpovídá gradientu probíhajícímu během sukcese. Při použití této metody je nutné dbát na to, aby plochy byly umístěny ve srovnatelných podmínkách, a to na stejné matečné hornině a při stejné konfiguraci terénu. Metoda se může snadno stát zdrojem omylů, zejména je-li stáří stadií vyvozováno pouze ze změn zjištěných v prostředí. Nebezpečí omylu se snižuje tam, kde jsou studované porosty datovatelné, např. na lávových proudech známého stáří, v předpolí ustupujícího ledovce, na polích opuštěných v určitém roce apod.

10.4.3 Studium zbytků rostlinných společenstev

Toto studium je možné jen tam, kde dochází k sedimentaci a konzervaci zbytků rostlin. Takové lokality se však nevyskytují v každém území. Používané metody spadají mimo rámec fytoecologie a nejsou v syndynamických studiích běžně užívány, poskytují však základní informace pro historii vegetace (viz 10.7).

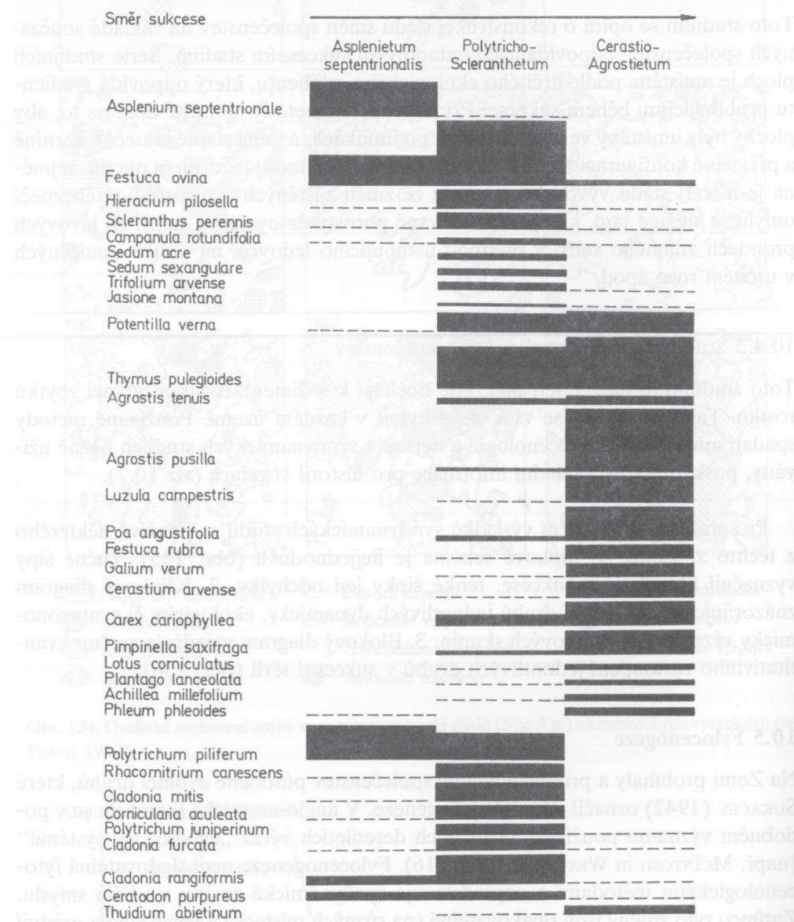
Pro grafické znázornění výsledků syndynamických studií se používá některého z těchto způsobů: 1. Šipkové schéma je nejjednodušší (obr. 135). Tučné šipy vyznačují hlavní směr sukcese, tenké šipky její odchylky. 2. Křivkový diagram znázorňuje změny počtu druhů jednotlivých dynamicky, ekologicky či syntaxonomicky významných druhových skupin. 3. Blokový diagram vyjadřuje změnu kvantitativního zastoupení jednotlivých druhů v sukcesní sérii (obr. 136).

10.5 Fylocenogeneze

Na Zemi probíhaly a probíhají změny společenstev působené evolucí druhů, které SUKACEV (1942) označil jako fylocenogeneze. V anglo-americké literatuře se v podobném významu používá v posledních desetiletích výraz „evoluce ekosystémů“ (např. McINTOSH in WEST et al. 1981: 16). Fylocenogeneze není sledovatelná fytoecologickými metodami a nepředstavuje syndynamické změny v užším smyslu. Zatímco tyto změny jsou opakovatelné (na různých místech) a jejich stadia existují v přírodě současně, je fylocenogeneze neopakovatelná (podobně jako fylogeneze) a její starší stadia již neexistují. Proto se o fylocenogenezi píše vesměs jen na

teoretické úrovni a bývá k ní přihlíženo v některých klasifikacích rostlinných společenstev (SOČAVA 1944).

Fylocenogeneze probíhá nezávisle na sukcesi či exogenních směnách společenstev, nemůže je tedy urychlit a může se týkat kteréhokoliv jejích stadia. V mírných a chladných oblastech je patrně pomalejší než primární sukcese — probíhá tisíci- až desetitisíci lety (i déle), během nichž se primární sukcese může několikrát opakovat



Obr. 136. Blokový diagram změn pokryvnosti druhů v xerosérii na silikátových horninách ve středním Pootaví (sec. MORAVEC 1979).

(SUKAČEV I. c.). Naopak studie sukcese v tropech naznačují, že evoluce druhů může být rychlejší než primární sukcese na pevných horninách (lávových proudech — MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 386, 400). Autoři upozorňují, že v některých kontinentálních územích tropů neproběhly od mezozoika, tj. po ca 125 miliónů let větší geologické a geomorfologické změny, a proto současný deštný les nelze pokládat za výsledek sukcese, nýbrž fylocenogeneze, která zde probíhala na vyvinutých půdách snad již od pralesů obřích přesliček a kapradin.

10.6 Novější názory a směry v syndynamice

Gleasonovo individualistické pojetí společenstev bylo znovuoživeno v anglo-americké oblasti v redukcionistickém pojetí vegetační dynamiky (na rozdíl od ekosystémového pojetí uvedeného v předešlých statích — viz MORAVEC 1989). Toto pojetí vychází z názoru, že vegetační dynamiku lze odvodit z životních vlastností, chování a konkurenčních vztahů přítomných druhů (např. PEET et CHRISTENSEN in VAN DER MAAREL 1980b: 131—140). K jeho vzniku přispěly též výsledky populační biologie, které bylo možno použít pro modelování a předpověď vegetační dynamiky na počítačích.

Redukcionistické pojetí probudily DRURY et NISBET (1973) popřením platnosti základních jevů sukcese (změnu prostředí ranějším stadiem ve prospěch pokročilejšího stadia, jednosměrnost sukcese, význam půdního vývoje) argumentací opírající se hlavně o poznatky z některých sekundárních sukcesí. Autoři prohlašují, že většinu jevů sukcese lze vysvětlit rozdílnou rychlostí růstu, rozdílnou dlouhověkostí a různou kolonizační schopností jednotlivých druhů přizpůsobených k různým úsekům gradientů prostředí. Na tento přístup navázal HORN (1976) a rozlišil dva procesy: 1. obligátní sukcesi, odpovídající Clementsově teorii, a 2. konkurenční hierarchii, v níž se uplatňuje mechanismus, který popsali DRURY et NISBET (I. c.) a který platí pro některé sekundární sukcese; v raných stadiích převládou rychle rostoucí, často jednoleté druhy, v pokročilejších stadiích druhy víceleté, schopné konkurovat i při hustém zápoji, avšak schopné růst i v raných stadiích (tento proces lze pozorovat při regeneraci keřových a lesních společenstev po požáru — viz 10.3.4). CONNELL et SLATYER (1977) rozlišili tři modely sukcese: 1. usnadňující (facilitační), odpovídající obligátní sukcesi podle Horna, resp. Clementse, 2. toleranční, odpovídající konkurenční hierarchii, 3. inhibiční, při němž druhy ranějších stadií brání nástupu druhů pokročilejších stadií.

Redukcionistické pojetí sukcese lze shrnout do těchto bodů (MORAVEC 1989):

1. Sukcese je gradient v čase, tzn. že je složena ze široce se překrývajících populačních křivek druhů v průběhu času, představujících kontinuum a nikoliv sled relativně stabilnějších sukcesních stadií.

2. Sukcese je populační (nikoliv ekosystémový) proces, který vyplývá a může být předpověděn ze životních vlastností potenciálně dominantních druhů společenstev.

Uvedené názory jsou poplatné jednak tomu, že nerozlišují různé typy vegetační dynamiky, jednak sledování pouze dominantních druhů, majících pro vymezení sukcesních stadií malý význam (SCHMIDT 1981: 37). Z polemiky mezi redukcionisticky a ekosystémově orientovanými badateli (např. WEST et al. 1981) je zřejmé, že v přírodě se lze setkat s různými jevy, z nichž některé podporují jedno, jiné druhé stanovisko a že se v řadě případů oba názory spíše doplňují, než vzájemně vylučují. Zhodnocení použitelnosti a přínosu matematických modelů v syndynámice přinese pravděpodobně až budoucí desetiletí.

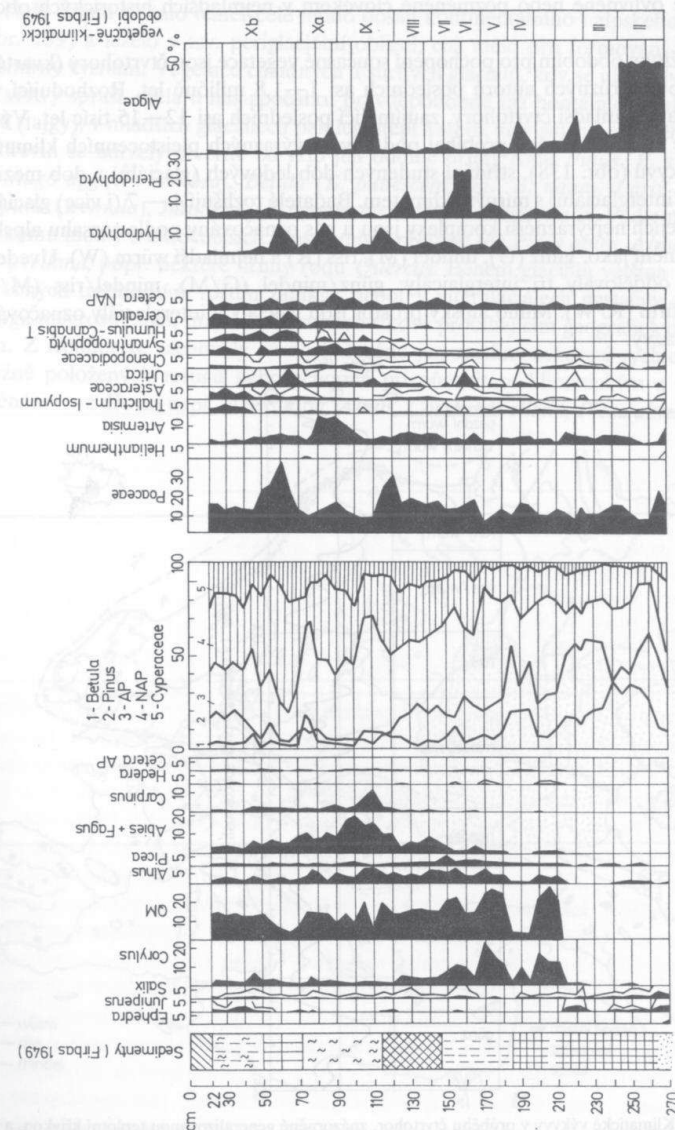
Na evropském kontinentě vyvolala oživení zájmu o přesnější studium sukcese za využití numerických technik „Pracovní skupina pro studium sukcese na trvalých plochách“, ustavená v r. 1973 při Mezinárodní společnosti pro studium vegetace. Tato skupina přispěla k zjemnění analytických metod a k použití pokusů v syndynamice (např. VAN DER MAAREL 1978, 1981, SCHMIDT 1981).

Směny rostlinných společenstev probíhaly v minulosti v závislosti na fyziografických změnách zemského povrchu a na změnách klimatu. Přitom se kombinovaly směny exogenní s endogenními, popř. s fylogenezí. Skutečný průběh směn společenstev v paleovegetacích, tvořených z určitých paleoflór, představuje historii vegetace až po současnost. Pro historii vegetace je užíván termín synchronologie (BRAUN-BLANQUET 1964); u nás se však prosazuje termín paleogeobotanika, která je definována poněkud širěji, a to jako ta součást paleoekologie, jež studuje rostlinnou složku paleoekosystémů se všemi vnějšími i vnitřními vazbami. Hlavními metodami jsou pylové analýzy, analýzy makroskopických zbytků rostlin a vyhodnocování archívních údajů.

Pylové analýzy vycházejí z poznatku, že pylová zrna nebo spory (sporumorfy) uvolňované do prostoru rostlinami se v časovém sledu ukládají a uchovávají v některých typech sedimentů (vodních, rašelinných, aluviálních aj.). Z kvalitativního a kvantitativního vyhodnocení sporomorf jednotlivých vrstev (pylových spekter) lze usuzovat na charakter a základní složení vegetace lokální (na místě sedimentace), extralokální (v bližším okolí) a regionální (ve vzdálenějším okolí). Pylový diagram (obr. 137) graficky vyjadřuje relativní zastoupení sporomorf v analyzovaném profilu v průběhu času.

Analýzy makroskopických zbytků umožňují přesnější rekonstrukci především lokálních společenstev (vodních, rašeliných). Jsou však užívány i v paleoetnobotanice, která studuje staré kulturní plodiny a vztah zaniklých společenských kultur k vegetaci.

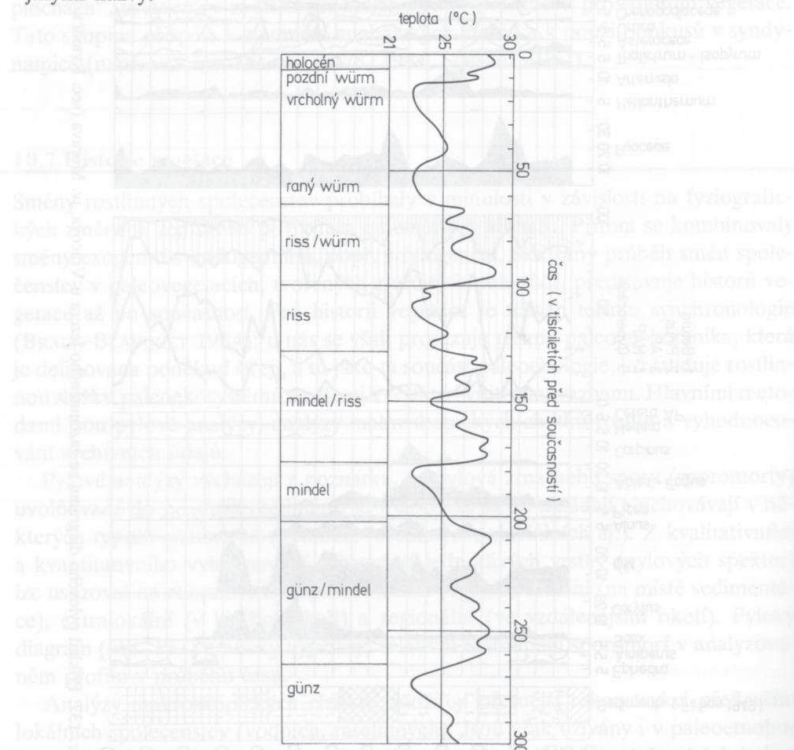
Archivní údaje doplňují poznatky získané předešlými metodami, ale týkají se již



Obr. 137. Příklad pylového diagramu ze zazemněného jezera u Vracova, jv. Morava (sec. RYBNÍČKOVÁ et RYBNÍČEK 1972 — zjednodušeno).

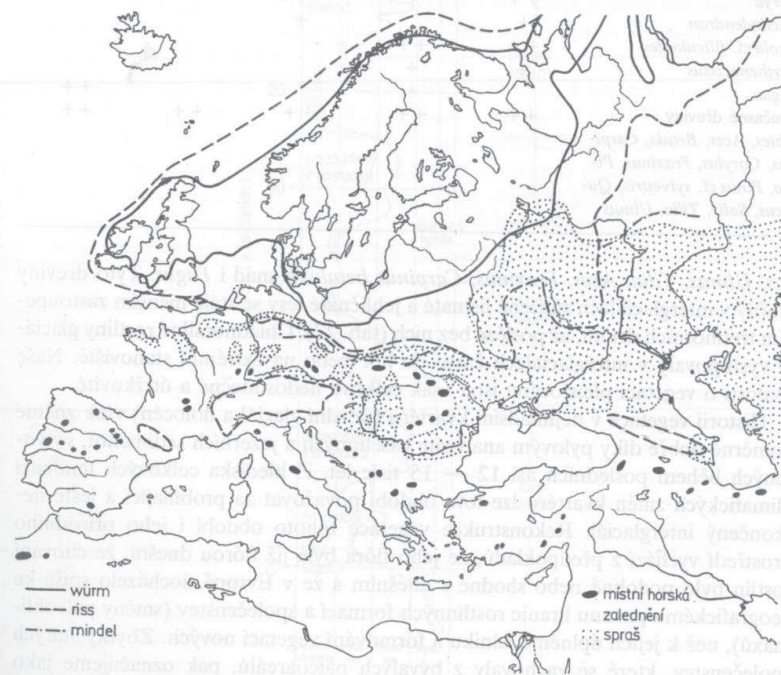
vegetace ovlivněné nebo pozměněné člověkem v nejmladších historických obdobích.

Důležitým obdobím pro pochopení současné vegetace jsou čtvrtohory (kvartér), trvající podle různých autorů posledních asi 1—1,8 milionů let. Rozhodující význam mají nejmladší čtvrtohory, zaujímající posledních asi 12—15 tisíc let. Vývoj vegetace ve čtvrtohorách probíhal pod vlivem výrazných pleistocenních klimatických výkyvů (obr. 138), střídání studených dob ledových (glaciálů) a dob meziledových (interglaciálů) s mírným klimatem. Badatelé rozlišují 4—7 (i více) glaciálů, z nichž jejich nejvýraznější komplexy jsou u nás označovány podle rozsahu alpského zalednění jako: günz (G), mindel (M), riss (R) a nejmladší würm (W). Uvedené glaciály oddělovaly tři interglaciály: günz/mindel (G/M), mindel/riss (M/R) a riss/wurm (R/W). Mimo alpský prostor jsou glaciály a interglaciály označovány jinými názvy.



Obr. 138. Klimatické výkyvy v průběhu čtvrtohor, znázorněné generalizovanou teplotní křivkou, a jim odpovídající střídání dob ledových a meziledových (sec. EMILIANI 1961 — upraveno).

Naše území zůstalo téměř celé mimo dosah kontinentálního i alpského ledovce (obr. 139) a leželo v tzv. periglaciální oblasti, což mělo pro formování vegetace nesmírný význam. Vegetace chladných a suchých glaciálů, kdy se ukládaly mohutné vrstvy spraší, měla u nás zpočátku pravděpodobně ráz boreálních jehličnatých lesů (tajgy), v mladších glaciálech pak lesostepi a stepi, ve vyšších polohách tundry. Z dřevin se udržely severně od Alp jen odolné druhy rodů *Pinus* (*P. sylvestris*, *P. mugo* agg., *P. cembra*), *Betula* (*B. pubescens* agg., *B. nana*), *Larix decidua*, *Populus* (*tremula*), *Juniperus* (*J. communis* i subsp. *alpina*), *Salix*. Podle novějších výzkumů mohly z náročnějších dřevin místy přetrvat též *Picea abies*, *Alnus*, *Corylus avellana*, popř. některé druhy rodu *Quercus*. Během glaciálů většina teplotně náročných třetihorních rostlin zanikla, neboť v interglaciálech nestačily z jižních refugií imigrovat zpět, m. j. i kvůli rovnoběžkově probíhajícímu geografickému bariérám. Z třetihor se zachovaly až do holocénu jen rostliny schopné rychle se šířit z jižně položených refugií nebo schopné přizpůsobit se klimatickým a půdním změnám — z dřevin např. *Abies alba*, *Alnus*, *Corylus avellana*, *Picea abies*, *Quer-*



Obr. 139. Rozsah zalednění během jednotlivých čtvrtohorních ledových dob a rozsah sprašových usazenin v Evropě (sec. WALTER et STRAKA 1970 — upraveno).

Tab. 27. Úbytek vůdčích třetihorních elementů v interglaciálních střední a sz. Evropy (podle pylových analýz — sec. WALTER et STRAKA 1970 a VAN DER HAMMEN et al. 1971, upraveno)

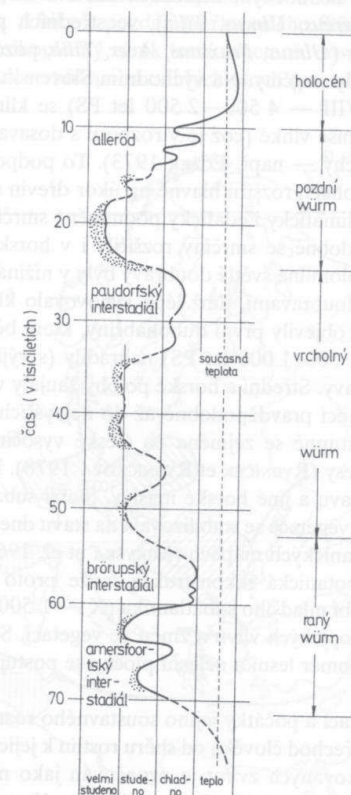
Interglaciál (IG)	Poslední IG nejstaršího kvartéru waal, günz/donau/günz	IG cromer günz/mindel	IG holstein mindel/riss	IG eem riss/würm	(IG) holocén
± roků před současností	800 000	550 000	350 000	100 000	6 000
<i>Sequoia</i>	+				
<i>Sciadopitys</i>	+				
<i>Cupressaceae</i>	+				
<i>Nyssa</i>	+				
<i>Ostrya</i>	++				
<i>Juglans</i>		+			
<i>Eucomia</i>	++	+			
<i>Tsuga</i>	++	+	+		
<i>Pterocarya</i>	++	+	+		
<i>Carya</i>	++	+	+		
<i>Phellodendron</i>	+		+		
<i>Azola cf. filiculoides</i>	++	++			
<i>Parthenocissus</i>	+	+			
<i>Fagus</i>		+			++
Současné dřeviny	++	++	++	++	++
<i>Abies</i> , <i>Acer</i> , <i>Betula</i> , <i>Carpinus</i> , <i>Corylus</i> , <i>Fraxinus</i> , <i>Picea</i> , <i>Pinus cf. sylvestris</i> , <i>Quercus</i> , <i>Salix</i> , <i>Tilia</i> , <i>Ulmus</i>					

cus, *Ulmus*, *Tilia*, *Acer*, *Fraxinus*, *Carpinus betulus* a snad i *Fagus*. Tyto dřeviny tvořily v interglaciálních smíšené listnaté a jehličnaté lesy se stále menším zastoupením třetihorních druhů, až posléze bez nich (tab. 27). Chladnomilné rostliny glaciálů vystupovaly v interglaciálních často do hor nebo na extrémní stanoviště. Naše znalosti o vegetaci pleistocénu jsou však celkově nedostatečné a útržkovité.

Historii vegetace v nejmladším kvartéru (pozdní glaciál a holocén) však známe poměrně dobře díky pylovým analýzám rašelinných a jezerních sedimentů, vytvořených během posledních asi 12 — 15 tisíc let. Z hlediska celkových tendencí klimatických změn kvartéru lze toto období považovat za probíhající a ještě nekončený interglaciál. Rekonstrukce vegetace tohoto období i jeho přírodního prostředí vychází z předpokladů, že jeho flóra byla již flórou dnešní, že chování rostlin bylo podobné nebo shodné s dnešním a že v Evropě docházelo spíše ke geografickému posunu hranic rostlinných formací a společenstev (směny paleoklimaxů), než k jejich úplnému zániku a formování vegetací nových. Zbytky starých společenstev, které se zachovaly z bývalých paleoareálů, pak označujeme jako reliktní. Rekonstrukce prostředí (klimatu, půdy) vychází ze známých nároků a vazeb rostlinných druhů a společenstev na stanoviště.

Podle rázu vegetace a klimatu byl nejmladší kvartér rozčleněn do několika klimaticko-vegetačních period (lišících se u jednotlivých autorů podle území a stratigrafických podkladů). Pro naše území zatím nejlépe vyhovuje periodizace, kterou navrhl FIRBAS (1949) pro střední Evropu (obr. 140) a kterou lze na základě radio-karbonového (^{14}C) datování absolutně synchronizovat s jinými periodizacemi.

V pozdnoglaciálních obdobích I — III (14 000 — 10 200 let PS, tj. před současností), odpovídajících staršímu dryasu, allerödu a mladšímu dryasu se střídaly chladnější a teplejší klimatické výkyvy. Na našem území lze předpokládat střídání chladné stepi a lesostepi v nejnižších polohách, lesotundry a březoborových lesů ve středních polohách a tundry s lesotundrou v horských polohách. Tyto údaje nejsou



Obr. 140. Schematický průběh teploty (podle odhadu) v průběhu poslední doby ledové (würm) až po dnešek (sec. WALTER et STRAKA 1970 — upraveno): tečkované — hlavní období tvorby spraše.

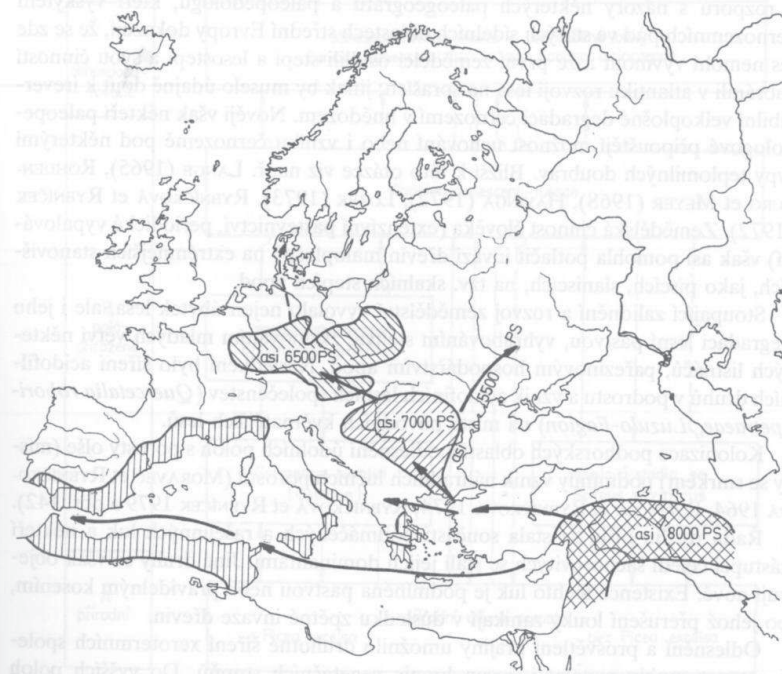
zatím dostatečně doloženy pro malý počet pylových analýz, hlavně z vyšších poloh.

Počátkem holocénu (před asi 10 200 léty) se naše území postupně oteplovalo a s výjimkou nejvyšších poloh je začal krýt les. V preboreálu (IV — 10 200—9 800 let PS) se v nížinách na spraších ještě udržela lesostep z mladšího dryasu, na niž navazovaly březoborové lesy, zakrslé porosty borovice (kleč) a břízy; v nejvyšších polohách je předpokládána horská tundra. V boreálu (V — 9 800—8 000 let PS) jsou již v nížinách zjištěny duboborové lesy, na něž jako vyšší stupeň navazovaly borové lesy s lískou a výše porosty zakrslých borovic (kleč) a bříz až vysoko do hor. V atlantiku (VI, VII — 8 000—4 500 let PS) za teplého vlhkého holocenního klimatického optima se v nížinách vytvořily teplomilné doubravy, které byly nejvíce dotčeny pronikajícím neolitickým zemědělstvím. Na ně navazovaly smíšené mezofilní doubravy (*Quercus*, *Ulmus*, *Tilia*), ve středních polohách vystřídáné smíšenými listnatými lesy (*Ulmus*, *Fraxinus*, *Acer*, *Tilia*, později *Fagus*) a v horských polohách se rozšířily smrčiny. Na východním Slovensku se začaly formovat bučiny. V subboreálu (VIII — 4 500—2 500 let PS) se klima začíná postupně ochlazovat, ale zůstává spíše vlhké (což je v rozporu s dosavadními názory, které považují subboreál za suchý — např. LOŽEK 1973). To podpořilo expanzi smrku, který se ve středních polohách rozšířil hlavně na úkor dřevin smíšených listnatých lesů a vytvořil rozsáhlé klimaticky i edaficky podmíněné smrčiny, např. na Českomoravské vrchovině. Podobně se smrčiny rozšířily i v horských polohách vedle formujících se bučin. Teplomilné světlé doubravy byly v nížinách z části nahrazeny smíšenými mezofilními doubravami, jimž lépe vyhovovalo klima subboreálu. Na východním Slovensku se objevily první dubohabřiny, které během staršího subatlantika (IX — 2 500—1 500/1 000 let PS) nahradily (s výjimkou jižních Čech) smíšené mezofilní doubravy. Střední a horské polohy zaujaly v tomto období bučiny a jedlobučiny, stoupající pravděpodobně až do nejvyšších poloh. Na rozhraní dubového a bukového stupně se zejména na České vysočině vytvořily „černé“ jedlové a smrkojedlové lesy (RYBNÍČEK et RYBNÍČKOVÁ 1978). Lemovaly Českomoravskou vrchovinu, Šumavu a jiné horské masívy. Starší subatlantikum má klima podobné dnešnímu a též vegetace se stabilizovala na stavu dnešní přirozené vegetace, zachycené na geobotanických mapách (MIKYŠKA et al. 1968—1972, MICHÁLKO et al. 1986). Paleogeobotanická rekonstrukce může proto geobotanické mapy doplnit a zpřesnit. Období mladšího subatlantika (X — 1 500/1 000—0 let PS) je obdobím největších antropických vlivů a změn ve vegetaci. Středověk přinesl nejrozsáhlejší odlesnění a poměr lesní a nelesní plochy se postupně ustálil na současném stavu.

Vliv člověka na vegetaci a počátky jejího soustavného rozrušování jsou spojeny s počátky zemědělství. Přejít člověka od sběru rostlin k jejich pěstování a od lovu zvířat k chovu domestikovaných zvířat je označován jako neolitická zemědělská revoluce a někteří autoři s ní spojují počátky civilizace vůbec. Obilnářství a pastevnictví jako hlavní formy prvotního zemědělství vznikly nezávisle a asynchronně v několika oblastech světa, především na Blízkém východě, v Indii, na Dálném

východě a v Americe. Pro počátky našeho zemědělství je určující agrární soustava Blízkého východu, vzniklá v oblasti tzv. úrodného půlměsíce (obr. 141). Zde vzniklo nejstarší obilnářství převodem planých předchůdců obilovin do kultur, zejména pšenice jednozrny (*Triticum monococcum*), pšenice dvouzrny (*T. dicoccum*), ječmene (*Hordeum spontaneum*) a jiných druhů. K nejstarším plodinám patří i luštěniny a některé zeleniny. Prokazatelné kulturní formy obilovin byly z této oblasti (např. Jericho) datovány pomocí ^{14}C již mezi 9 a 10 tisíci léty PS. Počátek zemědělství znamená i vznik zcela nových antropogenních (synantropních) společenstev.

Současně s obilnářstvím se rozvíjelo i pastevnictví. Nejstarším domestikovaným zvířetem byla na Blízkém východě ovce (kolem 11 000 let PS), brzy po ní koza. Jejich chov byl spojen s nomádským způsobem života pastevců a pro vegetaci Blízkého východu, s Afriky a později takřka celého Středomoří znamenal ekologickou katastrofu: velkoplošný zánik lesní vegetace, eroze půdy, zkrasovatění, zesteptnění a dokonce dezertifikaci rozsáhlých ploch (pravděpodobný vznik Sahary).



Obr. 141. Předpokládané cesty šíření zemědělství z Blízkého východu do Evropy (sec. JAHNKHUHN 1969 — upraveno).

K domestikaci hovězího dobytka došlo kolem 8 000 let PS a s ní k usedlejšímu způsobu života. Podrobnější údaje o počátcích zemědělství přináší např. HIGGS et JARMAN (1972), BERANOVÁ (1980) aj.

Zemědělství se z Blízkého východu šířilo několika proudy (obr. 141). K nám dospělo mezi 7 000 a 6 000 léty PS a je spojeno, jako jinde ve střední Evropě, s lidem kultury lineární keramiky. Podle palynologických výzkumů vstoupili zde první zemědělci do světlých travnatých teplomilných doubrav na jv. a j. Slovensku, j. Moravě a ve středních Čechách. První neolitické osady pravděpodobně vznikly v izolovaných lesních polánách, vytvořených uvnitř lesa vypálením (žďářením), kde byly pěstovány pšenice (*Triticum monococcum*, *T. dicoccum*) a hrách (*Pisum sativum*). Po vyčerpání půdy byla pole přesunuta na jiné plochy; někdy se přestěhovaly celé osady, což se mohlo cyklicky opakovat (PLEINER 1978). Les si přitom zachovával přirozenou dřevinnou skladbu a docházelo jen k jeho prosvětlování (pastvou) a zmenšování rozlohy odlesňováním.

Závěry paleogeobotaniků o lesním charakteru neolitického zemědělství jsou v rozporu s názory některých paleogeografů a paleopedologů, kteří výskytem černozemních půd ve starých sídelních oblastech střední Evropy dokazují, že se zde les nemohl vyvinout a že první zemědělci osídlili stepi a lesostepi a svou činností zabránili v atlantiku rozvoji lesa na spraších; jinak by muselo údajně dojít k ireverzibilní velkoplošné degradaci černozemí v hnědozem. Nověji však někteří paleopedologové připouštějí možnost uchování nebo i vzniku černozemě pod některými typy teplomilných doubrav. Bližší k této otázce viz např. LANGE (1965), ROHDENBURG et MEYER (1968), HAVINGA (1972), LOŽEK (1973), RYBNÍČKOVÁ et RYBNÍČEK (1972). Zemědělská činnost člověka (extenzivní pastevnictví, periodické vypalování) však asi pomohla potlačit invazi dřevin maloplošně na extrémnějších stanovištích, jako písčích, slaniscích, na tzv. skalních stepích apod.

Stoupající zalidnění a rozvoj zemědělství vyvolalo nejen úbytek lesa, ale i jeho degradaci lesní pastvou, vyhrabováním steliva, zkrmováním mladých větví některých listnáčů, pařezinovým hospodářstvím apod. Následkem bylo šíření acidofilních druhů v podrostu a vznik acidofilních lesních společenstev (*Quercetalia robori-petraeae*, *Luzulo-Fagion*) na místě původních květnatějších lesů.

Kolonizace podhorských oblastí a odlesnění údolních poloh s porosty olše (místy se smrkem) podměnily vznik náhradních lučních porostů (MORAVEC et RYBNÍČKOVÁ 1964, RYBNÍČEK et RYBNÍČKOVÁ 1974, RYBNÍČKOVÁ et RYBNÍČEK 1979 a obr. 142).

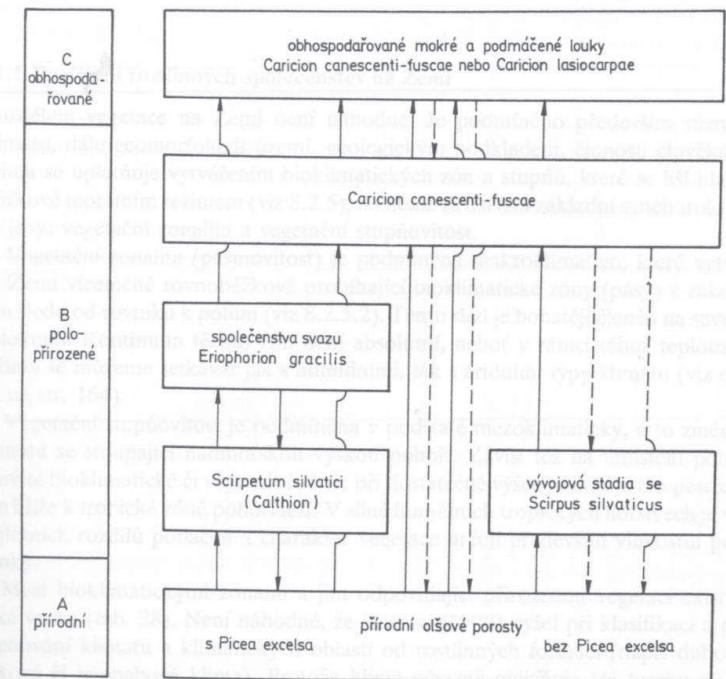
Řada rostlin olšin se stala součástí podměčených a rašelinných luk a někteří zástupci čeledi šáchorovitých se stali jejich dominantami. Jiné druhy se však objevují nově. Existence těchto luk je podmíněna pastvou nebo pravidelným kosením, po jehož přerušení louky zanikají v důsledku zpětné invaze dřevin.

Odlesnění a prosvětlení krajiny umožnilo druhotné šíření xerothermních společenstev a mohlo vyvolat i posun hranic vegetačních stupňů. Do vyšších poloh pronikla řada teplomilnějších druhů, mnohde byl podporován dub (žir pro vepřový dobytek), takže hranice mezi dubovým a bukovým stupněm mohla být v územích

bez zbytků přirozených lesů rekonstruována až o 100 m výše, než byla původně. Naopak těžba buku pro hutnické účely mezi 14. a 18. stol. vedla za současného klimatického zhoršení k expanzi smrku v nejvyšších horských polohách České vysočiny, ke snížení horní hranice bukového stupně a ke vzniku čistých klimaticky podmíněných smrčín (RYBNÍČKOVÁ 1966). Čisté klimaxové smrčiny, vzniklé nesporně bez přispění člověka, lze u nás doložit paleogeobotanicky pouze z oblasti Vysokých Tater.

Horskou a vysokohorskou vegetaci silně ovlivňovala asi od 16.—17. stol. horská pastva, jejímž vlivem se též snížila horní hranice lesa. Výrazněji se vliv horského (valašského) pastevnictví projevil v Karpatech, kde byla horní hranice lesa stlačena o mnoho desítek metrů (PLEŠNÍK 1960, 1971), a v některých masívech (Velká Fatra) vznikla zcela uměle a je tvořena bukem. V sudetských horstvech nebyl pokles tak velký (JENÍK et LOKVENC 1962, ALBLOVÁ 1970).

Podstatné změny ve složení lesů přineslo během 19. stol. zavádění umělých



Obr. 142. Schéma sukcesních sérií vedoucích ke vzniku současných podmáčených luk v podhůří Šumavy (sec. RYBNÍČEK et RYBNÍČKOVÁ 1974).

monokultur, především smrku (v podhorských a horských polohách) a borovice (v nižších polohách), které zpočátku přinesly prudké zvýšení produkce, ale nyní stagnují. Tento nepříznivý vliv německé (saské) lesnické školy zasáhl více oblast České vysočiny než Karpaty a vyvolal degradaci svrchních půdních horizontů a značné ochuzení druhového bohatství lesů. V současné době je situace kritická zejména ve smrkových monokulturách vzhledem k jejich citlivosti vůči integrovanému působení znečištění ovzduší a dalších negativních vlivů.

11 ROZŠÍŘENÍ ROSTLINNÝCH SPOLEČENSTEV A JEJICH FUNKCE V KRAJINĚ

Rozšířením rostlinných společenstev se zabývá odvětví fytoecologie, zvané synchorologie. Toto odvětví řeší podobné problémy jako chorologie rostlin (autochorologie), opírá se však o vegetační jednotky (syntaxony). Počátky synchorologie, která náleží k nejstarším odvětvím geobotaniky, spadají do druhé poloviny 18. stol., kdy HALLER (1768) popsal vegetační stupně („výškové regiony“) švýcarských Alp.

11.1 Rozšíření rostlinných společenstev na Zemi

Rozdělení vegetace na Zemi není náhodné. Je podmíněno především růzností klimatu, dále geomorfologií území, geologickým podkladem, činností člověka aj. Klima se uplatňuje vytvářením bioklimatických zón a stupňů, které se liší hlavně srážkově teplotním režimem (viz 8.2.5), na němž závisí dva základní synchorologické jevy: vegetační zonalita a vegetační stupňovitost.

Vegetační zonalita (pásmovitost) je podmíněna makroklimatem, které vytváří na Zemi víceméně rovnoběžkově probíhající bioklimatické zóny (pásky) v zákonitém sledu od rovníku k pólům (viz 8.2.5.2). Tento sled je bohatěji členěn na severní polokouli. Kontinuita těchto zón není absolutní, neboť v rámci téhož teplotního režimu se můžeme setkat jak s humidními, tak s aridními typy klimatu (viz obr. 72 na str. 164).

Vegetační stupňovitost je podmíněna v podstatě mezoklimaticky, a to změnou klimatu se stoupající nadmořskou výškou pohoří. Závisí též na umístění pohoří v určité bioklimatické či vegetační zóně; při dostatečné výšce pohoří je tím pestřejší, čím blíže k tropické zóně pohoří leží. V silně humidních tropických horstvech je vliv teplotních rozdílů potlačen a charakter vegetace určují především vlhkostní podmínky.

Mezi bioklimatickými zónami a jim odpovídající přirozenou vegetací existuje úzká vazba (tab. 28). Není náhodné, že KÖPPEN (1900) vyšel při klasifikaci a pojmenování klimatu a klimatických oblastí od rostlinných formací (např. dubové, bukové či baobabové klima). Protože klima výrazně ovlivňuje též tvorbu půdy, odpovídá zonalitě klimatu také zonalita půd, která se též podílí na vytvoření vegetační zonality.

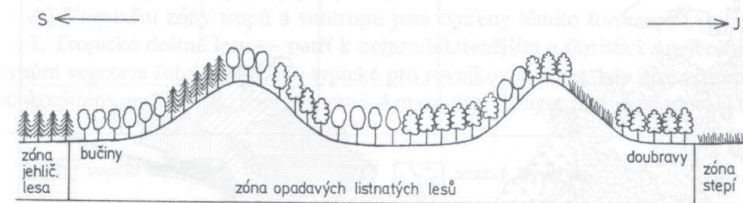
Tab. 28. Přehled teplotních a bioklimatických zón Země a rozšíření hlavních rostlinných formací v závislosti na stupni humidit (sec. WALTER 1970, SCHMIDT 1969 a SCHROEDER 1983 sestavili J. Moravec a Z. Neuhašlová-Novotná)

Zeměpisná šířka (ve stupních)	Teplotní zóny	Bioklimatické zóny	Stupeň humidity			
			humidní	subhumidní	semiaridní	aridní
60—70	studená	arktická a subarktická	tundra			
45—50	chladná	boreální	jehličnatý les (tajga)			
40	mírná	mírná (temperátní)	opadavý listnatý les		mírná step	mírné (až chladné) polopouště a pouště
35	přechodná	meridionální	vavřínolistý les	tvrdolistý les	step meridionální až subtropická	subtropické (až tropické) polopouště a pouště
		subtropická				
20—30	tropická	tropická	tropický dešný les	tropický sezónní les	savana a tropické křoviny	
25						
10	rovníková	rovníková				
0				tropický sezónní les		
10	tropická	tropická				
30	přechodná	austrální	vavřínolistý les	tvrdolistý les	step, pampa	subtropické polopouště a pouště
60	studená	antarktická	tundra			

Vegetační zóna (pás)* je víceméně rovnoběžkově vymezená část povrchu Země, charakterizovaná určitou klimaxovou vegetační formací nížinných poloh, podmíněnou makroklimatem dané zóny. Tato formace (biom) se v teplejších oblastech přesouvá do vyšších poloh. Například formace jehličnatých lesů charakteristická pro boreální zónu severní chladné oblasti má analogická společenstva v montánním až subalpinském stupni středoevropských pohoří.

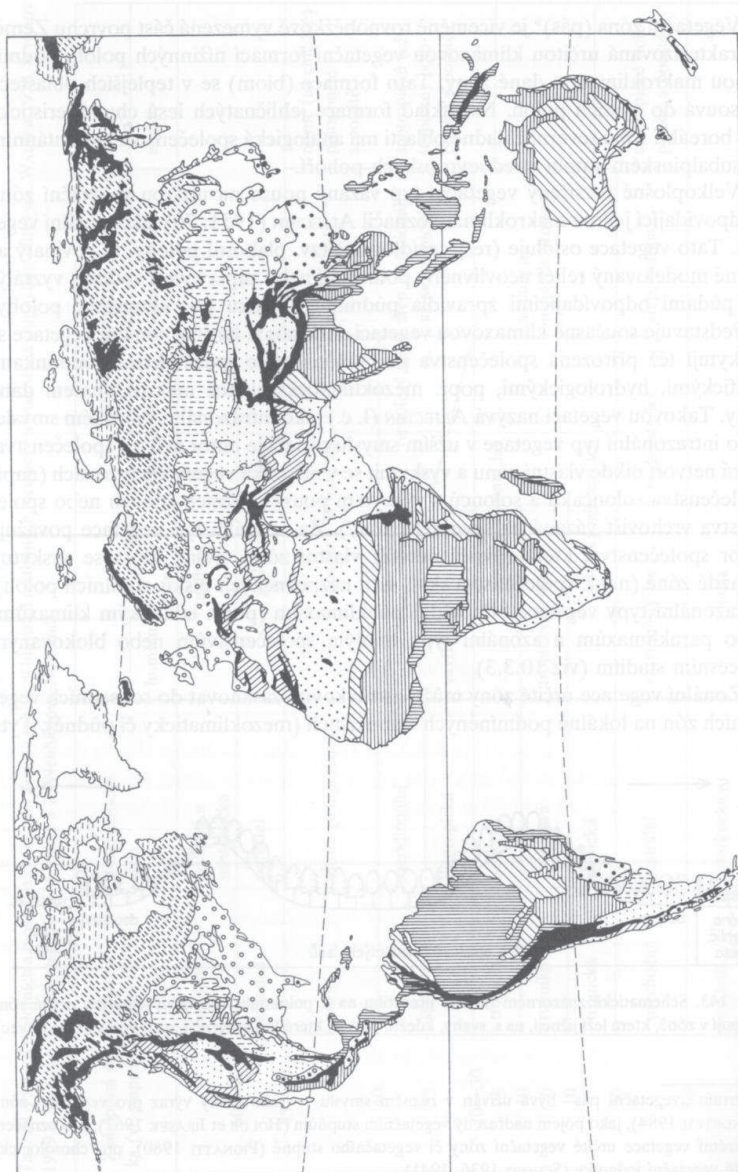
Velkoplošně rozšířený vegetační typ vázaný pouze na určitou vegetační zónu a odpovídající jejímu makroklimatu označil ALJECHIN (1951: 70) jako zonální vegetaci. Tato vegetace osídluje (resp. osídlovala) tzv. plakorní polohy, tj. rovinatý až mírně modelovaný reliéf neovlivněný podzemní nebo záplavovou vodou s vyzrálými půdami odpovídajícími zpravidla půdnímu klimaxu (= klimaxové polohy) a představuje současně klimaxovou vegetaci dané zóny. Kromě zonální vegetace se vyskytují též přirozená společenstva podmíněná spíše specifickými podmínkami edafickými, hydrologickými, popř. mezoklimatickými než makroklimatem dané zóny. Takovou vegetaci nazývá ALJECHIN (l. c.) jako intrazonální v širokém smyslu. Jako intrazonální typ vegetace v užším smyslu označuje autor taková společenstva, která netvoří nikde vlastní zónu a vyskytují se v několika vegetačních zónách (např. společenstva solončáků a solonců s výskytem pouze v jižních zónách nebo společenstva vrchovišť vázaná na severnější zóny). Za azonální typ vegetace považuje autor společenstva, která rovněž netvoří vlastní zónu, avšak která se vyskytují v každé zóně (např. společenstva skal, sutí, nepevných písků, údolních poloh). Intrazonální typy vegetace odpovídají subklimaxům (popř. edafickým klimaxům) nebo paraklimaxům a azonální typy trvalým společenstvům nebo blokováním sukcesním stadiím (viz 10.3.3).

Zonální vegetace určité zóny může ostrůvkovitě zasahovat do sousedních vegetačních zón na lokálně podmíněných stanovištích (mezoklimaticky či půdně). Tyto



Obr. 143. Schematické znázornění zákona předstihu na s. polokouli: vegetační jednotky určité zóny vstupují v zóně, která leží jižněji, na s. svahy, kdežto v zóně, která leží severněji, na j. svahy (J. Moravec).

* Termín „vegetační pás“ bývá užíván v různém smyslu — jako český výraz pro vegetační zónu (HENDRYCH 1984), jako pojem nadřazený vegetačním stupňům (HOLUB et JIRÁSEK 1967), pro označení konkrétní vegetace určité vegetační zóny či vegetačního stupně (PIGNATTI 1980), pro chorologicky pojaté vegetační jednotky (SCHMID 1936, 1941).



ostrůvky jsou pak označovány jako extrazonální vegetace (PAČOSKI ex ALJECHIN 1951: 71). Příkladem může být výskyt submediteránní vegetace na jižních svazích ve střední Evropě nebo výskyt boreální vegetace na severních svazích nebo ve vyšších polohách mírné zóny. Tento jev bývá označován jako Aljechinův zákon předstihu (obr. 143 — viz 8.2.3.1). Extrazonální společenstva jsou tím typičtější, čím blíže jsou ke své zóně. S přibývajícím vzdáleností jsou řidší a méně typická, až zcela vymizí. Extrazonální vegetace představuje přesah klimaxových společenstev do sousedních vegetačních zón a v Clementsově terminologii odpovídá preklímazům nebo postklímazům.

Obdobou horizontální vegetační zonality je v horách vertikální vegetační stupňovitost, podmíněná změnou klimatu se stoupající nadmořskou výškou (poklesem průměrné roční teploty — viz 8.2.3.1 — přibýváním srážek a intenzity větrů).

Mezi vegetační zonalitou a stupňovitostí existuje určitá podobnost. Sled zón od J k S je podobný, nikoliv však totožný se sledem vegetačních stupňů od nížiny do hor; např. alpský stupeň středoevropských pohoří je srovnatelný, ale nikoli totožný s arktickou zónou. Velká pohoří umožňují koexistenci vegetace analogické několika vegetačním zónám na nesrovnatelně menším území.

11.1.1 Vegetační zóny Země

Vegetační zóny jsou (podobně jako bioklimatické zóny) nerovnoměrně rozděleny na obou polokoulích v důsledku asymetrického rozložení pevnin a moří (obr. 144). Poměrně symetricky jsou podél rovníku rozloženy tropické zóny. Klima jižní polokoule je výrazně oceáničtější; teploty jsou nižší než ve stejných šířkách s. polokoule. Zonalita j. polokoule je proto chudší a hranice analogických zón leží blíže k rovníku; ekvivalent boreální zóny zde prakticky neexistuje, mírná zóna je vyvinuta nevýrazně a chybí též výrazný pás pouští.

A) Vegetační zóny tropů a subtropů jsou tvořeny těmito formacemi (biomy):

1. Tropické deštné lesy — patří k nejproduktivnějším a floristicky nejbohatším typům vegetace (obr. 145). Jsou typické pro rovníkovou zónu, kde jsou velkoplošně rozšířeny v nížinách, např. v pánvi Amazonky, Konga a na východoasijských

	tropické deštné lesy		opadavé listnaté lesy
	tropické sezónní lesy		kontinentální stepi mírné zóny
	suché savany a stepi		kontinentální polopouště a pouště mírné zóny
	subtropické pouště a polopouště		boreální jehličnaté lesy (tajga)
	humidní vavřínolisté lesy		tundra
	tvrdolisté lesy		horská vegetace

Obr. 144. Rozšíření hlavních vegetačních formací Země a z něho vyplývající vegetační zonalita (sec. WALTER 1970 — upravil J. Moravec).



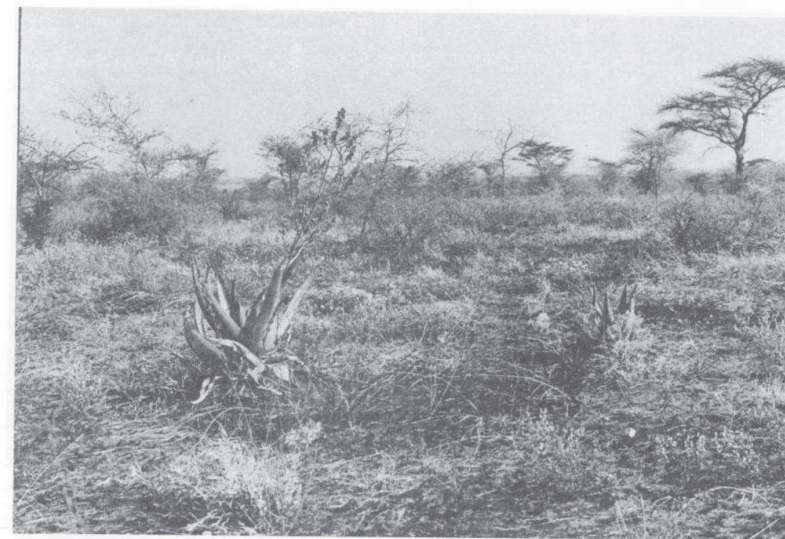
Obr. 145. Tropický deštný les v Ghaně (foto J. Jeník).

a jihoasijských ostrovech. Velké množství srážek rovnoměrně rozdělených během roku a víceméně vyrovnané vysoké teploty (roční kolísání je menší než denní výkyvy) podporují bujný růst vegetace. Vegetace osídluje laterické půdy má vysoký podíl endemitů; typické jsou četné palmy, liány a epifyty. Stromy dosahují často výšky 40 — 60 m a nevytvářejí letokruhy. Tropický deštný les je tvořen řadou společenstev od nížinných vždyzelených lesů přes lokálně podmíněné rašelinné nebo lužní typy po vysokohorský tropický les. Do této zóny patří též intrazonální vegetace mangrovů na mořských pobřežích.

2. Tropické sezónní lesy — tvoří hlavní složku zóny střídavě vlhkých tropů, která lemuje oboustranně předešlou zónu. Klima charakterizují i zde vysoké teploty; limitujícím faktorem se však stávají srážky, především jejich nepravidelné rozdělení během roku (dvě období dešťů). Většina srážek souhlasí s kulminací slunce. V suchém období shazují některé dřeviny listy a tak omezují výdej vody. V oblastech s delším, pravidelně se opakujícím obdobím sucha je les vystřídán křovinami, savanami a travinnými formacemi. Délka suchého období a rozdělení srážek podmiňuje vznik různých typů vegetace — monzunových lesů, tropických sezónních lesů, vlhkých a suchých savan (obr. 146), tropicko-subtropických formací se sukulenty a trnitými křovinami nebo půdně podmíněných typů vegetace jako palmových savan, llanos aj. Na pestrosti vegetace se podílí i rozmanitost půdních typů.

B) Vegetační zóny přechodné teplotní zóny zahrnují tyto formace:

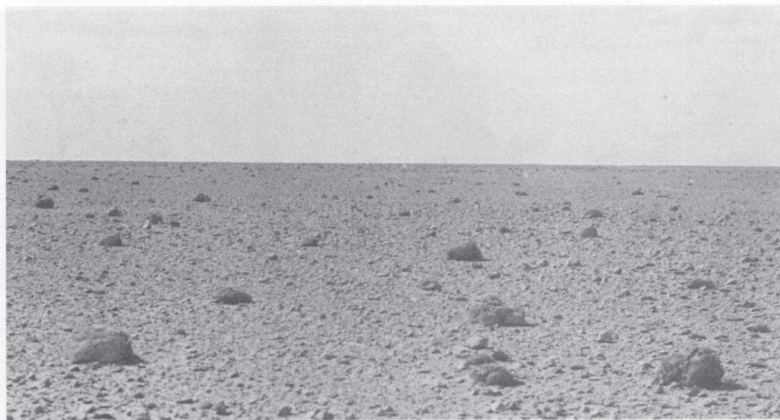
1. Vegetace subtropických pouští — je druhově značně chudá a poměrně jednotvárná. Vznik pouští je podmíněn nepatrným ročním úhrnem srážek (pod 100 mm), velkými teplotními výkyvy mezi dnem a nocí (40—50°) a trvalým působením



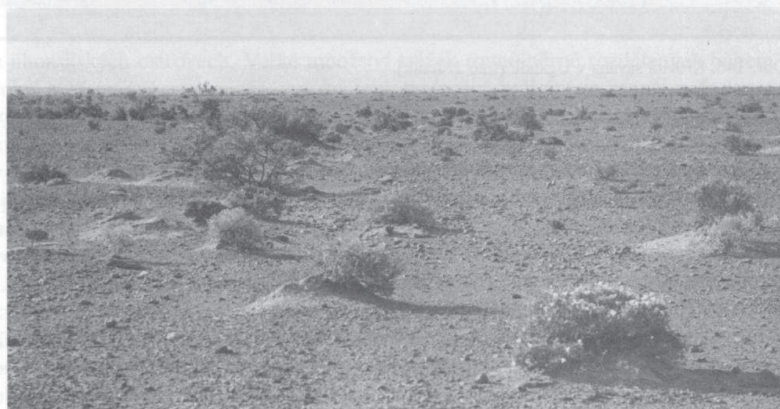
Obr. 146. Křovitá savana v Ugandě (foto J. Jeník).

výsušných větrů; u subtropických pouští k tomu přistupují poměrně vysoké roční teploty. Tyto pouště se vyskytují hlavně podél obratníků v Africe, Severní a Jižní Americe, Asii a Austrálii, a to jak ve vnitrozemí kontinentů, tak na pobřeží. Podle povahy půd je označujeme jako pouště písčité (erg), šterkové či kamenité (reg — obr. 147) nebo skalnaté (hamada). Vlastní pouště jsou chudé na vegetaci. Ta je navíc velmi rozvolněná, nezapojená a jen po deštích ji oživí efemérní rostliny, po nichž v suchých letech není stopy. Bujnější vegetace je soustředěna na dna údolí, většinou bezvodých, kde se vyskytují i dřeviny (rody *Acacia* a *Tamarix*) a jen v okolí výstupů podzemní vody se vytvářejí oázy, které umožňují i osídlení lidmi (např. oázy datlovníku — *Phoenix dactylifera* — na Sahaře). Extrémní pouště (roční úhrn srážek pod 50 mm a často několikaletá období bez deště) jsou takřka bez vegetace. Poněkud pestřejší je vegetace polopouští (srážky mezi 100 a 200 mm ročně — obr. 148) se sklerofylními či bodlinatými keři a keřky, sukulenty, xerofilními travami, efemérními geofyty a terofyty, popř. s halofilními rostlinami.

2. Humidní vavřínolisté lesy — jsou tvořeny širokolistými neopadavými dřevinami, citlivými vůči mrazu a déle trvající sněhové pokrývce. Vyžadují klima s velkým množstvím srážek, teplým létem, mírnou zimou a vysokou vzdušnou vlhkostí během celého roku. Větší plochy zaujímají v monzunových oblastech na východních okrajích kontinentů, zejména Asie (optimálně vyvinuty jsou v j. Číně a Japonsku) a Severní Ameriky.



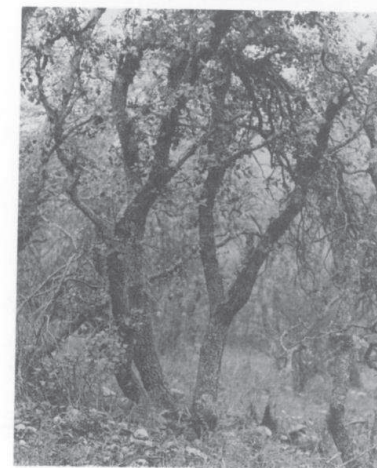
Obr. 147. Kamenitá poušť (reg) s *Fredolia aretioides* na Sahaře (foto J. Moravec).



Obr. 148. Polopoušť na s. okraji Sahary (foto J. Moravec).

Někdy bývají vavříňolisté lesy spojovány s tvrdolistou vegetací do jedné vegetační zóny v rámci subtropické oblasti. Proti tomu vystupují zejména japonští botanici, kteří považují vavříňolisté lesy za formaci teplé mírné zóny. Někteří autoři oddělují vavříňolisté lesy a tvrdolisté formace jižní polokoule do samostatné austrální zóny, charakterizované endemickými zástupci čeledi *Proteaceae* a *Myrtaceae*.

3. Tvrdolistá (sklerofylní) vegetace — je vázána na oblasti se suchým, teplým létem a mírnou, deštivou zimou (mediteránní, resp. etéziové klima). Je rozšířena



Obr. 149. Mediteránní tvrdolistý les s *Quercus ilex* (foto J. Moravec).



Obr. 150. Květnatá bučina ve stř. Čechách — příklad opadavého lesa mírné zóny (foto J. Moravec).

zvláště ve Středomoří, v oblasti Kapského Města, jz. Austrálii, střední části Chile a v Kalifornii — vesměs ve starých kulturních oblastech. Typické pro tuto vegetaci jsou formace tvrdolistých vždyzelených dubových lesů (obr. 149), jehličnatých lesů s druhy rodu *Pinus* nebo *Juniperus*, jakož i tvrdolisté křoviny (často druhotné trnité křoviny typu garrigue, macchie nebo frygana).

C) Vegetační zóny mírné teplotní zóny jsou tvořeny těmito formacemi:

1. Opadavé listnaté lesy — jsou rozšířeny především na s. polokouli, velkoplošně zejména na východě Severní Ameriky a v mírné zóně Evropy a v. Asie. Vytvářejí výraznou zónu severní polokoule, označovanou též jako nemorální (SCHROEDER 1983), tj. hájová zóna (nemus = háj). Ve stř. a z. Evropě jsou tyto lesy optimálně vyvinuty (obr. 150) a klimatické rozdíly podmiňují převládání různých dřevin: v oceánicky ovlivněné části Evropy převládá buk (*Fagus sylvatica*), v kontinentální části zvláště dub letní (*Quercus robur*) a lípa malolistá (*Tilia cordata*). Hlavním půdním typem je hnědozem. Také ve východoasijských lesích této zóny převládají duby (*Quercus mongolica*, *Q. serrata* aj.) a buk (*Fagus crenata*), méně lípa (*Tilia maximowiczii*). V lesích v. části Severní Ameriky se uplatňují hlavně druhy rodu *Quercus*, *Carya*, *Aesculus*, *Tilia*, *Magnolia*, *Liriodendron*, popř. *Fagus*, *Acer* a *Tsuga*. Zvláštní skupinu v této zóně tvoří jehličnaté lesy z. části Severní Ameriky, vázané na subhumidní oblasti se zimními dešti. Tvoří je druhy rodů *Tsuga*, *Pseudotsuga*, *Abies*, *Thuja*, *Chamaecyparis*, *Sequoia* a *Sequoiadendron*.

2. Kontinentální stepi mírné zóny — zaujímají velké rozlohy mezi 35 a 55° s. z. š. Jsou vázány na klima s nízkým ročním úhrnem srážek (ca 300–450 mm)



Obr. 151. Kavylová step v Mongolsku (foto D. Blažková).

a chladnou zimou (průměrné zimní teploty hluboko pod 0°C). Ráz vegetace určují zapojené porosty xerofilních trav (obr. 151). Hlavním půdotvorným substrátem jsou spraše, hlavním půdním typem černozem. Stepi jsou rozšířeny v jv. Evropě (zvláště na jihu SSSR), v jz. Sibiři, Mandžusku a s. Číně. Do této zóny patří též severoamerické prerie; na jižní polokouli jsou analogické suché stepi Patagonie.

3. Kontinentální polopouště a pouště mírné zóny a vysokohorské pouště — jsou rozšířeny hlavně mezi 35 a 50° s. z. š., zejména ve střední Asii. Vyskytují se i v Severní Americe. Nejdůležitějším rozdílem proti pouštím subtropů je kontinentální klima s mrazivou zimou (s teplotním průměrem hluboko pod 0°C). Roční úhrn srážek nepřesahuje 150 mm. Ve vegetaci převládají četné pelyňky (*Artemisia*), ve středoasijských pouštích přistupují též křovité saxauly (*Haloxylon*). V polopouštích převládají kaštanozemě, hojné jsou slané půdy typu solončak nebo solонец, v pouštích sierozemě (ALJECHIN 1951).

D) Chladná teplotní zóna je charakterizována jedinou vegetační zónou — tajgou:

Boreální jehličnaté lesy (tajga) — tvoří nejrozsáhlejší vegetační zónu Země (viz obr. 144), která zaujímá více než $1\,000$ km široký, téměř souvislý pruh pevnin s. polokoule. Je vázána na oblasti s chladným a vlhkým létem a déle než půl roku trvající zimou se silnými mrazy a dlouhotrvající sněhovou pokrývkou. Na složení lesů se podílejí jehličnaté dřeviny (obr. 152) rodu *Picea*, *Abies*, *Larix* a *Pinus* s příměsí nenáročných listnáčů. Velkou plochu zaujímají v této zóně rašeliniště. Hlavními půdními typy jsou podzoly a rašelinné půdy.



Obr. 152. Jehličnatá tajga v sz. Karelii, Rusko (foto M. Fedorov).

E) Vegetační zóny polárních teplotních zón jsou tvořeny těmito formacemi:

1. Arktická a subarktická tundra — navazuje na S na zónu tajgy. Je rozšířena cirkumpolárně na s. polokouli a zaujímá s. část Eurasie, Island, pobřeží Grónska a americkou Arktidu. Klima arktické tundry je kontinentální. Málo vyvinuté surové půdy (kryosoly) zůstávají ve spodině po celý rok promrzlé („večnaja merzlota“), živiny nejsou téměř vymývány, a proto jsou půdy relativně bohaté. Subarktická (hypoarktická) tundra má klima oceánické a půdy chudé živinami. Z rostlin se v tundře uplatňují hlavně mechy, lišejníky a mrazuvzdorné keříčky (obr. 153). Směrem k pólu je tundra vystřídána zónou arktických pustin.

2. Antarktická tundra — je rozšířena na j. polokouli na J Ohňové země a na antarktických ostrovech. Floristicky i fyziognomicky se nápadně liší od arktické tundry (proto bývá pojem „tundra“ omezován pouze na tundru arktickou). Svou fyziologií připomíná formace tropických vysokohorí. Tvoří ji hlavně tvrdé polštářové formace s *Azorella selago*, subpolární keříčková lada a při pobřeží formace trsnatých trav („tussock“).

Antarktická pevnina s průměrnou teplotou nejteplejšího měsíce pod 0°C je ledovou pustinou, kde se jen na skalách ojediněle objevují řasy, mechy či lišejníky.

11.1.2 Výšková vegetační stupňovitost

Vegetační stupně představují vertikální úseky pohoří o určitém výškovém rozpětí. Každý z nich je charakterizován určitou klimaxovou vegetací podmíněnou mezoklimatem daného výškového intervalu, jejíž hranice tvoří hranice vegetačních stupňů.



Obr. 153. Tundra s převahou lišejníků v Norsku (foto D. Blažková).

Vegetační stupně jsou nejlépe rozlišitelné pomocí formací, popř. jejich dominantních druhů. Při použití syntaxonů rozlišených podle druhového složení se v určitém vegetačním stupni můžeme setkat s několika svazy, které se zastupují na odlišných substrátech (edafické klimaxy), ale i se svazy, které jsou zastoupeny ještě v dalším stupni rozdílnými asociacemi.

V literatuře se nejčastěji užívají tyto obecně vymezené výškové stupně: planární, kolinní, montánní, alpinský a nivální, popř. bývá použito podrobnějšího členění na stupeň planární, kolinní, suprakolinní, submontánní, montánní, supramontánní (oreální), subalpinský, alpinský, subnivální a nivální. Lze se setkat i s rozlišováním výškových stupňů spíše z fytogeografického hlediska (na základě rozšíření druhů), popř. s kombinovaným přístupem (např. HOLUB et JIRÁSEK 1967). Klimaxová vegetace jednotlivých stupňů se mění v jednotlivých vegetačních zónách, v jednotlivých pohořích též zóny a dokonce i v témže pohoří. Proto uvedené obecné termíny o vegetaci jednotlivých stupňů nic neříkají. Z tohoto důvodu doporučuje BRAUN-BLANQUET (1951) doplnit označení výškového stupně označením odpovídající vegetace. To lze splnit buď uvedením klimaxové formace, nebo svazu (či svazů) a zpřesnit výčtem asociací. Méně vhodné je pojmenování vegetačních stupňů podle dominant (např. ZLATNÍK 1976).

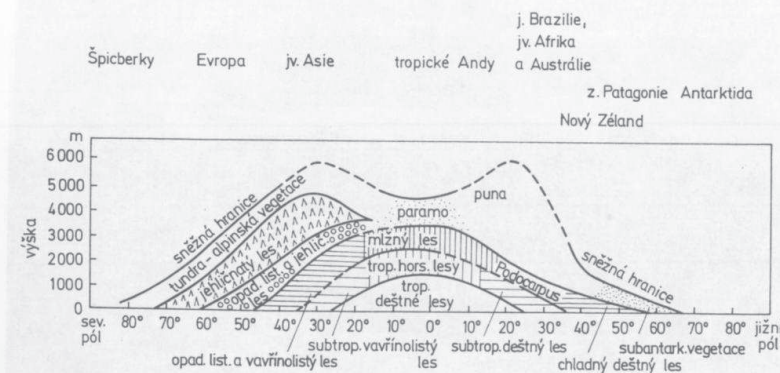
Vegetační stupňovitost je nejlépe vyvinuta v pohořích mimotropických a mimopolárních zón. V tropech (zejména vlhkých) je setřeno rozlišení nižších stupňů

a v polárních oblastech je stupňovitost potlačena příliš drsným klimatem. Vegetační stupňovitost může být zastřena ve starých sídelních oblastech, v nichž byla klimaxová vegetace z větší části zničena; zde je nutno se při vymezení vegetačních stupňů opírat o její rekonstrukci (viz 12.3.2). Výrazné rozhraní vegetační stupňovitosti představuje horní hranice lesa, probíhající mezi montánním a alpinským (resp. supramontánním a subalpinským) stupněm.

Klimaxová vegetace planárního stupně odpovídá klimaxové vegetaci vegetační zóny, v níž se dané pohoří vyskytuje. Klimaxy vyšších vegetačních stupňů jsou ekologicky i fyziognomicky analogické klimaxům chladnějších zón. Se stoupající zeměpisnou šířkou klesají hranice vegetačních stupňů (na severní polokouli ca o 79 m na jeden šířkový stupeň — viz ALBLOVÁ 1970) a ochuzuje se jejich škála (obr. 154). Výškové rozpětí určitého vegetačního stupně ovlivňuje též oceánita či kontinentalita klimatu (v oceánickém klimatu probíhají hranice níže — viz obr. 155) a hmotnost pohoří (stoupání hranic vegetačních stupňů v centrálních částech velkých horstev jako odpověď na zdvih hladin izoterm — viz 8.2.3.1). Určité formy reliéfu vyvolávají místní anomálie (např. fenomén karpatských kotlin), popř. až zvrát vegetační stupňovitosti („zvrát pásen“) v důsledku teplotních inverzí (8.2.3.1).

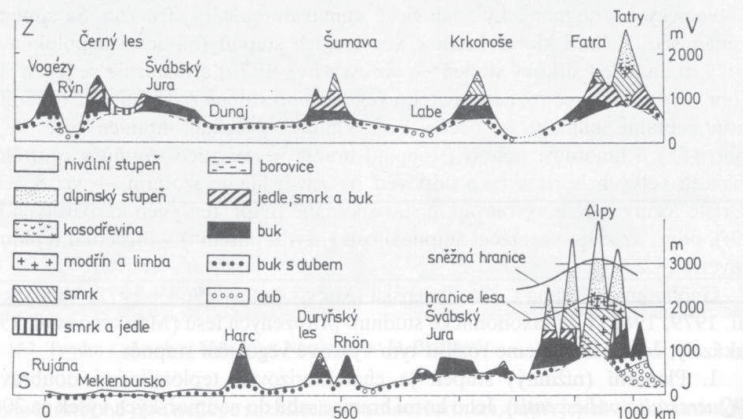
Geobotanická mapa Československa (MIKYŠKA et al. 1968—1972, MICHÁLKO et al. 1979, 1986) i syntaxonomické studium přirozených lesů (MORAVEC et al. 1982) ukázaly, že u nás můžeme rozlišit tyto výškové vegetační stupně:

1. Planární (nížinný) stupeň je charakterizován teplomilnými doubravami (*Quercetalia pubescentis*). Jeho horní hranice sahá do nadmořských výšek ca 200 m (výjimečně 300 m). V pravé podobě se tento stupeň vyskytuje jen na j. Moravě a j. Slovensku (obr. 156).

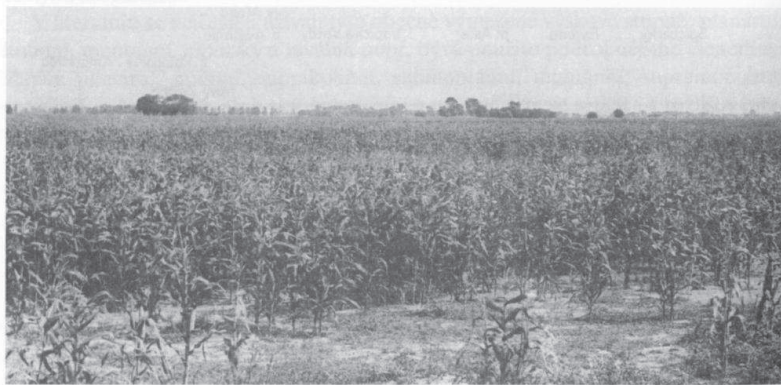


Obr. 154. Schematický profil vegetační stupňovitosti vlhkých oblastí Země (sec. TROLL 1955 ex SCHMIT-HUSEN 1968 — upraveno).

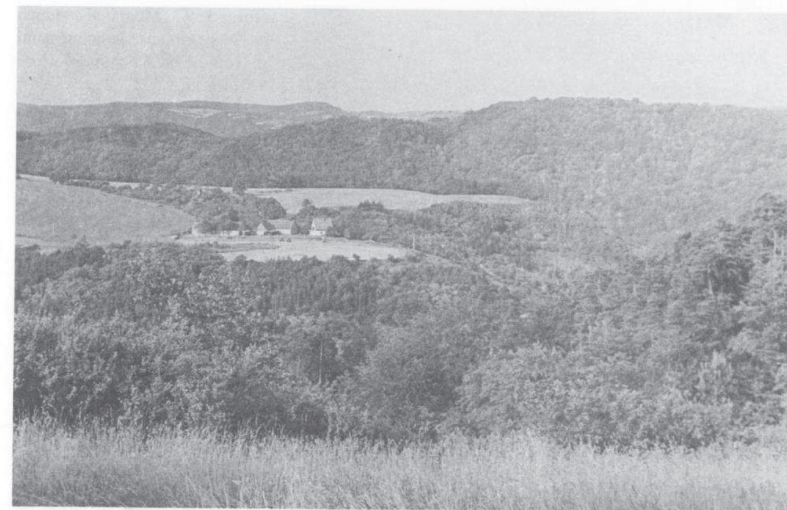
2. Kolinní (pahorkatinný) stupeň zahrnuje dva edafické klimaxy: dubohabřiny (*Carpinion*) na minerálně bohatších půdách a acidofilní doubravy (*Genisto germanicae-Quercion*) na kyselých, minerálně chudých půdách (obr. 157). Plošně převládají dubohabřiny (hlavně v karpatské oblasti); acidofilní doubravy převládaly jen v j. až z. Čechách. Horní hranice tohoto stupně probíhá mezi 400 a 500 m v závislosti na mezoklimatických vlivech (povšechně výše ve srážkově relativně chudší jz. polovině Čech).



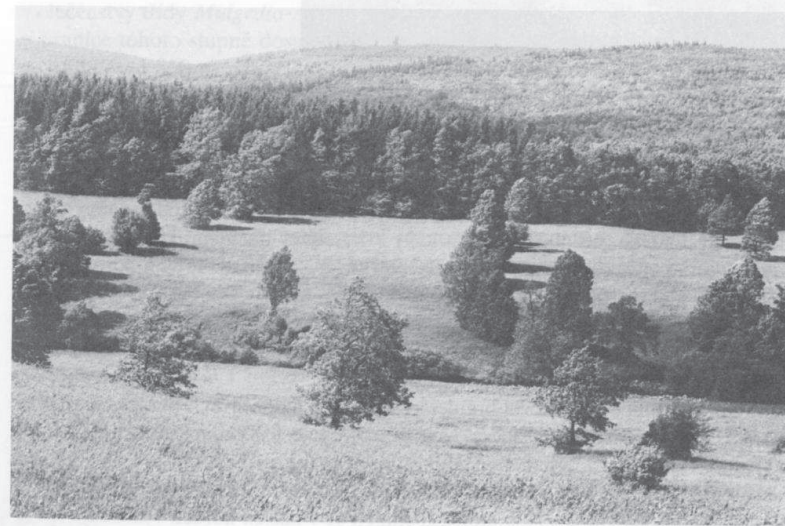
Obr. 155. Schematický průřez vegetační stupňovitosti střední Evropy (sec. ELLENBERG 1963 — upraveno).



Obr. 156. Planární stupeň — jihoslovenská nížina (foto F. Kotlaba).



Obr. 157. Kolinní stupeň na Křivoklátsku (foto J. Moravec).



Obr. 158. Submontánní stupeň — výběžky Bílých Karpat (foto M. Černoušek).



Obr. 159. Montánní stupeň s montánními jedlobučinami u Nové Pece na Šumavě (foto S. Kučera).

3. Submontánní (podhorský) stupeň (obr. 158) se vyznačuje submontánními bučinami. Podle trofie půdy se v něm střídají submontánní asociace květnatých (*Eu-Fagenion*) a acidofilních bučin (*Luzulo-Fagion*). Horní hranice probíhá zhruba ve výšce 600 — 700 m.

4. Montánní (horský) stupeň je též charakterizován edaficky podmíněným střídáním květnatých jedlobučin (obr. 159) s kyselými bučinami týchž syntaxonů, avšak zastoupených montánními asociacemi (MORAVEC et al. 1982); horní hranice dosahuje výšek 1 100 — 1 200 m.

5. Supramontánní (též oreální — vyšší horský) stupeň je stupněm smrčín (obr. 160) převážně ze svazu *Piceion excelsae*, lokálně ze svazu *Athyrio alpestris-Piceion* a v Karpatech (zejména vápencových) ze svazu *Chrysanthemo-Piceion*. Jeho horní hranice tvoří horní hranici lesa, která v jednotlivých horstvech probíhá v různých nadmořských výškách. Nejníže sestupuje v Krkonoších (ca 1 250 m), v Hrubém Jeseníku dosahuje ca 1 400 m, na Šumavě asi 1 430 m a ve slovenských Karpatech ca 1 550 m (sec. ALBLOVÁ 1970).

6. Subalpínský (nižší vysokohorský) stupeň se v našich horách vyznačuje společenstvy kosodřeviny (*Pinion mughi*), střídajícími se místy s travinnými či bylinnými



Obr. 160. Supramontánní stupeň se smrčinami a subalpínský stupeň nad lesní hranicí v Krkonoších (foto J. Štursa).

společenstvy třídy *Mulgedio-Aconitetea* (obr. 160). V českých horstvech není horní hranice tohoto stupně dosaženo; ve vysokých pohorích Karpat dosahuje výšky ca 1 800 — 1 850 m.

7. Alpínský (vysokohorský) stupeň je v Československu vyvinut pouze v Nížkých a Vysokých Tatrách. Je charakterizován bylinnou klimaxovou vegetací třídy *Juncetea trifidi* na silikátových horninách a třídy *Elyno-Seslerietea* na karbonátových horninách.

8. Subnivální (nižší sněžný) stupeň se vyznačuje mechovými a lišejníkovými společenstvy. Jeho výskyt u nás není jednoznačně uznáván; HOLUB et JIRÁSEK (1967) jej popírají, ZLATNÍK (1976) jej uznává. Jeho výskyt je možný ve vrcholových částech Vysokých Tater nad ca 2 400 m.

Nivální (sněžný) stupeň u nás vyvinut není. Lze se s ním setkat v Alpách, kde jeho dolní hranice kolísá podle orografických a mezoklimatických podmínek od asi 2 500 po 3 350 m (ELLENBERG 1982).

11.1.3 Areály rostlinných společenstev

Areál určitého společenstva může být chápán úzce, tj. jako oblast výskytu normálně vyvinutých porostů určité vegetační jednotky, nebo široce, zahrnuje-li též fragmenty společenstva na hranici rozšíření. Pro označení areálů vegetačních jednotek se

většinou užívá chorologická terminologie. V Evropě se rozšíření společenstev vesměs charakterizuje těmito typy areálů:

1. Atlantická společenstva — rozšířená v územích podél Atlantiku v závislosti na vysoké oceanitě podnebí (např. určitá společenstva keříčkových lad či specifická společenstva opadavých lesů).

2. Arktická společenstva — jsou společenstva tundry, jejichž obdobu nalézáme v alpinském stupni středoevropských pohoří. Proto bývají společně označovány jako arko-alpínská vegetace.

3. Boreální společenstva — jsou rozšířena v boreální zóně.

4. Kontinentální společenstva — jsou rozšířena hlavně v kontinentálních oblastech Evropy. Jsou to především společenstva stepí.

5. Mediteránní společenstva — lemují Středozemní moře a vyznačují se vždy zelenými tvrdolistými dřevinami (např. svaz *Quercion ilicis*).

6. Středoevropská společenstva — mají těžiště ve střední Evropě, jako např. některé asociace bučin, ale i jiných formací (např. as. *Caricetum davallianae*).

7. Subatlantická společenstva — vyskytují se v přechodné oblasti mezi atlantickou a střední částí Evropy, jako např. asociace *Stellario-Carpinetum*.

8. Subkontinentální společenstva — jsou vázána na území v. Evropy a jejich areály mohou přesahovat až do střední Evropy, jako např. některé jednotky dubo-borových a lipo-dubových lesů, na S s příměsí smrku.

9. Submediteránní společenstva — tvoří přechod mezi mediteránní a středoevropskou vegetací; typické jsou např. xerotermní opadavé dubové lesy.

Podle areálu vegetačních jednotek můžeme usuzovat na jejich původ a ekologii. Ty, které indikují určité stanovištní podmínky (zvláště podnebí a půdu), umožňují vymezení ekologicky jednotných územních celků.

Pro geografickou diferenciaci vegetačních jednotek je důležité i rozšíření malých druhů (např. z rodů *Alchemilla*, *Hieracium*, *Taraxacum* aj.). Tyto druhy svým rozšířením a vazbou na určitá společenstva pomohou vymezit hranice vikarizujících jednotek (tj. nahrazujících se na podobných stanovištích v různých územích).

Hranice areálů společenstev jsou podmíněny ekologicky a florogeneticky. Hranice areálů mnohých taxonů bývají i hranicemi syntaxonů. V jiných případech je hranice areálu syntaxonu dána shodným průběhem hranic určité skupiny druhů nebo jeho dominantních druhů. Ostré hranice mají např. areály mnohých azonálních a intrazonálních rostlinných společenstev, jako písčité dun, slanisek, rašeliníšť aj.

Asociace a nižší syntaxony mají většinou menší, víceméně souvislé areály. Areály velkoplošně rozšířených asociací svazu *Carpinion* jsou omezeny na určité oblasti mírné zóny (obr. 161). Vyšší syntaxony mají většinou rozsáhlé, mnohdy přerušované areály. Areály svazů zpravidla nepřesahují hranice vegetačních oblastí — např. *Quercion ilicis* má mediteránní, *Oxycocco-Empetrium hermaphroditi* boreo-arktikoalpínský areál. Řády mají vesměs velmi široké areály, zejména u vodní a slano-mílné vegetace — např. *Utricularietalia intermedio-minoris*, *Littorelletalia* nebo

Callitricho-Batrachietalia mají eurosibiřský areál, řád *Piceetalia excelsae* je rozšířen v boreální zóně Eurasie a Severní Ameriky, ve vyšších polohách středoevropských pohoří a má reliktní výskyty v některých jihoevropských horstvech. Třídy mají většinou rozlehlé areály, přesahující někdy i hranice vegetačních zón (např. u vodní a bažinné vegetace — třída *Potametea* je rozšířena v eurosibiřské oblasti a zasahuje do tropické Asie, Afriky a Ameriky). Široké areály mají též třídy ruderalní vegetace.

Rostlinná společenstva jsou tvořena taxony různých geoelementů. Vyjádříme-li procentuálně zastoupení jednotlivých geoelementů (tj. druhů s podobným areálem) ve společenstvu, dostaneme tzv. geografické nebo areálové spektrum (spektrum typů areálů), které můžeme názorně vyjádřit blokovým nebo kruhovým zobrazáním.



Obr. 161. Rozšíření asociací svazu *Carpinion* v Evropě (sec. NEUHAUSL 1977): 1 — *Endymio-Carpinetum*, 2 — *Rusco-Carpinetum*, 3 — *Stellario-Carpinetum*, 4 — *Galio-Carpinetum*, 5 — *Melampyro-Carpinetum*, 6 — *Primulo veris-Carpinetum*, 7 — *Carici pilosae-Carpinetum*, 8 — *Tilio-Carpinetum*, 9 — *Physospermo-Carpinetum*, 10 — *Quercu petraeae-Carpinetum*.

11.2 Krajina jako nositelka vegetace

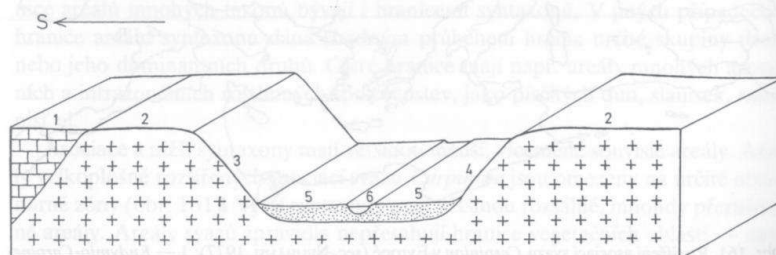
Terestrická vegetace tvoří v přírodě zákonitě uspořádanou víceméně trvalou a viditelnou složku různých typů krajin. Krajina představuje poměrně jednotně utvářenou část geosféry geograficky relevantní velikosti, kterou lze vzhledem k jejímu celkovému charakteru chápat jako jednotný celek (SCHMITHÜSEN 1973). Z hlediska vegetace je to soustava různých typů prostředí, jejichž abiotické vlastnosti umožňují existenci různých typů vegetace.

11.2.1 Krajina a její členění

HADAČ (1982) definuje krajinu jako konkrétní soustavu abiotických útvarů, geobiocenóz, hydrobiocenóz a techno-antropocenóz. Techno-antropocenózy jsou chápány jako systémy tvořené společenstvem lidí, pěstovaných a synantropních rostlin a živočichů a veškerým technickým, kulturním a sociálním vybavením, které společenstvo lidí využívá, a prostředím, s nímž je toto společenstvo v interakci.

V krajině lze vymezit úseky určitých ekologických vlastností, představujících určité typy ekotopu. Reálný a ohraničený úsek krajinného prostoru o určitém ekotopu, který zaujímá nebo by zaujala určitá fytocenóza, je označován termínem fyziochor (SCHMITHÜSEN 1968: 236) nebo fyziotop (LESER 1976: 214—215 — obr. 162). Mozaika fyziotopů určité krajiny je určující pro ráz přirozené vegetace této krajiny i pro lidskou činnost. Zobrazení této mozaiky poskytuje mapa přirozené vegetace (viz 12.3.2).

Přirozená krajina je (s výjimkou oblastí zcela nepříznivých pro vegetaci) charakterizována přirozenou vegetací (viz 12.3.2). S krajinou zcela nedotčenou člověkem se setkáme jen v obtížně přístupných či využitelných oblastech. Jako „prakrajina“ („Urlandschaft“) bývá označován poslední stav přirozené krajiny před její přeměnou v kulturní krajinu, ale i dřívější (většinou předhistorická) stadia vývoje kulturní krajiny. Jako potenciálně přirozená krajina je chápána krajina, která by nahradila dnešní kulturní krajinu, kdyby z ní člověk a jeho působení zcela vymizelo. Jako



Obr. 162. Schéma vymezení fyziotopů v modelu jednoduché krajiny: 1 — plošina na vápenci, 2 — plošina na žule, 3 — jižní svah, 4 — severní svah, 5 — údolní niva, 6 — vodní tok (J. Moravec).



Obr. 163. Krajina blízko přirozená s převahou přirozených a polopřirozených lesů — Křivoklátsko (foto J. Moravec).

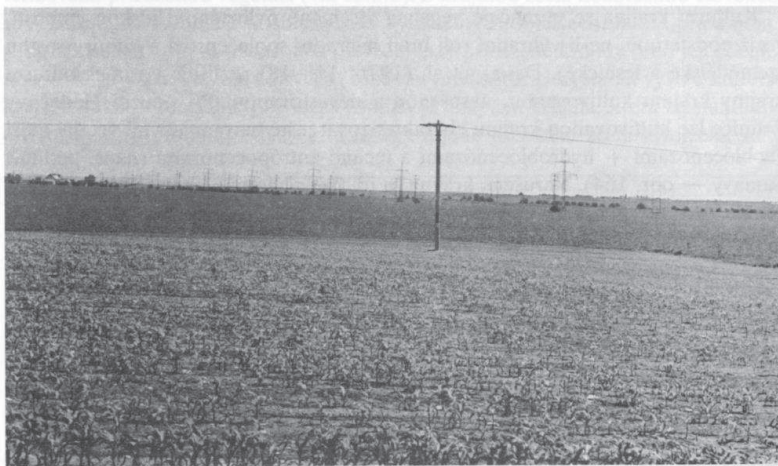
krajinu blízkou přirozené lze označit krajinu s převahou přirozené vegetace, která je však již ovlivněna lidskou činností (obr. 163).

Kulturní krajina se vyznačuje vegetací víceméně ovlivněnou lidskou činností, v níž podstatnou, ne-li výhradní roli hrají náhradní společenstva a kultury rostlin (zemědělské a lesnické). DEMEK et al. (1976: 17—18) rozlišuje v rámci kulturní krajiny krajinu kultivovanou, narušenou a devastovanou. Při použití Hadačovy definice lze kultivovanou krajinu charakterizovat ještě harmonickými vztahy mezi geobiocenózami + hydrobiocenózami a techno-antropocenózami (např. podhůří Šumavy — obr. 164). Narušená krajina se již vyznačuje převahou technoantropocenóz, zachovává si však svůj původní povrch i autoregulační schopnost (např. oblast středního Polabí — obr. 165). Devastovaná krajina zcela postrádá geobiocenózy a hydrobiocenózy přirozené a přirozeným blízké a stává se nevhodnou i pro zemědělské a lesní kultury; její původní povrch již z větší části neexistuje (obr. 166) buď v důsledku intenzivní eroze, nebo lidské činnosti (povrchové doly, výsypky, poddolovaná území, skládky civilizačního odpadu).

Krajina jednotného rázu, kterou lze zřetelně ohraničit, je označována jako základní krajinný celek (HADAČ 1982; přibližně odpovídá krajinnému prostoru — SCHMITHÜSEN 1973). Jednotný ráz se zpravidla projevuje víceméně pravidelným rozmístěním určitého souboru krajinných složek (roviny, svahy, hřbety, vrcholy, údolí, vody, geobiocenózy, hydrobiocenózy). Tento soubor je určen kombinací



Obr. 164. Kultivovaná krajina v podhůří Šumavy — převažuje orná půda; lesy jsou tvořeny jehličnatými kulturami (foto J. Moravec).



Obr. 165. Narušená krajina v středním Polabí — pole, zástavba a komunikace (foto J. Moravec).



Obr. 166. Krajina devastovaná těžbou uhlí na Mostecku (foto S. Štýs).

klimatických a edafických podmínek, jejichž výslednicí je též určitá skladba přirozené vegetace, která vyjadřuje přírodní (ekologický) potenciál krajiny. Proto se při vymezování základních krajinných celků lze opřít o přirozenou vegetaci, kterou v antropicky silně ovlivněné krajině zachycují rekonstrukční mapy (12.3.2). Hranice mezi určitými základními krajinnými celky mohou tvořit např. hranice mezi různými typy vegetace (mezi doubravami a bučinami, mezi smrčinami a subalpinskou vegetací apod.). Avšak i uvnitř určitého vegetačního stupně lze vylíšit několik základních krajinných celků podle odlišné geologické stavby či reliéfu.

Každý krajinný celek má určité rysy, které jsou společné i jiným krajinným celkům a na jejich základě lze tyto celky sdružovat do základních krajinných typů a jejich nadřazených jednotek — skupin a sérií krajinných typů (tab. 29). MEZERA et al. (1979) charakterizuje krajinný typ jako „krajinnou jednotku, vyznačující se určitými společnými přírodními a kulturními znaky, které jsou společné všem krajinám téhož typu a jen pro tento typ specifické“.

Pro Českou republiku byly navrženy tyto skupiny krajinných typů (HADAČ 1982):

1. Skupina subalpinských krajinných typů, rozšířených na hřebenech Krkonoš a v nejvyšších polohách Jeseníků. Její dolní hranici tvoří horní hranice lesa. Hlavní krajinné složky: skály, kamenná moře a sutě, vysokohorské bylinné nivy a louky, porosty kosodřeviny, rašeliniště. Všechny krajinné celky tohoto typu jsou chráněny. Význam vegetace: především protierozní a vodohospodářský.

Tab. 29. Přehled sérií krajinných typů (sec. HADAČ 1982)

Krajinné typy	Produktivita t/ha/rok	Hlavní složky	Člověk	Přibližná hustota oby- vatel na 1 km ²
Mikrotermní abiogenní	0	skály, ledovce	může existovat jen se zvláštním vybavením	0
Arktické	0,04—0,15	arktická tundra skály, led polygonální půdy	lovecké osady, pastevci so- bů, trvalý pobyt možný, ale pro městské obyvatele nákladný	0,01
Hypoarktické	0,7—1,1	hypoarktická tundra, leso- tundra, vrchovištní rašeli- niska, jezera	lovecké a důlní osady apod., pastevci sobů	0,6
Jehličnatá tajga	4—8	jehličnaté lesy, přechodová rašeliniska, jezera, skály, pastviny	lovecké osady, dřevoru- becké osady, průmysl zpracování dřeva, důlní a průmyslová města	15
Listnaté opa- davé lesy	10—15	listnaté lesy a kulturní jeh- ličnaté lesy, pole, louky, rybníky, řeky	zemědělské, městské a průmyslové technoantro- pocenózy	40—60
Stepní a pré- rijní	± 12	step nebo prairie, obilná pole, slaniska	zemědělské, městské a průmyslové technoantro- pocenózy	8
Deštné prale- sy	10—20	prales, řeky, políčka, zvláště rýžová, tropické plantáže	plantáže, zemědělské a průmyslové technoantro- pocenózy, osídlení husté na mořském pobřeží a při řekách, jinak řídké	18
Savany	± 7	krátkostébelné, vysokosté- belné, křovité nebo stro- movité savany, jezera, ter- mitiště aj.	pastevecké a drobné rol- nické osady, farmy, doly, průmyslové závody	14
Pouštní	1—7	písečné přesypy, hamady, vádí, porosty halofytních keřů a sukulentů i letni- ček, skály, oázy	pastevecké tábory nomá- dů, sídla v oázách, důlní a těžební technoantropo- cenózy	2
Xerické	0	přesypy, skály, hamada, vádí	pobyt obtížný a nákladný	0

2. Skupina smrčinných krajinných typů je rozšířena v polohách klimatických smrčín hraničních pohoří. Hlavní krajinné složky: jehličnaté lesy, pastviny, rašeliníště, osady (zvl. dřevozpracujícího průmyslu), pastevní farmy, sportovní a rekreační zařízení. Význam vegetace: vodohospodářský (přispívá ke zvýšení množství zachycených srážek), protierozní a rekreační.

3. Skupina bučinných krajinných typů je typická pro vrchoviny. Hlavní krajinné složky: bučiny, smrkojedliny, smrkové kultury, jedliny, vodní nádrže, louky a pastviny, méně hodnotná pole, zemědělské, městské a průmyslové technoantropocenózy. Význam vegetace: vodohospodářský a půdoochranný.

4. Skupina doubravních krajinných typů se vyskytuje v nižších polohách území, které nemají xerothermní ráz. Převládající krajinné složky: polní kultury (zvl. pšenice, ječmen, cukrovka, kukuřice, chmel), četné zemědělské, městské a průmyslové technoantropocenózy; méně jsou rozšířeny doubravy, habřiny, jehličnaté kultury, louky, rybníky, zavodňovací kanály aj. Význam vegetace: jako u předešlé skupiny a též rekreační. Intenzivní zemědělství vyvolává nebezpečí eutrofizace vod a jejich zamoření pesticidy (podobně i v následující skupině).

5. Skupina xerothermních krajinných typů ponticko-panonských je vázána na nejteplejší části území. Hlavní krajinné složky: pole kukuřično-řepařského typu, četné zemědělské, městské a průmyslové technoantropocenózy (oblast od paleolitu osídlená), vinice, ovocné sady broskvoní a meruněk, méně xerothermní doubravy, skalní bylinná společenstva, „lesostepi“, slaniska (chráněná), rybníky, přehrady aj. Význam vegetace: především půdoochranný, zvyšování diversity kulturní krajiny (význam rekreační, estetický).

V každé z těchto skupin lze vyčlenit krajiny klimagenní, jejichž ráz je výrazně určen klimatem, a geogenní, jejichž utváření je podmíněno geologickým substrátem (krasové nebo pískovcové krajiny). Hadačův krajinný typ odpovídá Schmithüsenově pojetí krajiny.

Rajonizace území založené na rozlišení základních krajinných celků a vyšších kategorií lze využít pro územní plánování.

11.2.2 Vegetační skladba krajiny

Vegetační skladba krajiny může být vyjádřena pomocí komplexů společenstev nebo sigmasociací. BRAUN-BLANQUET et PAVILLARD (1928) definují komplex rostlinných společenstev jako mozaiku společenstev (svazů, asociací nebo jejich fragmentů), určenou lokální pestrostí geomorfologických faktorů, které se víceméně stejnoměrně opakují. Komplex společenstev (vegetační komplex) je souhrnné označení přirozených společenstev a z nich vzniklých náhradních společenstev, která jsou v bezprostředním kontaktu. Soubor náhradních společenstev určitého závěrečného společenstva tvoří komplex náhradních společenstev (komplex kulturní krajiny) daného závěrečného společenstva. Například komplex náhradních společenstev asociace *Melampyro-Carpinetum* v Chrudimské kotlině tvoří louky as. *Arrhenatheretum elatioris*, subxerothermní travinná společenstva svazu *Bromion erecti*, křoviny svazu *Prunion spinosae*, pšeničná, kukuřičná a řepná pole a jejich plevelová společenstva, třešňové sady, akátové a borové kultury. Pro určité stanoviště existuje jen omezený výběr vzájemně se nahrazujících společenstev s podobnými ekologickými nároky.

TUXEN (1973) jako první navrhl postup studia vegetačních komplexů a podnítil tak rozvoj symfytoecologie v mnoha zemích Evropy (TUXEN 1978) i v Československu (NEUHAUSL et NEUHAUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1979a). Symfytoecologie je definována jako globální fytoecologie nebo „fytoecologie na druhou“. Její základní jednotkou je asociace asociací označována jako sigmasociace. Je to souhrn rostlinných společenstev, která se v dané krajině vyskytují na stanovištích určité potenciální přirozené vegetace.

Symfytoecologická metoda má fázi analytickou a syntetickou a podobné zásady jako fytoecologie. Prvním předpokladem pro snímkování skupiny společenstev určitého území je jeho dostatečná homogenita. Pro snímkování vegetačních komplexů volíme jen plochy odpovídající jediné asociaci (nebo dokonce subasociaci) potenciální přirozené vegetace. Minimální plocha každého synsnímku musí být dostatečně velká a musí být empiricky určena pro každou oblast (např. pro rovinaté oblasti plocha řádu 1 km²). Podmínkou pro zapsání komplexu je znalost všech společenstev studované oblasti. Snímek komplexu představuje seznam syntaxonů zkusné plochy s uvedením jejich kvantitativního zastoupení (za použití sedmičlenné stupnice pro abundanci a dominanci — viz str. 81). Takto zapsané synsnímky se zpracovávají synteticky podobnými metodami jako ve fytoecologii. Při charakteristice vegetační skladby krajiny pomocí sigmasociací se vyhodnocují komplexy reálné vegetace. Lze však použít i komplexů potenciální přirozené vegetace v prostorových jednotkách charakterizovaných jedním nebo několika vůdčími společenstvy (tj. skupinou lesních společenstev, která vzájemně souvisejí floristicky a ekologicky a mají jednotný charakter, především v zastoupení hlavních dřevin — viz NEUHAUSL et NEUHAUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1979a).

11.2.3 Vliv člověka na krajinu

Člověk se podílí na přeměně krajiny již od neolitu, kdy jako zemědělec začal získávat zemědělskou půdu žďářením a mýcením lesů. Postupně tak redukoval lesní plochu, zvláště v nižších a teplejších oblastech. Na úkor lesů vznikly mnohé savany v tropických zónách, u nás nejen pole, ale i louky a pastviny. Vznikla tak řada náhradních společenstev, která v krajině člověkem nedotčené neexistovala.

Primitivní zemědělec využíval bohatství krajiny, aniž by doplňoval živiny odčerpané z půdy. Při poklesu úrody vyčerpaná pole opustil a vymýcením lesa založil pole nová. To se děje dodnes v některých tropických oblastech. Měnila se tak nejen vegetace a flóra krajiny, a to jak ochuzováním původních společenstev a druhů, tak šířením náhradních společenstev a synantropní flóry a vegetace. Spolu s těmito změnami probíhaly i změny stanovištních podmínek.

Protože člověk nejvíce využíval teplé a snadno přístupné polohy, probíhaly u nás nejvýznamnější změny v planárním a kolinním stupni a postupně se šířily do méně příznivých vyšších poloh. Tyto změny vyústily ve vzniku kulturní krajiny. Stupeň

těchto změn lze posoudit srovnáním současného stavu vegetace s mapou rekonstruované přirozené vegetace.

Ve skladbě vegetace kulturní krajiny se prolíná působení lidského záměru a činnosti s působením přírodních sil. Různorodost krajiny poskytuje člověku různé možnosti jejího využití, neboť jednotlivé krajinné složky mohou vyhovovat různým cílům. Již neolitický člověk to dovedl využít. Například neolitické osídlení českých zemí se víceméně kryje s rozšířením přirozených dubohabřin, subxerothermních, xerothermních a jilmových doubrav (obr. 167). Na podobné závislosti v j. části Německa upozornil již v r. 1933 GRADMANN (Steppenheidetheorie).

Jednotlivé krajinné složky jsou člověkem využívány s různou intenzitou a ta se může měnit v různých etapách vývoje společnosti; např. oblast bučin byla u nás využívána až v době bronzové, oblast smrčín ještě později. Pěstování vinné révy zasahovalo ve středověku dále na sever a do vyšších poloh než dnes, kdy jsou na těchto polohách rentabilnější jiné kultury.

Místy vyvolala činnost člověka tak výrazné změny stanoviště, že některá společenstva zcela zanikla (MORAVEC et al. 1983), u jiných se podstatně změnilo rozšíření. Nejvýznamnější lidské zásahy do krajiny, které podmiňují tyto změny, jsou:

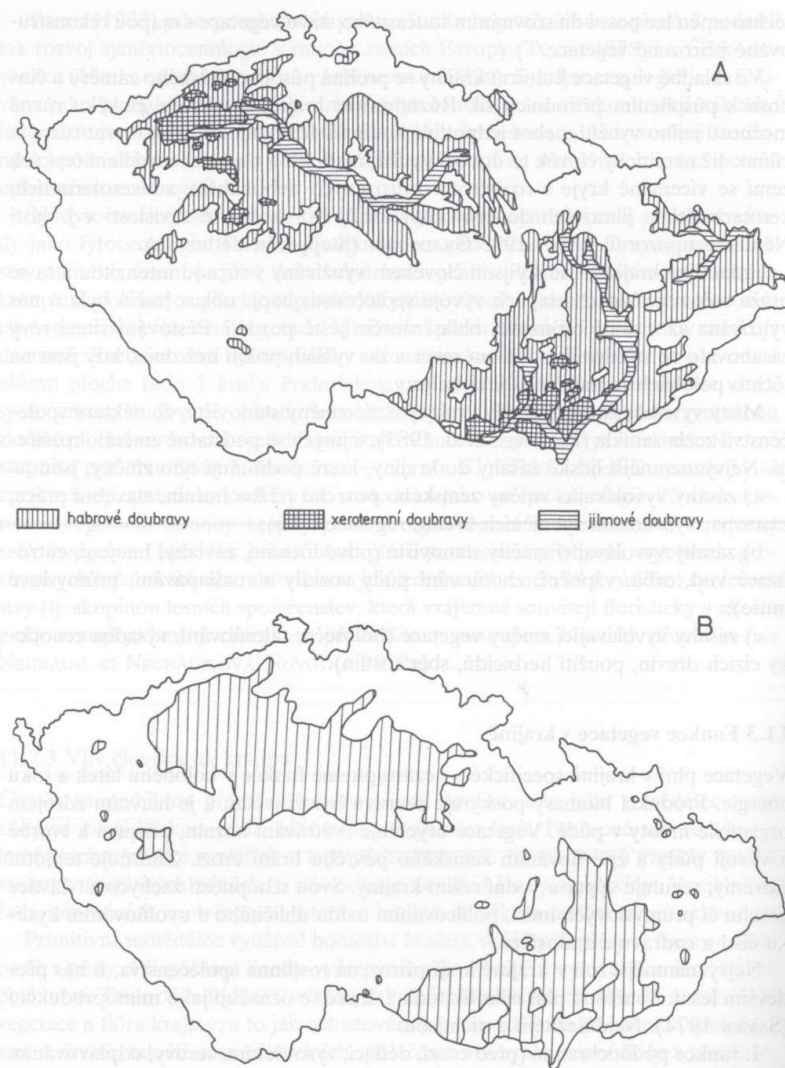
- a) zásahy vyvolávající změny zemského povrchu (těžba hornin, stavební práce, zástavba, vyhrnování rybníčních břehů, regulace toků);
- b) zásahy vyvolávající změny stanoviště (odvodňování, závlahy, hnojení, eutrofizace vod, orba, vápnění, zhutňování půdy vozidly a rozšlapávání, průmyslové imise);
- c) zásahy vyvolávající změny vegetace (holoseče, zalesňování, výsadba cenotiky cizích dřevin, použití herbicidů, sběr rostlin).

11.3 Funkce vegetace v krajině

Vegetace plní v krajině specifické a nezastupitelné funkce v koloběhu látek a toku energie. Produkci biomasy poskytuje potravu býložravcům a je hlavním zdrojem organické hmoty v půdě. Vegetace urychluje zvětrávání hornin, přispívá k tvorbě a vývoji půdy a zpevňováním zemského povrchu brání erozi. Zmírňuje teplotní extrém, reguluje výpar a vodní režim krajiny. Svou schopností zachycovat částice prachu či průmyslových imisí, pohlčováním oxidu uhličitého a uvolňováním kyslíku čistí a ozdravuje atmosféru.

Nejvýznamnější roli v krajině hrají přirozená rostlinná společenstva, u nás především lesní. Současně plní několik funkcí, které se označují jako mimoprodukční (SAMEK 1974). Nejdůležitější z nich jsou:

1. funkce půdoochranná (před erozí, deflací, vysoušením, sesuvy, odplavováním živin aj.);
2. funkce vodohospodářská (zpomalení odtoku povrchové vody, funkce retenční a filtrační, zlepšování kvality vody jak pitné, tak průmyslové, ochrana břehů vodních nádrží i toků);



Obr. 167. Koincidence mezi rekonstruovaným rozšířením dubohabřin a jilmových a xerothermních doubrav (A) a neolitickým osídlením (B) v České republice (sec. MÍKYŠKA et al. 1968—1972 a PURŠ 1965).

3. ovlivnění klimatu (příznivý vliv lesa na klima krajiny zvyšováním vlhkosti a brzděním větrů);

4. funkce bio-homeostatická (zvyšování ekologické rozmanitosti (diverzity) zemědělské krajiny);

5. funkce zdravotně hygienická (zachycování prachu, smogu, tlumení hluku, léčebné a rekreační působení);

6. funkce asanačně rekultivační (asanace životního prostředí, zejména v průmyslové krajině, rekultivace půd aj.);

7. funkce kulturní (význam společenstev jako naučných objektů, zachování kulturních a historických hodnot vegetace v chráněných územích, ochrana fyto- genofundu, estetická funkce vegetace v krajině aj.).

Řadu těchto funkcí vykonávají i nelesní společenstva, zejména jsou-li tvořena vytrvalými rostlinami, jako např. společenstva luk a pastvin, rašeliníšť, břehů vod, skal a skalních drolin, subalpínských a alpínských holí. I synantropní vegetace má své kladné funkce na plochách devastovaných těžební či stavební činností, v průmyslových závodech, sídlištích a na komunikačních tělesech. Jak však upozorňuje KOPECKÝ (1982), lze se setkat i s negativními vlivy v oblasti zdravotnictví při nadměrné koncentraci některých synantropních společenstev v sídlištích (vzrůst četnosti pylových alergií obyvatel, vznik ohnisek rostlinných i živočišných škůdců, šíření některých fytovirů).

Vegetační (geobotanické) mapování stojí na pomezí mezi teoretickou a aplikovanou fytoecologií. Vychází z klasifikace rostlinných společenstev, resp. vegetace v nejširším smyslu, a opírá se o synekologii a syndynamiku. Vytváří si vlastní teorie, které zpětně ovlivňují a doplňují jiná odvětví fytoecologie. Má vlastní metodiku zpracování informací a techniku kartografické interpretace vegetace na mapách různých měřítek a různého určení. Vegetační (geobotanické) mapy představují nejstručnější a nejprůhlednější způsob předávání fytoecologických poznatků z určitého území. Vegetační mapování je uznáváno a rozvíjeno na všech kontinentech.

12.1 Předmět a cíle vegetačního mapování

Předmětem vegetačního mapování je vegetace, tj. přirozené, polopřirozené i lidskou činností vzniklé a udržované porosty na zemském povrchu. Předpokladem mapování je rozlišitelnost a ohraničitelnost rostlinných společenstev, popř. umělých porostů (viz 3.1). Teorie vegetačního kontinua a populačně biologické přístupy k vegetaci nejsou pro vegetační mapování použitelné a neumožňují ani územně ekologickou interpretaci vegetačních map. Ačkoliv vycházíme při mapování vegetace z konkrétních, v přírodě rozlišitelných porostů, zůstává hlavním přínosem mapy jejich obecné vyjádření pomocí určitého klasifikačního systému nebo typizace podle určitých kritérií. Proto je mapování přímo závislé na výsledcích klasifikace či typizace vegetace. Vytváření systémů ad hoc pouze pro účely určitých projektů mapování bez přihlédnutí k výsledkům klasifikace se stává formální a obtížně srovnatelné a většinou neumožňuje ani širší aplikaci, ani pochopení skutečného obsahu mapy.

Podle měřítka mapy a stupně znalosti vegetace území lze zachytit jednotky vymezené buď podle fyziognomie či struktury, nebo podle dominantních druhů či jejich kombinací, nebo podle celkového druhového složení společenstev (floristicko-fytoecologicky). Zatímco fyziognomicky vymezené jednotky poskytují základní informace o makroekologických podmínkách území (v umělých porostech o základních cílech rostlinné produkce), přináší floristicko-fytoecologické jed-

notky komplexní poznání rostlinné složky ekosystémů, umožňují detailní indikaci rozhodujících stanovištních činitelů a signalizují syngenetické závislosti.

Přímým cílem vegetační mapy je zobrazení vegetační skladby určitého území. Jednotlivé mapy se liší obsahem a pojetím podle velikosti území a záměru dalšího využití mapy (mapa vegetace celé Země se podstatně liší od vegetační mapy území několika km²) a jejich vyjadřovací schopnost závisí i na stupni znalosti mapovaného území.

Něpřímé cíle vegetačního mapování jsou společensky významnější než přímé cíle a jsou vlastní příčinou rozvoje mapování. Patří mezi ně zejména aplikace vegetačních map v důležitých teoretických i hospodářských odvětvích (viz 12.5 a 13). Mimo vědecké a aplikační účely stávají se přehledné vegetační mapy též dokladem kulturní vyspělosti národů i celkové vyspělosti lidstva.

12.2 Historie vegetačního mapování

První mapy s vegetačními prvky se objevují již v 15. a 16. stol. (FONCIN 1961), kdy jsou vydávány topografické mapy znázorňující též některé přírodní složky (lesy, travinné porosty, kultivované pozemky apod.). MRÁZ ET SAMEK (1963) upozorňují na některé z nich, mimo jiné na rukopisnou mapu lesa u vsi Trokavce v Čechách od Podolského, na níž je symboly znázorněn výskyt dubu, habru, břízy a vrby. Topografické mapy ze 17. stol. zachycující výskyt vinic, ovocných sadů a lesů s rozlišením některých dřevin ještě nelze považovat za vegetační mapy v pravém slova smyslu. Jak upozorňuje KÜCHLER (1967), je až Cassiniho mapa Francie (1 : 80 000) z konce 18. stol. první topografickou mapou s vyhraněnými prvky moderních vegetačních map.

První vlastní vegetační mapy byly silně ovlivněny chorologickými mapami či mapami areálů, které se objevují od první čtvrtiny 19. stol. (SCHOUW 1823). V těchto mapách jsou flórové či chorologické oblasti znázorněny často souřadně vedle vegetačních jednotek. I mapy druhé poloviny 19. stol. rozlišují pouze základní flórové, vegetační nebo územní složky (vegetačně vymezené klimatické oblasti, výškové stupně, oblasti pěstování různých kultur apod.). Až na přelomu 19. a 20. stol. se ve vegetačních mapách důsledněji uplatňují vegetační přístupy založené na formační klasifikaci vegetace, dominujících druhích, popř. na ekologických podmínkách. První vegetační mapu z našeho území uveřejnil DOMIN (1903) jako součást studie o Brdech.

Výrazný pokrok v náplni i propracovanosti vegetačních map přinesl floristicko-fytoecologický směr v klasifikaci vegetace. Takto charakterizované jednotky se osvědčily při mapování malých území na mapách velkých měřítek. Průkopníkem tohoto mapování se v Československu stal MIKYŠKA (1926, 1928b), jehož mapy patří k prvním moderně pojatým vegetačním mapám.

Nový rozmach vegetačního mapování nastal po r. 1945 a zejména v padesátých letech. Vyšla vegetační mapa Francie (GAUSSEN 1945) a rozvíjelo se promyšlené

mapování aktuální vegetace v měřítku 1 : 200 000 (GAUSSEN 1948). Vznikla geobotanická mapa SSSR 1 : 4 000 000 (LAVRENKO et SOČAVA 1954) a vegetační mapa střední Asie (LAVRENKO et RODIN 1956). V Německé spolkové republice bylo podporováno mapování aktuální vegetace pro praktické účely. Mezinárodní společnost pro studium vegetace uspořádala sympozium o vegetačním mapování (TUXEN 1963). V Československu bylo zahájeno geobotanické mapování (1 : 75 000), o jehož výsledcích, metodice a aplikaci bylo referováno na zvláštním sympoziu (RUŽIČKA 1962). V šedesátých letech a později vycházejí větší syntetická díla — kompilační mapa potenciální přirozené vegetace USA (KÜCHLER 1964 — ca 1 : 3 000 000), geobotanická mapa České republiky (MIKYŠKA et al. 1968—1972 — 1 : 200 000, MORAVEC et NEUHÄUSL 1976 — 1 : 1 000 000) a Slovenské republiky (MICHALKO et al. 1979 — 1 : 500 000, 1986 — 1 : 200 000). V dalších letech se vegetační mapování výrazně rozvíjí v Africe, Austrálii, Americe a východní Asii (např. HUECK et SEIBERT 1972, MIYAWAKI 1979, WHITE 1983 aj.) a především v Evropě.

Další podrobnosti k historii vegetačního mapování viz KÜCHLER (1965, 1966, 1967, 1968), GAUSSEN (1961), SOČAVA (1962) a ročenka Geobotaničeského kartografování (zal. r. 1963).

12.3 Základní koncepce vegetačního mapování

Teorie vegetačního mapování se rozvíjela s širším použitím vegetačních map v praxi, které si vyžádalo přesné vymezení jejich obsahu a objasnění principů a metod mapování. Na starších mapách znázorňujících buď aktuální, nebo přirozenou vegetaci nebylo často z legendy zjištělné, jaký druh vegetace znázorňují.

Podle obsahu rozlišujeme dva základní typy vegetačních map:

1. Mapy reálné vegetace, znázorňující její skutečný stav k datu mapování.
2. Mapy rekonstrukční, vyjadřující rekonstruovanou nebo potenciální přirozenou vegetaci.

Kromě těchto map lze sestavovat odvozené mapy založené na koincidenci mezi některými vlastnostmi biocenóz a prostředí a syntaxonomickými jednotkami.

12.3.1 Mapy reálné vegetace

Zachycují-li tyto mapy současný stav vegetace, označujeme je jako aktuální mapy, přesněji jako mapy současné reálné vegetace (obr. 168). Každá aktuální mapa zachycuje skutečný stav vegetace pouze k datu mapování a může být přesným obrazem stavu vegetace v určitém období. Změnil-li se vegetace mapovaného území, stává se z aktuální mapy mapa historická.

Určitou rekonstrukční technikou lze na základě zhodnocení současného stavu vegetace, archivních materiálů, stanovištních podmínek, sukcesních trendů, působení člověka a dalších souvislostí mapovat i reálnou vegetaci některých historických období.

Tyto mapy znázorňují historickou reálnou vegetaci (ovšem pouze v přibližném stavu).

Rozvoj paleogeobotaniky a její výsledky umožnily konstruovat mapy vegetace hluboko do minulosti (až do období pozdního glaciálu). Tyto paleovegetační mapy (RYBNÍČKOVÁ 1985) znázorňují vegetaci ve fyziognomických jednotkách, opírajících se o druhy převládající ve vegetaci v určité době.

12.3.2 Mapy rekonstrukční

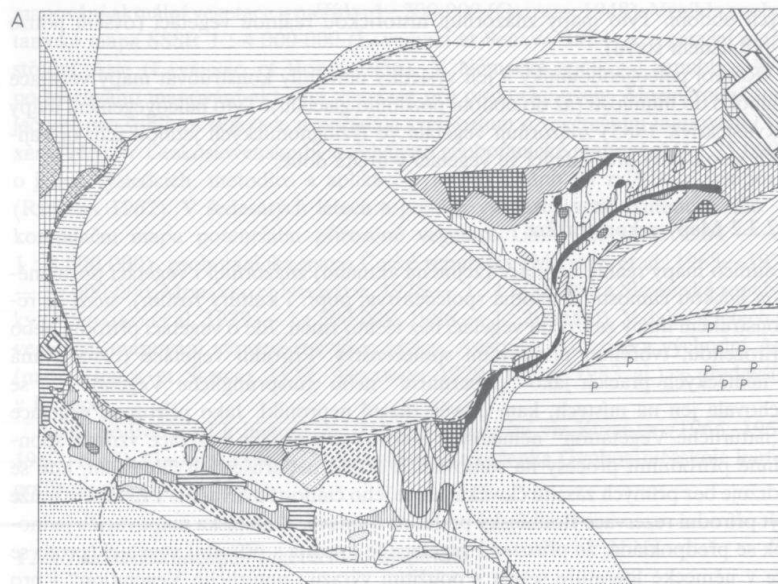
Zatímco mapy reálné vegetace (zejména aktuální) znázorňují i vegetaci pozměněnou lidskou činností (druhotná společenstva, popř. i kultury rostlin), snaží se rekonstrukční mapy znázornit vegetaci bez těchto změn. Jde o vegetaci přírodní nebo přirozenou, tvořenou primárními společenstvy. Přírodní vegetace (označovaná v německých pracích jako „unberührte“ nebo „ursprüngliche Vegetation“) se uchovala jen na místech, kam člověk dosud nepronikl. Jako přirozená vegetace („natürliche Vegetation“ německých autorů) se označuje vegetace vzniklá spontánně přírodními procesy na stanovištích dosud neporušených člověkem, kde se udržuje bez přímých zásahů člověka, ale je jeho činností ovlivněna. Příkladem může být přírodní rezervace Boubínský prales na Šumavě. Z hlediska mapovacích jednotek se předpokládá, že přirozená vegetace je totožná s přírodní vegetací (proto se lze v německé literatuře setkat s použitím výrazu „natürliche Vegetation“ i pro „unberührte Vegetation“). Vegetace, která odpovídá přirozené (i z hlediska mapovacích jednotek), avšak v níž člověk hospodář v souladu s přírodními procesy, je označována jako „vegetace blízka přirozené“ („naturnahe Vegetation“). Jako příklad mohou sloužit klimaxové bučiny, v nichž člověk těží dřevo a které se regenerují spontánně nebo za přispění člověka.

Rekonstrukční mapování vychází z dosud zachovaných zbytků přirozené, popř. přírodní vegetace, opírá se o její vztahy k prostředí a na jejich základě extrapoluje přirozenou vegetaci na místa, kde v současnosti již neexistuje.

12.3.2.1 Mapy přírodní vegetace

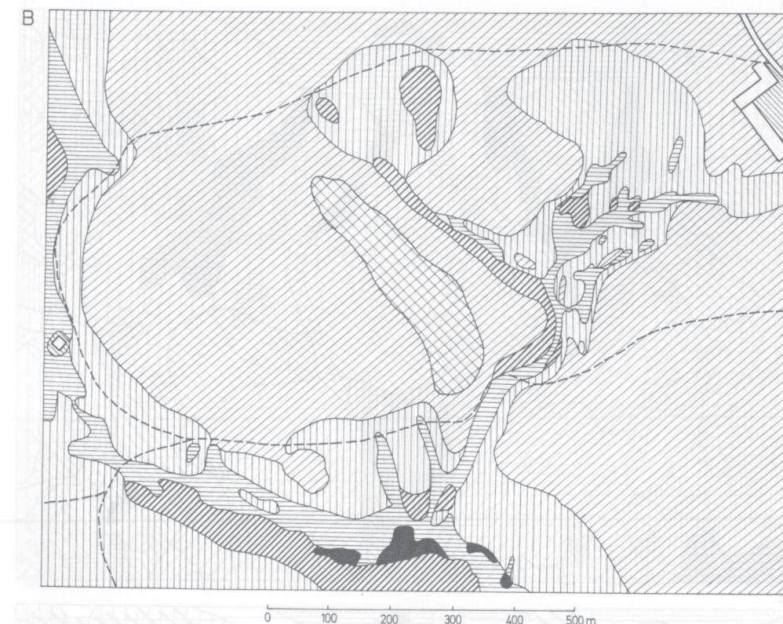
Starší mapy přirozené vegetace větších území se snažily znázornit původní přírodní vegetaci nedotčenou člověkem, jehož vliv byl ignorován. Rozvoj mapování přirozené vegetace ve středním a velkém měřítku a pokrok archeologie, který upřesnil poznatky o vlivu člověka na vegetaci v minulosti, znemožnil použití koncepce předkulturní přírodní vegetace. Její mapování nemohlo být postaveno na jednotnou časovou bázi (příchod člověka do různých oblastí nebyl časově shodný). Předkulturní přírodní vegetace nemohla být ztotožněna se současnou přirozenou vegetací. Proto ztratilo mapování předkulturní přírodní vegetace své opodstatnění.

Jinou možnost zachycení stabilizované trvalé vegetace dávala teorie klimaxu (viz 10.3.3) a poznatky o zonalitě a stupňovitosti vegetace (viz 11.1).



- | | |
|---|---|
| Caricetum vesicariae | Sanguisorbo - Festucetum commutatae fáze s Aegopodium podagraria |
| Carici rostratae - Sphagnetum apiculati | Společenstvo Alopecurus pratensis Festuca rubra |
| Caricetum goodenowii | Trifolio - Festucetum rubrae alopecuretosum |
| Scirpetum silvatici | Trifolio - Festucetum rubrae carlinetosum |
| Phalaridetum arundinaceae | Nardo - Festucetum capillatae |
| Lysimacho vulgaris - Filipenduletum | Holco - Galeopsietum typicum |
| Angelico - Cirsietum palustris violetosum palustris | Holco - Galeopsietum var. s. Tussilago farfara |
| A-Cp typicum var. s. Nardus stricta | monodominantní porosty svazu Ranunculo - Rumicion crisper |
| A-Cp typicum var. s. Taraxacum officinale | smrkové monokultury na stanovištích Equiseto - Abietetum |
| A-Cp fáze s Deschampsia caespitosa | smrkové monokultury na stanovištích Luzulo - pilosae - Abietetum |
| A-Cp fáze s Alopecurus pratensis var. s. Filipendula ulmaria | smrkové monokultury na stanovištích Luzulo - Fagetum |
| A-Cp fáze s Alopecurus pratensis typická var. | stadia spontánního zarůstání dřevinami Alnus glutinosa, Betula alba aj. |
| A-Cp fáze s Alopecurus pratensis var. s. Taraxacum officinale | P příměs borovice |
| Sanguisorbo - Festucetum commutatae | X příměs smrku |

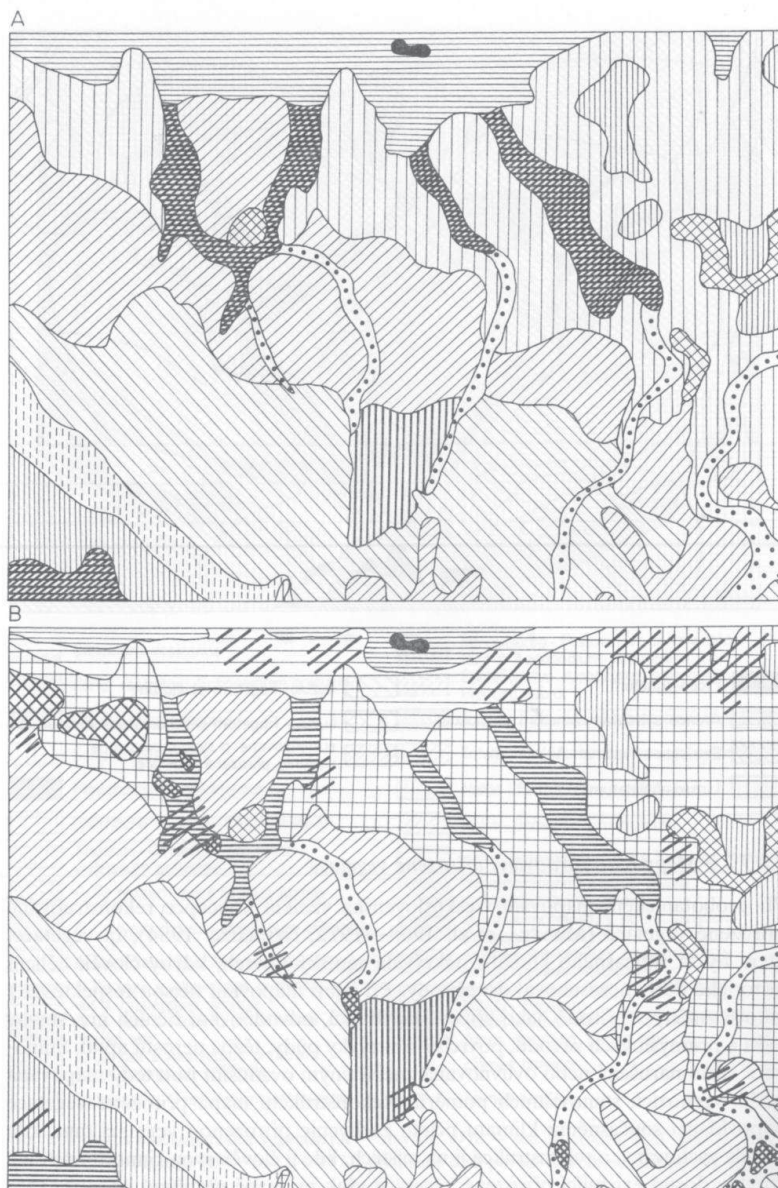
Obr. 168. Mapa současné reálné vegetace (A — stav k r. 1978 — sec. NEUHÄUSL et al. 1983) a potenciální přirozené vegetace (B — stav k r. 1977) pramenné části povodí Žebrákovského potoka u Světlé nad Sázavou (R. Neuhäusl).



- | | |
|--------------------------------------|--|
| Piceo-Alnetum | Luzulo-Fagetum abietosum |
| Arundo sylvestris-Alnetum glutinosae | Luzulo-Fagetum deschamsietosum flexuosae |
| Equiseto sylvaticae-Abietetum | eutrofizované a synantropizované varianty přirozené vegetace |
| Luzulo-Abietetum | |

12.3.2.2 Mapy rekonstruované přirozené vegetace

Při geobotanickém mapování Československa vznikla koncepce rekonstruované přirozené vegetace (MIKYŠKA et al. 1968—1972, NEUHÄUSL 1984), tj. vegetace, která by za současného klimatu pokrývala zemský povrch, kdyby člověk během historické doby nezasahoval do přírody. Při jejím mapování nejsou respektovány takové změny v přírodě, jako zřizování rybníků, odvodňování říčních niv, stavby měst a průmyslových závodů, povrchové skrývky půdy, těžba nerostů apod. Stanoviště takto narušená nebo ovlivňovaná znečištěným ovzduším jsou tedy mapována podle výchozích stanovištních poměrů. Rekonstrukční mapa přirozené vegetace odpovídající současnému klimatu přímo zachycuje přirozenou vegetaci tam, kde zůstala zachována, a rekonstrukce ji na místech, kde ji člověk svou činností odstranil (zbytky dosud existující přirozené vegetace však na mapě rozlišeny nejsou). Tato



- | | |
|--|---|
| vegetační komplex mrtvých říčních ramen | lipová doubrava |
| vodní a pobřežní vegetace vegetace rybníků | jedlová doubrava |
| střemchová jaserina | biková doubrava |
| suší střemchová jaserina | vlhčí biková doubrava |
| ptačincová olšina | smolnicková doubrava |
| jilmová doubrava | mochnová doubrava |
| černýšová dubohabřina | dubový bor na vátých píscích |
| jilmová černýšová dubohabřina | závěrečná stadia vegetace výsypek |
| typická černýšová dubohabřina | eutrofizovaná přirozená vegetace spolu s ruderalními společenstvy |

Obr. 169. Mapa rekonstruované přirozené vegetace (A — sec. NEUHAUSL et NEUHAUSLOVÁ-NOVOTNÁ 1979b), potenciální přirozené vegetace (B) a přirozené vegetace odpovídající současnému stavu prostředí (C) sz. výběžku Železných hor a přilehlé Polabské nížiny (R. Neuhäusl).

mapa poskytuje obraz přirozené krajiny nenarušené člověkem za současných klimatických podmínek (obr. 169A). Může sloužit jako výchozí podklad při posuzování stupně narušení určitého území. Jejím srovnáním s mapou současné reálné vegetace získáme přehled o zastoupení přirozených typů vegetace a stupni synantropizace jednotlivých stanovišť.

Předností mapy rekonstruované přirozené vegetace je respektování původních stanovištních podmínek. Mapa není zatížena spekulací o možných modifikacích přirozené vegetace na antropicky ovlivněných stanovištích, neboť tento vliv eliminuje. Vychází ze zbytků přirozené vegetace, které se zachovaly. Nerekonstruuje přírodní rostlinná společenstva, neboť současné i minimálně narušené porosty k tomu nedávají spolehlivé podklady.

Nedostatkem těchto map je spekulativní hodnocení přirozených stanovišť, tj. určení jejich výchozího stavu za předpokladu, že člověk v historické době na stanoviště nepůsobil. Proto může být rekonstrukce jen přibližná a mapovací jednotky nemohou vyjadřovat detaily. Například na říčních aluviích nelze rekonstruovat jednotky nižší než asociace, neboť ty závisí na určitém vodním režimu, který na odvodněné nivě již nelze stanovit. Dalším nedostatkem těchto map je nejednotné hodnocení současných stanovištních podmínek. Na místech bezvýznamně nebo reverzibilně narušených (na zalesněných nebo extenzivně využívaných polohách) je hodnocen skutečný stav prostředí; na místech ireverzibilně pozměněných je brán v úvahu předpokládaný stav bez narušení. Například na trvale odvodněných aluviálních půdách je mapována lužní vegetace, která se zde za současného stavu prostředí nemůže udržet.

12.3.2.3 Mapy potenciální přirozené vegetace

Některé nedostatky map rekonstruované přirozené vegetace má odstranit teorie tzv. potenciální přirozené vegetace, kterou vypracoval TÜXEN (1956) a která byla aplikována nejen v Německé spolkové republice (např. TRAUTMANN 1966, BOHN 1981), ale i jinde (KÜCHLER 1964, MIYAWAKI 1979 aj.). Konstrukce potenciální přirozené vegetace má mapově znázornit její stav, který by se vytvořil, kdyby ustala veškerá činnost člověka (obr. 169B). Tato konstrukce vychází ze současných podmínek prostředí a respektuje všechny nevratné změny prostředí vytvořené člověkem: umělé vodní nádrže, umělé obnažené skalní substráty, odvodněné bažiny i aluvia; při důsledném uplatnění i změny vzniklé v sídlištních a průmyslových aglomeracích. Nepočítá však s vlivy lidské činnosti, které by zanikly, kdyby tato činnost ustala (např. znečištění ovzduší, které přestane působit téměř okamžitě po odstranění zdroje znečištění).

Při tomto pojetí je nutné vyrovnat se se dvěma problémy: 1. Konstrukce potenciální přirozené vegetace musí vyloučit změny stanovišť, které by na nich proběhly v důsledku sukcese, až by lidská činnost ustala a než by je osídlila trvalá vegetace; je třeba zde mapovat trvalá společenstva odpovídající současnému prostředí

a představit si jejich okamžitý nástup. V tomto smyslu upravil TÜXENovu definici „potenciální přirozená vegetace“ TRAUTMANN (1966: 14). Toto je zásadní požadavek pro jednotný výklad vztahu stanoviště k jednotkám trvalé přirozené vegetace. Například potenciální přirozenou vegetací sublitorálu nezazeměných vodních nádrží jsou společenstva vodních rostlin (*Potametea*) a rákosin (*Phragmito-Magnocaricetea*) a nikoliv olšiny (*Alnetea glutinosae*), k nimž sukcese směřuje. 2. Problémem při mapování potenciální přirozené vegetace je vymezení jednotek pro uměle vytvořené nebo člověkem podmíněné typy stanovišť, pro něž nemáme v přírodě odpovídající typy vegetace. V praxi mapy potenciální přirozené vegetace tento požadavek buď zanedbávají a mapují umělá stanoviště jako na mapách rekonstruované přirozené vegetace, nebo je nemapují vůbec.

Mezi mapami potenciální a rekonstruované přirozené vegetace nejsou v praxi velké rozdíly a v malých měřítcích nelze rozdílnost obou principů ani kartograficky vyjádřit.

12.3.2.4 Mapy přirozené vegetace odpovídající stavu prostředí

Praktická použitelnost map potenciální přirozené vegetace je omezená v oblastech se silným, ale reverzibilním ovlivněním vegetace a prostředí současnou lidskou činností. Například imise, které působí toxicky na vegetaci a nemění ireverzibilně půdu, přestanou působit téměř ihned, jakmile ustane lidská činnost. Při mapování rekonstruované nebo potenciální přirozené vegetace musí být jejich vliv eliminován, avšak vzhledem k jejich dlouhodobému působení je musíme respektovat v úvahách o složení vegetace postižených území. Například ve velké části areálu jedle (*Abies alba*) nelze při současném stavu ovzduší předpokládat existenci jedlin či jedlobučin ani na stanovištích, která by jim jinak vyhovovala. V imisemi silně postižených horských polohách nelze počítat ani s udržením klimatických smrčín. V menším měřítku se podobné situace vytvářejí v sídlištních a podél komunikací, kde na vegetaci působí rozpustné posypové soli, výfukové plyny apod.

Jelikož mapování rekonstruované ani potenciální přirozené vegetace nepočítá s reverzibilním působením škodlivých antropogenních vlivů na vegetaci, zavedl NEUHAUSL (1980, 1984) pojem přirozené vegetace, odpovídající stavu prostředí (obr. 169C), tj. vegetace, která by se spontánně vytvořila, kdyby ustaly všechny přímé, popř. nepřímé (např. prostřednictvím domácích zvířat) zásahy člověka do vegetace. Tuto vegetaci představují přirozená stabilizovaná rostlinná společenstva na nejvyšším stupni vývoje, která mohou na daném stanovišti existovat za současného ovlivnění prostředí činností člověka, avšak bez jeho přímých zásahů do těchto společenstev; na rozdíl od potenciální přirozené vegetace respektuje tato koncepce vliv všech antropicky podmíněných reverzibilních i ireverzibilních změn stanoviště.

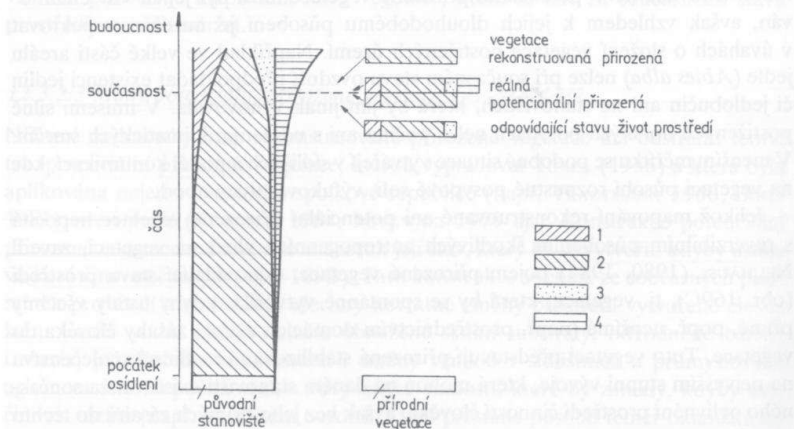
V zemědělské krajině budou přirozenou vegetací odpovídající stavu prostředí tvořit např. pásy ochranné zeleně, založené v souladu s potenciální přirozenou vegetací, avšak trvale ovlivňované neúmyslným přenosem hnojiv a pesticidů z okolí

(popř. i dálkovým přenosem emisí), chráněné před přímými zásahy člověka (včetně zprostředkovaných vlivů, jako je pastva atd.). Mapování přirozené vegetace odpovídající prostředí má praktický význam jen na plochách vymezených pro vegetaci (např. na zastavěných plochách nemá smysl ji mapovat).

Při konstrukci přirozené vegetace odpovídající stavu prostředí vycházíme ze znalosti potenciální přirozené vegetace, kterou hodnotíme s ohledem na selektivní působení reverzibilních i ireverzibilních faktorů prostředí (obr. 170). Výsledné typy vegetace jsou často specifická, někdy dosud v přírodě nevyvinutá rostlinná seskupení, která tvoří jednotvárnější ochuzená společenstva (vymizením citlivých druhů), odvozená od přirozené vegetace. Mapy přirozené vegetace odpovídající stavu prostředí a jejich aplikace mají význam především v silně civilizačně zatížených územích, jako jsou imisní oblasti, městské a průmyslové aglomerace apod. Poskytují podklady pro zavádění stabilních vegetačních prvků schopných autoregulace na stanovištích, kde původní přirozená společenstva nemohou za dnešního stavu životního prostředí existovat.

12.3.3 Mapy odvozené

Tyto mapy se sestavují na základě map reálné nebo rekonstruované či potenciální přirozené vegetace a vycházejí z předpokladu kauzální či koincidenční závislosti mezi vegetačními jednotkami a některými vlastnostmi společenstev nebo stanoviš-



Obr. 170. Schematické znázornění stanovištních faktorů, které působí na utváření vegetace (sec. NEUHAUSL 1984). Vysvětlivky: 1 — ireverzibilní antropogenní stanovištní struktury (rybníky, výsypky apod.), 2 — přírodní faktory (podnebí, geologický substrát, půda, vodní režim apod.), 3 — reverzibilní antropogenní vlivy na stanoviště (zvýšený obsah SO_2 v ovzduší, průmyslové znečištění povrchových vod apod.), 4 — přímé antropogenní ovlivňování vegetace (kosení, sklizení biomasy apod.).

Tab. 30. Závislost lučních společenstev na vlhkostních poměrech půdy v povodí Žebrákovského potoka u Světlé nad Sázavou (sec. NEUHAUSL et al. 1983).

Vlhkostní stupeň	Společenstvo	Vlhkost půdy	Hladina podzemní vody (cm)	
			ve vegetační periodě	mimo vegetační periodu
V	<i>Caricetum rostratae</i>	mokrý až zbahnělý	0 — 40 (50)	0 — 20
	<i>Caricetum goodenowii</i>			
	<i>Scirpetum sylvatici</i>			
	<i>Lysimachio-Filipenduletum</i>			
IV	<i>Angelico-Cirsietum palustris</i>	mokrý, přechodně vlhký	0 — 60 (75)	0 — 50
III	<i>Sanguisorbo-Festucetum commutatae</i>	vlhký až střídavě mokrý	5 — 75 (100)	5 — 50
II	<i>Trifolio-Festucetum rubrae alopecuretosum</i>	vlhký až střídavě suchý	pod 100	(25) 50 — 100
I	<i>Trifolio-Festucetum rubrae carlinetosum</i>	suchý	pod 120	pod (85) 120

tě. Mapovací jednotky jsou nejprve „cejchovány“ ve vztahu k vlastnostem porostů či jejich prostředí. V případě kladných vazeb se vegetační mapa převede na mapu určitých vlastností porostů nebo stanovišť.

Například odvozená mapa vlhkostních poměrů luk se sestavuje tímto způsobem: na vzorových plochách byla stanovena závislost lučních společenstev na vlhkostních poměrech (tab. 30), takže lze každou mapovací jednotku zařadit do určité vlhkostní kategorie. Odvozenou mapu vlhkostních vlastností půd (obr. 171) pak sestavujeme zakreslením hranic mapovacích jednotek spojených do jednotlivých vlhkostních kategorií a tyto kategorie vyjádříme barevnou škálou nebo jinou symbolikou.

Odvozené mapy nelze sestavovat pro ty stanovištní charakteristiky, s nimiž mají mapovací jednotky slabou nebo nejednoznačnou vazbu.

Metodiku tvorby odvozených map vypracoval TUXEN (1954) v tzv. koincidenční metodě, umožňující vyjádřit kvantitativně některé vlastnosti prostředí podle výskytu určitých indikačních druhů v definované vegetační jednotce. Pro sestavování odvozených map lze též využít stanovištní vyhodnocení mapovaných společenstev pomocí indikační hodnoty druhů (viz 8.1.3).

Přestože odvozené mapy umožňují optimálním způsobem prostorově vyhodnotit ekologický i funkční obsah vegetačních jednotek, je jejich použití dosud řídké. S úspěchem byly využity při mapování půdně hydrologických podmínek, stanovení výnosů, stáří obdělávané půdy; u nás pro stanovení vlhkostních stupňů půdy, půdní trofie, půdních typů, hmotnosti a nutričních hodnot biomasy.

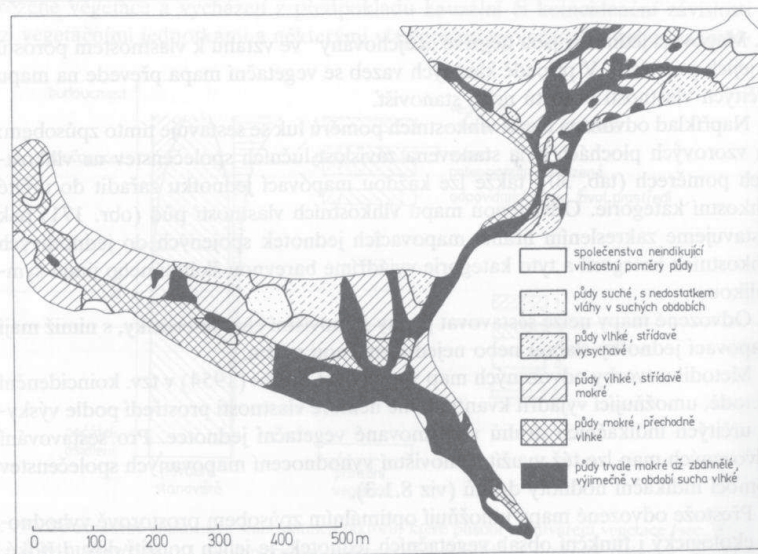
12.4 Metody vegetačního mapování

12.4.1 Základní metodické principy

Vegetační kartografie disponuje řadou různých metod a způsobů zachycování i znázorňování vegetačního krytu na mapách různých měřítek. Výběr metody je závislý na použité klasifikaci vegetace, na účelu mapy a na jejím měřítku a je podmíněn též stupněm poznání vegetace mapovaného území.

KÜCHLER (1964) rozlišuje dva základní postupy:

1. Přímé mapování, založené na bezprostředním zjištění typů vegetace v přírodě. Toto mapování může mít povahu mapování průzkumného (v málo známých územích s dosud neznámou flórou), orientačního (v známějších oblastech s částečně prozkoumanou flórou), extenzivního (v oblastech se známou flórou, ale jen částečně poznanou vegetací) a intenzivního, při němž je nutná dokonalá znalost flóry i vegetace. Zatímco průzkumné a orientační mapování může znázorňovat pouze fyziognomicky a strukturně vymezené vegetační jednotky v malém měřítku (1 : 100 000 a menším), jsou pro extenzivní mapování vhodná střední měřítká, na nichž možno zachytit již hrubší jednotky, vymezené na floristicko-fytoecenologickém principu, nebo jemné jednotky fyziognomicko-strukturnální. Intenzivní mapo-



Obr. 171. Odvozená mapa vlhkostních stupňů pramenné části povodí Žebrákovského potoka u Světlé nad Sázavou, sestavená pro drnový fond na základě vyhodnocení mapy současné reálné vegetace (viz obr. 168A) (sec. NEUHAUSL et al. 1983).

vání se provádí pouze na mapách velkého měřítká a znázorňuje základní až nejnižší rozlišitelné jednotky, vymezené podle druhového složení a synmorfologické struktury.

2. Kompilační mapování představuje sestavování mapy na základě různých podkladových map. Jeho základem je vypracování systému jednotek nově tvořené mapy, na které jsou jednotky podkladových map převáděny. Jednotky tohoto systému musí být dostatečně široké, aby umožnily využití co možná velkého počtu dílčích map. Kompilační mapování nutno kombinovat s přímým mapováním tam, kde chybějí vyhovující podkladové mapy.

Mapování vegetace nutno spojit se sledováním jejích vazeb k prostředí a jednotlivým složkám krajiny.

12.4.2 Mapovací jednotky

Obsah vegetační mapy udává legenda, která sestává z výčtu mapovacích jednotek a jejich charakteristik. Za mapovací jednotky považujeme kategorie vegetace rozlišené na mapě. Tyto jednotky mohou mít různou šíři a mohou být navzájem nezávislé anebo být sestaveny do nadřazených hierarchických jednotek s obecnějším obsahem (první případ ilustruje legenda geobotanické mapy českých zemí — MIKYŠKA et al. 1968—1972; s druhým případem se lze setkat např. v geobotanické mapě SSSR — LAVRENKO et SOČAVA 1954).

Obsahem mapovacích jednotek jsou většinou vegetační jednotky různých systémů. Zpravidla se nepoužívají důsledně základní jednotky určitého systému nebo jednotky téhož ranku. Volba mapovacích jednotek je podřízena dvěma záměrům: 1. Znázornit na mapě velkoplošná společenstva, byť malého syntaxonomického významu (třeba i určité facie — např. plošně významnou facii *Alopecurus pratensis* ve vlhkých loukách). 2. Spojit maloplošná společenstva podobné ekologie či funkce do jedné jednotky, i když jsou syntaxonomicky vzdálená (např. různá společenstva doprovázející vodní síť území).

Charakteristika mapovacích jednotek musí obsahovat jejich stručné a přesné pojmenování, srozumitelné uživateli mapy, kteří nejsou fytoecenology. K pojmenování nutno připojit odkaz na fytoecenologický obsah jednotky (většinou podle určitého fytoecenologického systému). Legenda musí poskytnout dostatečnou informaci i o obsahu mapy a jednoznačně vymežit obsah mapovacích jednotek. Tvorbě legendy pro území s víceméně známými společenstvy většinou předchází vlastnímu mapování. Výběr mapovacích jednotek je stanoven při předběžné reko-

gnoskaci vegetace území a během mapování se legenda dále upřesňuje. V neprozkoumaných územích lze postupovat i opačně. Na základě leteckých snímků nebo přímého pozorování se vymapují homogenní úseky vegetace, které se doloží fytoecenologickými snímky, jež se synteticky vyhodnotí a z výsledků se sestaví legenda mapy.

Textový doprovod prohlubuje a upřesňuje náplň mapovacích jednotek, přináší

souhrn podrobnějších údajů o území a ukazuje základní směry využití mapy. Textová část tvoří víceméně samostatnou studii a není povinnou součástí každé mapy.

12.4.3 Mapovací techniky

V posledních desetiletích se podstatně zlepšily technické možnosti přesného zachycování vegetace metodami dálkového průzkumu Země. Tyto metody však mohou zachytit jen fyziognomické a strukturní charakteristiky vegetace a nanejvýš informují o dominantách. Protože na floristickém základě spočívá jedna z nejrozsáhlejších klasifikací vegetace, je přímé mapování nevyhnutelné zejména pro mapy velkých měřítek.

K nejrozšířenějším technikám přímého pozemního mapování patří hodnocení vizuálně rozlišitelných úseků vegetace v přírodě a jejich zařazování do mapovacích jednotek, pomocí nichž (jejich hranic) se zakreslují do podkladové mapy. Přesnější, ale náročnější je metoda liniových či pásových transektů nebo sítí. Je použitelná pouze na mapách malých území (např. určité přírodní rezervace). Metoda předpokládá zaměření systému transektů nebo pravidelné sítě bodů v terénu, které slouží k přesné orientaci při vymežování a mapování vegetačních jednotek (podrobný návod viz KÜCHLER 1964, KÜCHLER et ZONNEVELD 1988, kde je uvedena další literatura).

Z leteckých snímků jsou k dispozici tři základní typy: 1. černobílé snímky, 2. barevné snímky zachycující skutečné spektrum barev, 3. snímky zachycující pouze určité části spektra. Černobílé snímky (zatím nejčastěji užívané) poskytují dostatečně přesné informace o hranicích fyziognomicky významných společenstev, jejich struktuře, popř. o druhové skladbě dřevinné vegetace. Je nutno kombinovat je s přímým pozemním vyhodnocením a na jeho základě sestavit klíč pro čtení leteckých snímků (např. BROWN 1981, SCHULTE 1951). Vyhodnocení leteckých snímků často tvoří první etapu, na níž navazuje přímé mapování a analýza složení porostů. Barevná fotografie obohacuje rozlišovací kritéria snímků, avšak zdůrazňuje méně důležité znaky pro mapování, např. květní aspekty, různé dominanty, projevy rušivých či stimulujících zásahů (např. dusíkaté hnojení). I v tomto případě nutno vyhodnocení snímků doplnit přímým mapováním. Na materiálech zachycujících pouze část spektra nebo složky mimo viditelné spektrum je dosaženo větší nebo selektivní rozlišovací schopnosti. Infrazonální materiál umožňuje citlivější rozlišení zelených odstínů ve vegetaci, což lze využít pro detekci jejích změn a posouzení. Snímky z družic jsou vhodné zejména pro sledování změn reálné vegetace velkých území.

Volba mapovací techniky závisí na měřítku mapy, a to opět na rozloze území, složitosti reliéfu a vegetace a na klasifikaci mapovacích jednotek. Rozlišujeme mapy malých měřítek (1 : 1 000 000 a menší), středních měřítek (1 : 100 000 až 1 : 1 000 000) a velkých měřítek (větší než 1 : 100 000). Pro mapování asociací floristicko-fyocenologického systému jsou vhodná měřítka 1 : 5 000 až 1 : 50 000.

Každá mapa by měla být přehledná jako celek, čitelná bez lupy a znázorňovat všechny významné vegetační prvky. Minimální čitelná plocha na mapě (s výjimkou nástěnné), je 1 mm². Nedoporučuje se však zakreslovat plochy menší než 1/16 cm². Společenstva, která by na mapě měla menší plochu, je lépe vyznačit symboly nebo značkami. Volba měřítka musí vycházet z dostupných topografických podkladů.

Pro vyjádření mapovacích jednotek je rozhodující, bude-li mapa černobílá, nebo barevná. Černobílé mapy mají omezené vyjadřovací schopnosti a jsou hůře čitelné. Jejich výhodou je levný tisk. Mapovací jednotky jsou vyjádřeny různými rastry, šrafy, symboly a značkami (viz obr. 168 a 169). Grafické provedení má být v souladu s charakterem vegetace, má zdůrazňovat ekologické, popř. syngenetické vztahy, vzájemné vztahy jednotek, popř. charakter hranic mezi nimi. Pro rozmanitost mapované vegetace nelze vypracovat jednotné směrnice; vesměs nejsou respektovány ani jednotné symboly pro hlavní dřeviny, které navrhl již RÜBEL (1916), GAUSSEN (1936) aj.

Barevné mapy mají lepší vyjadřovací možnosti, jejich tisk je však mnohem nákladnější. Kromě plošného vyjádření jednotlivých mapovacích jednotek různými barvami lze též užít symboly a značky (černé i barevné — pro maloplošná společenstva či odchylky od základních jednotek). Volba barev závisí na velikosti mapovaného území a složení vegetace a neplatí pro ni jednotné směrnice, i když obecný princip vypracoval např. GAUSSEN (1949, 1961). SCHMID (1948) klade důraz na estetickou harmonii barev, RÜBEL (1916) doporučuje jejich soulad s odstínem reálné vegetace. LÜDI (1921) navrhuje, aby barvy vyjadřovaly postavení společenstev v sukcesní sérii. Pro vyloučení záměny blízkých barevných odstínů je účelné označit každou vymapovanou plošku číslem či zkratkou mapovací jednotky.

Hranice mapovaných společenstev mohou být ostré nebo pozvolné (přechodné zóny či mozaikové přechody). To lze vyjádřit různými konturami (plnou, čárkovou, tečkovanou), v barevných mapách pruhovým prolnutím barev sousedních jednotek. Komplexy, popř. maloplošné střídání dvou jednotek lze znázornit buď doplňkovou značkou pro společenstvo vystupující v základním typu vegetace, nebo pruhovým střídáním barev obou jednotek v rámci jedné kontury.

V mapě by neměl chybět její název, rámeček vymežující území, údaj o projekci a měřítku, jméno autora (při větším počtu autorů údaj o mapovaných úsecích), údaj o době mapování a datum zveřejnění.

12.5 Využití vegetačních map

Využití vegetačních (geobotanických) map je založeno na těchto skutečnostech:

1. Aktuální vegetační mapa informuje o základních společenstvech primárních producentů v mapovaném území a v syntetické formě o skladbě vegetace a umožňuje posouzení vegetace jako složky krajiny.

2. Vegetace komplexně indikuje vlastnosti stanovišť a vegetační mapa může být proto vyhodnocena jako mapa stanovištní (vlastností prostředí).

3. Vegetační mapa je prověrkou použité klasifikace vegetace.

Pro autekologii živočichů i rostlin a půdní mikrobiologii skýtá mapa poznatky o charakteru biotopů, jejich rozmanitosti a rozšíření v území a nepřímo indikuje ekologické hranice výskytu různých druhů. Mapa aktuální vegetace poskytuje přehled o potravní nabídce pro fytofauny.

Rozšíření významných typů vegetace vymezuje hlavní bioklimatické zóny a stupně. Ty však indikují i floristicky pojaté jednotky ranku asociace až řádu, které navíc ukazují i určité mezoklimatické jevy. Mapy společenstev hydrické řady názorně ukazují diferenciaci stanovišť podle vodního režimu. Vegetační mapy spojují fytoocenologii s geografii (obr. 172) a mají význam pro biogeografii, zejména pak pro fytogeografii. Z praktických oborů nalézají vegetační mapy využití hlavně v lesnictví a zemědělství (viz 13.1 a 13.2). Vegetační mapy poskytující podklady pro hodnocení vodních zásob v půdě se uplatňují ve vodohospodářském plánování (viz 13.3) a při plánování melioračních a regulačních opatření. Srovnání map reálné a přirozené vegetace umožňuje stanovení stupně synantropizace krajiny. Mapy přirozené vegetace skýtají též podklady pro asanační opatření v krajině. Další uplatnění vegetačních map je v územním plánování (viz 13.5) a při ochraně a tvorbě životního prostředí.



Obr. 172. Vegetačně geografické oblasti České republiky (sec. MORAVEC et NEUHAUSL 1976).

13 VYUŽITÍ VÝSLEDKŮ A METOD FYTOCENOLOGIE

Využití výsledků fytoocenologie v praxi je mnohostranné a dotýká se nejrůznějších oborů. Dosud však nedosahuje plného rozsahu hlavně proto, že jen některé výsledky jsou přímo přejatelné praxi; příkladem jsou především vegetační (geobotanické) mapy nebo mapy z nich odvozené (viz 12.3). Většinou je nutno výsledky fytoocenologie převést do praxe pomocí aplikovaného výzkumu za účasti odborníků, kteří fytoocenologii rozumí a umí její výsledky interpretovat.

Nejdůležitější výsledky fytoocenologie využitelné praxí jsou tyto:

1. Informace o kvalitě a kvantitě biomasy fytoocenóz zjištěné na základě druhového složení s přesností závislou na použité metodě (viz 5.4.5).

2. Indikace vlastností stanoviště určité fytoocenózy pomocí jejího druhového složení (viz též 8.1.3), vymapování určitého typu stanoviště a tím hospodářských vlastností určitého pozemku vymapováním přítomné fytoocenózy.

3. Indikace ekologického potenciálu území (jeho stanovištního spektra) a jeho vyjádření pomocí mapy rekonstruované či potenciální přirozené vegetace (viz 12.3).

4. Předpověď změn fytoocenóz po určitých zásazích na základě znalosti průběhu sukcese.

5. Předpověď změn fytoocenóz při změně stanoviště na základě znalostí ekologických řad.

6. Návrhy na asanační opatření pomocí vegetace na základě znalostí funkce fytoocenóz a jejich působení na klimatické a edafické faktory (viz 8.2.8, 8.3.1.1 a 11.3).

K nejrozsáhlejšímu využití výsledků a metod fytoocenologie došlo až dosud v zemědělství (hlavně v lukařství) a v lesnictví (viz 13.1 a 13.2). Do ostatních odvětví lidské činnosti pronikají výsledky fytoocenologie postupně a jejich využití vyžaduje mnohdy doplnění speciálním fytoocenologickým (zejména synekologickým) výzkumem. Jde např. o vodní hospodářství, rybníkářství, územní plánování, ale i o ochranu prostředí v městech i krajině, o plánování městské zeleně a ozeleňování průmyslových podniků.

Následující stati nepodávají úplnou informaci o využití výsledků a metod fytoocenologie v praxi, spíše jen příklady dosavadní aplikace a náměty na další využití.

13.1 Typologie lesů

Typologie lesů představuje až dosud nejrozsáhlejší a nejsoustavnější aplikaci fytoocenologických výsledků a metod v praxi, a to jak pro zachycení vlastností lesních porostů, tak pro indikaci stanovištních vlastností lesních pozemků. Toto odvětví lesnictví vznikalo prakticky všude na světě na společenskou objednávku lesního hospodářství. Za kolébku typologie lesů je pokládána Skandinávie a její začátky spadají do počátku našeho století. Stojí snad za zmínku, že již v polovině minulého století zpracoval MICKLITZ (1857) synekologickými metodami, a na svou dobu velmi pozoruhodně, část lesů Hrubého Jeseníku. Jeho práce však zůstala přehlížena.

Za zakladatele moderní typologie lesů je pokládán Cajander, který, jak uvádí MIKOLA (1982), zobecnil již ve své první práci o typologii (CAJANDER 1909) zkušenosti severských fytoocenologů 19. stol. i zkušenosti dávných finských zemědělců s indikací úrodnosti půdy pomocí rostlin. Cajanderovy lesní typy jsou vymezeny podle dominant bylinného patra (viz 6.2.2) a vyjadřují současně třídy stanovištních typů. Již CAJANDER (1909) navrhl použití lesních typů jako základů pro vypracování produkčních tabulek, z nichž první vypracoval ILVESSALO (1920).

Propagátory Cajanderova směru v Československu byli především Hilitzer a Mikyška; přímo byla tato metoda uplatněna v lesním hospodářství v plzeňských lesích počátkem dvacátých let (Šašek nepubl.). Postupně však nabývaly převahu přístupy vycházející z význačných druhů curyško-montpelliérského směru (Klika, Mikyška i první práce Zlatníkovy), jimiž byly pochopitelně zpracovávány oblasti, v nichž se dosud zachoval dostatek přirozených lesů, zatímco oblasti s převahou monokultur či vegetačně nevyhraněné a tudíž fytoocenologicky nezajímavé, zůstávaly opomíjeny (např. střední polohy hercynsko-sudetských území). Protože i tyto oblasti jsou pro lesní hospodářství produkčně významné, bylo nutno hledat jiné cesty k jejich ekologické charakterizaci a typizaci.

V padesátých letech se typologie lesů stala v Československu integrální součástí hospodářské úpravy lesů, a to v šíři a komplexnosti, která dosud v zahraničí není překonána (snad s výjimkou východní části Německa). Přitom se vyhranily dva směry typologie lesů: směr Zlatníkův, opírající se o diferenciální druhy a druhové kombinace v duchu tradiční fytoocenologie (později autorem označený jako geobioocenologický), a směr, opírající se o stanovištní i fytoocenologickou charakteristiku lesních typů (MEZERA, MRÁZ et SAMEK 1956) a uplatňovaný hlavně v hercynsko-sudetské oblasti s rozsáhlými lesními monokulturami. Formování těchto přístupů a metodik bylo ovlivněno nejen německou naukou o stanovišti („Standortslehre“), ale i sovětskými školami (IVANENKO 1948, SVOBODA 1950).

Metody typologie lesů lze rozdělit do tří základních skupin: stanovištní, fytoocenologické a smíšené („hybridní“). Stanovištní metody vycházejí ze šetření ekotopů (abiotických složek prostředí); u nás tvořily jen podružnou a krátkodobou vývojovou fázi. Také čisté fytoocenologické přístupy, založené především na význačných

Obr. 173. Základem lesního typu je přirozená lesní fytoocenóza — příklad: dubová bučina šfavelová na Křivoklátsku (foto J. Moravec).



druzích, se záhy ukázaly jako nepostačující či omezeně použitelné, zejména v kulturních porostech, degradačních stádiích aj. Proto v typologii lesů zákonitě převládly metody smíšené s krajními případy, kdy fytoocenologické údaje jsou jen doplňkem stanovištního přístupu, nebo naopak, kdy popis půdních sond jen doplňuje fytoocenologický přístup.

Cílem smíšeného přístupu je syntetické propojení stanovištního a fytoocenologického zaměření, z nichž každé má své výhody a nevýhody. Zkušenosti však ukazují, že jejich oddělené použití má řadu nedostatků, které ztěžují přímé využití v praxi.

U většiny typologických směrů je základní jednotkou typ lesa či lesní typ. Ten představuje jednotku rekonstrukční, zahrnující nejen základní typ přirozené lesní fytoocenózy (obr. 173), ale i její vývojová a degradační stadia a rovněž i náhradní (kulturní) lesní porosty a jejich stadia a náhradní nelesní fytoocenózy (obr. 174), které mohou z fytoocenologického hlediska představovat samostatné syntaxony. Lesní typ je tudíž jednotkou syntaxonomicky heterogenní. Lesní typ bývá pojmenováván zpravidla podle dospělé přirozené fytoocenózy (obr. 173).

Čím více se současný lesní porost liší od základního typu přirozeného lesa, tím je rekonstrukce lesního typu nejistější, neboť diagnostické druhy základního typu se



Obr. 174. K určitému lesnímu typu patří též kulturní lesní porosty nahrazující přirozenou lesní fytoocenózu — smrková kultura v sousedství fytoocenózy na obr. 173 (foto J. Moravec).

vrůstající odlišností ubývají, a tím více se stanovení typu opírá o charakteristiky ekotopu.

Typologie lesů zpravidla neusiluje o vypracování syntaxonomické hierarchie typů lesa a vyšší jednotky bývají tvořeny podle ekologických kritérií a s ohledem na konkrétní potřeby; proto se mohou měnit podle cíle a zaměření. Příkladem může být řazení typů lesa podle souřadnic edafotop-klimatop v systému MEZERA, MRÁZ et SAMEK (1956) nebo podle ekocenotických řad v systému Zlatníka (ZLATNÍK 1956 — srovnání obou způsobů podává RANDUŠKA 1982).

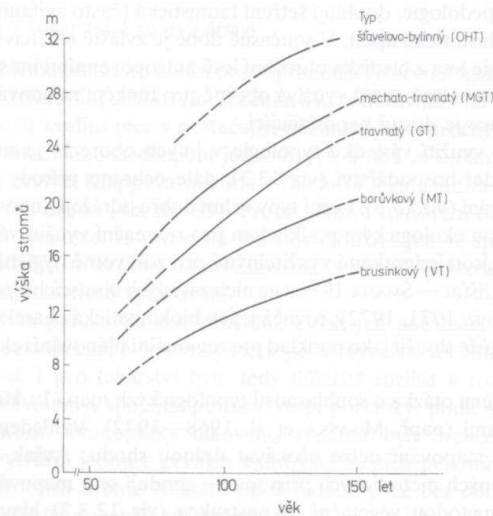
Základní typ fytoocenózy dospělého přirozeného lesa odpovídá floristicko-ekologické šíři subasociace, řidčeji asociace nebo varianty. U maloplošných, popř. fragmentárních fytoocenóz se pro mapování lesní typy sdružují (vesměs podle ekologické podobnosti); stejně bývá postupováno u typů malého hospodářského významu, nebo nelze-li podrobnější členění vyjádřit na mapách 1 : 10 000, popř. nelze-li je využít v hospodářských opatřeních (viz např. začlenění travinných fytoocenóz třídy *Festuco-Brometea* v mozaice se zakrslými a tolitovými doubravami).

Jelikož typologie lesů používala při rekonstrukci i historická šetření, především archivní, rozlišila některé lesní typy dříve než tradiční fytoecologie jim odpovídají-

cí syntaxony (např. kyselé bučiny svazu *Luzulo-Fagion* nebo jedliny středních poloh). Později byly použity i palynologické metody pro potvrzení typologické rekonstrukce.

Původně byly typologické průzkumy určeny pro rozlišování „ekologicky homogenních ploch“ pro trvalou hospodářskou evidenci, pro odvozování provozních cílů a pěstebních opatření. Předpokládala se i možnost použití k „přirozené“ bonitaci, tj. hodnocení produkčního potenciálu ekotopů, jak to slibně naznačovala finská typologie, popř. její aplikace v ekologicky vyhraněných poměrech horských oblastí (např. MÜLLER 1936 pro Jizerské hory — obr. 175). Jedním z hlavních záměrů však bylo stanovení „provozních cílů“, tj. takové skladby porostů, která by v daném typu lesa zajišťovala vysokou produkci dřeva, dostatečnou stabilitu porostů vůči biotickým i abiotickým negativním vlivům (kůrovec, mniška nebo vítr, sníh, námraza apod.) a nepůsobila degradaci půdy. V důsledku nedostatečného faktologického materiálu (většinou se vycházelo z observačních metod či hrubých měření) vznikaly přitom neshody v řadách samotných lesníků.

V současném lesním hospodářství se střetává tendence velkoplošných hospodářských opatření s potřebou respektování ekologických poměrů, které u nás mají spíše maloplošnou dimenzi a které odráží typologie lesů. Nástup těžké mechanizace v lesním hospodářství během posledních desetiletí sice omezil využití typologie lesů v jejím detailním provedení, avšak předpokladem úspěšnosti fytotechnických opat-



Obr. 175. Výšky úrovnových stromů porostů smrku obecného (*Picea abies*) v různých typech lesa v Jizerských horách (sec. MÜLLER 1936 — upraveno).

ření zůstává respektování ekologických poměrů, což v lesním hospodářství vede k úsporám přídavné energie a je tudíž v konečné instanci ekonomické.

Záhy se začalo z typologických podkladů odvozovat „inovované“ pojetí pěstování lesů od zalesňování (včetně rajonizace osiva) přes výchovné zásahy po přirozenou obnovu. Jde o pěstování lesů na synekologických (typologických) podkladech, které řada pěstitelů začala též důsledně uplatňovat.

Využití typologie lesů pro bonitaci porostů znesnadňuje zejména antropické vlivy, především různá provenience osiva, rozdílná pěstební péče apod. Kromě toho produkce dřevní hmoty již neodpovídá používaným výnosovým tabulkám v důsledku globální eutrofizace prostředí díky lidské činnosti (viz též 13.4).

S rozvojem typologie lesů se ukazovaly dva směry jejího využití: (1) jednak jako rámec pro speciální šetření směřující k rozšíření charakteristiky typologických jednotek a k využití pro speciální účely lesního hospodářství, (2) jednak jako podkladové informace pro jiné obory (podobně jako při využití vegetačních map a jejich doprovodných textů). V prvním případě jde o využití např. pro technologickou typizaci, pro obnovu lesů při užití herbicidů, pro technologii těžby dřeva apod. Dále jsou typy lesa charakterizovány z hlediska možnosti pěstování rychle rostoucích a introdukovaných dřevin, z hlediska užitnosti pro lovnou zvěř a pod zorným úhlem ohrožení biotickými a abiotickými škodlivými vlivy. Na produkční problematiku navazují šetření o vlivu hnojení na produkci dřeva a obecně o melioraci lesních půd. Charakteristiku lesních typů, která vychází především ze spolupráce fytocenologie a pedologie, doplňují šetření faunistická (často avifauny), paleobotanická, archívne historická apod. V současné době je zvláště naléhavé rozpracování a využití typologie lesa z hlediska ohrožení lesů antropogenními imisemi s kyselými srážkami. Typologie lesů se též využívá obecně pro funkční rajónování lesů, ale její praktická aplikace je dosud nepostačující.

Pokud jde o využití výsledků typologie v jiných oborech, je nutno jmenovat v prvé řadě vodní hospodářství (viz 13.3), dále ochranu přírody (SAMEK 1964) a územní plánování (viz 13.5). Lesní typy velmi dobře odrážejí „únosnost“ rekreačního zatížení, jsou ekologickým podkladem pro rekreační využití včetně uplatnění estetiky lesa aj.; jsou jednotkami využitelnými pro zdravotně hygienickou rajonizaci (srov. výskyt klíšťat — ŠMAHA 1979 a na nich závislých ohnisech virových nákaz — KOLMAN et HUSOVÁ 1971, 1972); rovněž jejich bioklimatická charakteristika (např. BORTEL 1980) může sloužit jako podklad pro regionální plánování rekreace, turistiky a sportu.

Často je kladena otázka o souhlasnosti typologických map (1 : 10 000) s geobotanickými mapami (např. MIKYŠKA et al. 1968—1972). Vzhledem k odlišnému zaměření obou mapování nelze očekávat úplnou shodu. Avšak obě mapování využívají podobných metodických přístupů — shodují se v mapování přirozených typů vegetace metodou vegetační rekonstrukce (viz 12.3.2) hlavně na základě indikačních druhů bylinného patra a charakteru stanoviště a v použití více či méně účelově vymezených mapovacích jednotek, které se nekryjí zcela s jednotkami

syntaxonomickými. Značnou shodu obou map lze očekávat v oblastech s dosud zachovalou přirozenou lesní vegetací, kde se neshody mohou vyskytovat hlavně v detailech a v odlišném hodnocení složení stromového patra. V oblastech, kde převládají monokultury jehličnatých dřevin na minerálně slabých půdách, nemá vegetační rekonstrukce dostatek opory a snadno se lze dopustit omylu. V těchto oblastech lze očekávat výraznější nesrovnalosti obou mapování, které by bylo třeba vysvětlit, popř. odstranit při dalším výzkumu.

13.2 Využití fytocenologie v zemědělství

Využití výsledků, popř. metod fytocenologie v zemědělství má starou tradici. Její počátek spadá s počátkem rozvoje moderní fytocenologie do posledního desetiletí 19. stol. a za významný mezník lze označit studii o lučních typech Švýcarska (STEBLER et SCHRÖTER 1892). Největšího využití doznaly výsledky a metody fytocenologie v lukařství a pastvinářství, a to nejen pro stanovení kvality píce na základě druhového složení, nýbrž i pro typizaci lučních pozemků (luční typologie) a pro návrhy melioračních opatření. V polních kulturách je využívána hlavně schopnost složení plevelových cenóz indikovat stanovištní poměry, a tím bonitu obhospodařovaných pozemků, v menší míře pro rajónování rostlinné výroby do zemědělských výrobních typů.

13.2.1 Využití v lukařství a pastvinářství

Pro řešení problémů na tomto úseku praxe přinášela fytocenologie přesnou znalost porostů, jejich definování druhovým složením s kvantitativními údaji. Pomocí něho je možno stanovit kvalitu píce s postačující přesností bez náročných rozborů. Pro stanovení kvantitativního zastoupení jednotlivých druhů se uplatnily různé odhadové stupnice, zvláště Klappova metoda odhadu procentuálního zastoupení biomasy jednotlivých druhů (viz str. 83). Přímé váhové stanovení biomasy jednotlivých druhů se pro svoji pracnost používá jen ve speciálních případech. Jako vhodnější se ukazuje bodová metoda (viz str. 76), která je méně pracná a dovoluje další statistické zpracování.

Charakteristika porostu je sice základní, avšak jen počáteční údaj v poznání vegetace. Teprve zobecněné poznatky lze úspěšně využívat a extrapolaci převádět do jiných území. I pro lukařství bylo tedy důležité rozlišit v rozmanitosti luční vegetace jednotlivé typy, spojující porosty, resp. pozemky, podle shodných či podobných vlastností. Průkopníky takového systému byli STEBLER et SCHRÖTER (1892), kteří vytvořili jednu z prvních klasifikací lučních porostů vůbec, a to na základě dominantních druhů. Některé jejich jednotky lze bez obtíží identifikovat s jednotkami dnešních vegetačních systémů, např. typ s *Arrhenatherum elatius*, typ s *Bromus erectus*, typ s *Phragmites communis*. Jako konečný cíl vytyčili tito autoři zjištění příčinných závislostí typu stanoviště (půda, vlhkost, klima, obhospodařova-



Obr. 176. Bonitní louka — *Arrhenatheretum elatioris* na nepodmáčených pozemcích v nižších polohách (foto J. Moravec).

ní) a typu louky, aby bylo možno plánovitě vytvářet optimální luční porosty. Také moderní lukařské typologické systémy se opírají o fytocenologickou klasifikaci. Jedním z nejpoužívanějších je dvoustupňový systém Klappův (KLAPP 1965), který vychází z fytocenologické klasifikace curyško-montpelliérského směru a využívá bohaté ekologických poznatků o lučních společenstvech.

Fytocenologie však přinesla i znalost rozšíření lučních typů. Pro zemědělskou praxi jsou používány metody fytocenologického mapování, které umožňují celkem snadno stanovit inventář, rozlohu a zastoupení jednotlivých typů. Vegetační jednotky a z nich odvozené luční typy mohou totiž sloužit jako indikátory stanoviště (obr. 176 a 177). Obrázejí nejen kvalitu, popř. potenciální produkci píce, ale charakterizují i stanoviště a integrují v sobě působení jednotlivých ekologických faktorů, zejména vodního a živinného režimu a klimatu. Podle lučních společenstev lze často soudit i na půdní typ, hloubku půdy, režim podzemní vody, výstupy pramenů apod. Vymapování lučních typů pak umožňuje předem ekonomicky vyhodnotit jednotlivá meliorační opatření a určit, které pozemky se vyplatí odvodnit, které zavlažovat či jinak meliorovat. Přitom je často nutné spojit drobné, roztržité pozemky do větších honů; mapa luční vegetace je pak nezbytnou součástí projekční studie (např. DIETL 1977).

Často se luční vegetace užívá jako komplexního indikátoru vodního režimu, neboť ukazuje nejen stupeň zamokření, ale i jeho zdroj a roční dynamiku (ELLEN-



Obr. 177. Málo produktivní horská smilková pastvina v Krušných horách (foto D. Blažková).

BERG 1952b, BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ 1968, BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ et KRAUSE 1977, BLAŽKOVÁ 1973). Přitom se nejčastěji používají odvozené mapy (viz 12.3.3) vlhkostních stupňů (Wasserstufenkarten), v nichž jsou vegetační jednotky s podobným vodním režimem spojeny do jednoho mapovaného vlhkostního stupně. Tyto mapy umožňují rychlé stanovení rozsahu zamokření, a tudíž potřeby odvodnění rozsáhlých ploch bez drahého a náročného pedologického průzkumu; pro praktické potřeby zemědělství je propagoval zejména TUXEN (1952, 1954).

Odvozené mapy jsou vytvářeny i pro půdní typy, půdní reakci a jiné vlastnosti prostředí, pokud je dostatečně známa jejich korelace s vegetačními jednotkami. V Československu vypracoval odvozenou mapu potřeby závlah na jižní Moravě Neuhäusl (m. s.). Pro potřebu meliorací luk ve vodárenském povodí Žebrákovského potoka u Světlé nad Sázavou byly na základě mapy současné luční vegetace vypracovány odvozené mapy vlhkostních stupňů, půdní trofie, půdních typů, hmotnosti a nutričních hodnot fytomasy (NEUHÄUSL et al. 1983).

Indikace některých ekologických faktorů pomocí druhového složení společenstev je v praxi využitelná i tam, kde nejsou vymezeny vegetační jednotky či luční typy, a to na základě indikačních hodnot druhů pro jednotlivé ekologické faktory (viz 8.1.3). Tuto metodu použila v Československu BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ (1955, 1983) pro zhodnocení stanovišť luk a pastvin.

Pro úspěšné luční hospodaření je však nutno znát nejen složení porostů a vlast-



Obr. 178. Výsledek odvodnění — napřímení a zaklesnutí potoka o více než 0,5 m pod úroveň terénu. Důsledek: nedostatek vláhy v suchých letech (foto J. Moravec).

nosti jejich stanovišť a jejich typologii, ale také proměnlivost lučních fytocenóz v závislosti na povětrnosti a zejména na vnějších zásazích do porostu.

Studium dynamiky lučních porostů a jeho využití v praxi má staré tradice zejména v sovětské fytocenologii. Již ve čtyřicátých a padesátých letech publikoval RABOTNOV (1950, 1955, 1965) práce o populační struktuře lučních fytocenóz a jejich proměnlivosti v různých letech v závislosti na povětrnosti, hnojení, režimu pastvy apod. Na jejich základě bylo možno optimalizovat i způsob využívání travních porostů (stanovit počet sečí a jejich termíny, intenzitu a způsob hnojení, střídání pastvy a kosení) za odlišných povětrnostních podmínek v jednotlivých letech.

Praktické využití znalostí dynamiky travních porostů není omezeno jen na Evropu, jak ukazují příklady z v. a j. Afriky (WERGER 1977), z kanadských préríí (LOOMAN 1977) a ze severu Sovětského svazu (ANDREYEV 1977).

V Československu byl vývoj lukařství úzce spjat s vývojem fytocenologie, jak ukazují práce, které publikovali KLEČKA (1929, 1930, 1937, KLEČKA et FABIÁN 1932, 1934) a MALOCH (1934, 1935, 1937). I řada Klikových prací se úzce přimyká k praktickým problémům v zemědělství a k celkovému hospodaření v krajině (KLIKA 1933, 1941). Z novějších autorů např. BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ (1957, 1966 aj.) zjišťovala zákonitosti dynamiky režimu živin a vody v jednotlivých lučních typech, což umožnilo použít luční společenstva jako komplexní indikátor stanoviště a navrhnout hospodářské úpravy k optimalizaci lučního hospodářství.

V posledních desetiletích probíhá ve většině vyspělejších zemí intenzivní industrializace zemědělské výroby, která má dalekosáhlé důsledky i pro louky a pastviny. Hlavní změny, které se jich dotýkají, jsou: 1. velkoplošné meliorace, představované hlavně odvodněním zamokřených a vlhkých pozemků až na stupeň úrodnosti pro výkonné, ale těžké zemědělské stroje (obr. 178), 2. silná eutrofizace prostředí strojenými hnojivy, 3. velkoplošné zavádění dočasných druhově chudých umělých porostů, což vyvolává ústup polopřirozených lučních a pastvinných společenstev a ohrožení druhů, které jsou na ně vázány. Aby všechna tato a další nákladná opatření byla opravdu účinná, je nutno se při jejich navrhování opírat o dokonalou znalost stanovištních poměrů luk (především současného vodního režimu) a vědecky podloženou prognózu jejich dynamiky po melioracích, což bez fytocenologického (včetně synekologického) studia zajistit nelze. Kromě již klasických poznatků (vymezení lučních typů, jejich složení, vazby na stanoviště a sukcesních trendů) bude nutno získat bližší poznatky o konkurenčních vztazích jednotlivých druhů ve fytocenózách za různých stanovištních podmínek a k nim též přihlížet při stanovení optimální směsi při nových způsobech konzervace píce. Nelze přitom opomenout ani ochranu zbytků lučních a pastvinných společenstev, která přetrvávala z období před intenzivním zemědělstvím a která často představují poslední refugia řady vymírajících druhů. S postupující změnou způsobu lučního hospodářství totiž většina těchto společenstev zcela vyhyne.

13.2.2 Využití v polním hospodářství

Člověkem vytvářené umělé porosty polních kultur jsou plně závislé na jeho činnosti, ovšem objektem pěstitelské činnosti jsou v rostlinné výrobě (jako jednom odvětví zemědělství) pěstované rostliny (jejich monokultury nebo směsi plodin) a regulace agro-ekologických faktorů. Polní kultura představuje dílčí systém (subsystém) celého agro-ekosystému, je úmyslně druhově chudá a má proto redukovány i vnitřní fytocenotické vazby a zpravidla nemá schopnost se obnovovat bez činnosti člověka. Z hlediska ekosystémového přístupu lze říci, že převládá hospodářský výnos odnímaný člověkem z celkové produkce fytomasy nad její dekompozicí a zapojením do energetických cyklů vyšších trofických hladin. Proto jsou agro-ekosystémy závislé na energetickém dodatku zajišťovaném člověkem. Dnes zaujímá orná půda ve střední Evropě asi třetinu plochy, v českých zemích dokonce více než 50 %, a kultura spolu s plevelovými cenózami (obr. 179 a 180), které se na nich střídají, představují obtížný problém jak pro fytocenologii, tak pro využití jejich výsledků v zemědělské praxi.

Jelikož člověk nemá přímý zájem na produkci fytomasy plevelových cenóz neboli cenóz segetálů (naopak se snaží jejich výskyt v kulturách potlačit), vystupuje do popředí praktické využití jejich vysoké ekologické indikační schopnosti. Po období snah o přesnější vyjádření vztahu jednotlivých segetálních druhů k některým ekologickým faktorům, např. textuře půdy, později k obsahu CaCO_3 , k pH, nastoupilo období, kdy se autoři snažili sestavit určité ekologické skupiny plevelů.



Obr. 179. Plevelová cenóza s převládající *Matricaria perforata* v ozimé pšenici (foto J. Moravec).



Obr. 180. Plevelová cenóza s převládajícím *Chenopodium album* v řepě cukrové (foto Z. Kropáč).

Dobrá přehled i rozbor tohoto vývoje publikoval BUCHLI (1936), který se rovněž pokusil sestavit ekologické skupiny plevelů a který varoval před izolovaným hodnocením jednotlivých druhů mimo tyto skupiny. Na novou a dokonalejší úroveň postavil ekologickou indikaci agro-ekotopů ELLENBERG (1950 — viz též 8.1.3), který v citované klasické studii zařadil 244 druhů plevelů do skupin podle jejich vztahu k teplotě, vlhkosti, půdní reakci, obsahu dusíku v půdě a tzv. půdní zralosti („Bodengare“) podle pětičlenné stupnice, odstupňující gradient každého faktoru. Ellenberg zastává názor, že stanoviště může být dostatečně charakterizováno pouze pomocí celého souboru přítomných druhů. Autor vypracoval 5 hlavních ekologických skupin plevelů podle ekologického faktoru, který je pro ně určující (skupina plevelů citlivá na půdní reakci, na vodní režim, na obsah dusíku, indiferentní skupina a zvláštní skupina plevelů). Tyto hlavní skupiny pak rozčlenil podle kombinace s ostatními ekologickými faktory na 25 podskupin, pojmenovaných podle nejvýznamnějšího plevele.

Ellenbergova studie podnítila další rozvíjení tohoto směru. HILBIG et al. (1962) navrhl 33 ekologicko-sociologických skupin plevelů pro střední část východního Německa a KROPÁČ (1981) pro Československo 22 skupin, uspořádaných do sedmi hlavních skupin podle převládajícího ekologického faktoru. Avšak již před tím rozdělil DEYL (1956) plevele do tří hlavních skupin podle jejich vztahu ke klimatu, půdě a způsobu obhospodařování.

Řada autorů se snažila použít plevelů jako indikátorů jednotlivých živin. Možností indikace dusíku se zabýval např. KOCH (1957) ve Spolkové republice Německo a u nás PYŠEK (1983). Ukázalo se však, že je obtížné najít indikátory pro jednotlivé živiny. Možnost využití plevelů jako ekologických indikátorů je v poslední době komplikována pronikavými vlivy agrotechniky, včetně používání herbicidů. Celkové kritické zhodnocení využití plevelů jako indikátorů v nejrůznějších směrech zveřejnil v poslední době HOLZNER (in HOLZNER et NUMATA 1982).

Problematikou vztahu segetálních společenstev k výrobním zemědělským typům se v Čechách zabýval VOLF (1971) a na Moravě KÜHN (1972).

Vlivem intenzifikace rostlinné výroby se v posledních desetiletích významně změnilo jak složení, tak dynamika segetálních cenóz. Tyto změny byly zřetelné zejména po dlouhodobé soustavné aplikaci herbicidů téhož typu (např. MCPA nebo 2,4—D). Byly pozorovány již asi před dvaceti léty, avšak postupně přistupovaly další vlivy, které spočívaly ve změnách celé agrotechniky a osevních postupů (např. ROLA, MAHN, POTSCH in SCHUBERT et al. 1975). To způsobilo ústup a téměř vymizení některých druhů (např. *Agrostemma githago*, *Bromus secalinus* — BACHTHALER 1969) a naopak nástup řady dominant z čeledi *Poaceae* (např. *Avena fatua*, *Alopecurus myosuroides*, *Apera spica-venti* aj.).

Zobecnění studií změn plevelové vegetace v širší středoevropské oblasti, na nichž se v Československu podíleli KÜHN (1979) a KROPÁČ (1988), ukazuje, že se druhové spektrum segetálních cenóz postupně zúžuje, že se jako dominanty uplatňují druhy z čeledi lipnicovitých (*Poaceae*), druhy nitrofilní, popř. druhy víceleté se

silnou regenerační schopností z oddenků či kořenových výběžků (např. *Elytrigia repens*), nebo druhy indikující na těžších půdách zhutněle podbrázdí v důsledku používání těžké mechanizace (např. *Mentha arvensis*, *Stachys palustris* apod.).

Uvedené změny dominant segetálních cenóz pochopitelně ovlivňují rostlinnou výrobu, a proto jim agrofytoecologové neopomněli věnovat patřičnou pozornost. V Československu se syntézou poznatků o dominantních, v dané etapě hospodářsky významných segetálních taxonech zabýval KROPÁČ (1982), který je podle významnosti rozdělil na 3 skupiny: 1. současné škodlivé plevele prvořadě důležitosti, tj. velmi rozšířené, většinou v hustých populacích a s progresivní tendencí dalšího šíření, 2. současné plevele druhořadě důležitosti, tj. s oblastním, popř. i jen lokálním výskytem na určitých substrátech, avšak s možností přemnožení a šíření při zanedbání komplexní ochrany, 3. zavlečené druhy s charakterem potenciálních plevelů, přicházející v úvahu jako karanténní plevele.

Posledním aspektem využití fytoecologie v polních kulturách, který však zajímá spíše biology než zemědělce, je otázka ochrany, popř. přímo zachrany mizejících segetálních společenstev i druhů v důsledku zániku tradičního maloplošného zemědělství. V českých zemích jde o společenstva polí živinami chudých písčitých substrátů ze svazu *Arnoseridion* (MORAVEC et al. 1983) a o některá kalcikolní segetální společenstva. Přehled ohrožených segetálních společenstev zveřejnil nedávno KROPÁČ (1986).

13.3 Využití fytoecologie ve vodním hospodářství

Každá geobiocenóza, ať přirozená, nebo člověkem ovlivněná, se vyznačuje určitými vodními poměry. Ty jsou dány způsobem příjmu vody geobiocenózou, jejím pohybem v ní a způsobem jejího výstupu z geobiocenózy. Nejdůležitějšími složkami geobiocenózy, které se na zmíněných pochodech podílejí, jsou fytoecenóza a půda; živočišné složky (s výjimkou zooodafonu) hrají přitom bezvýznamnou roli.

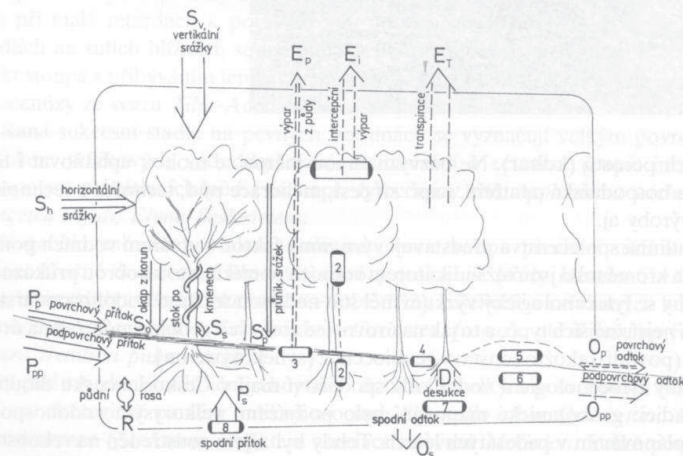
Kvantitativní vodní poměry jsou charakterizovány vodní bilancí (obr. 181). Jejími příjmovými položkami jsou pro většinu geobiocenóz atmosférické srážky. U geobiocenóz údolních niv k nim přistupuje povrchový přítok vody (záplavy), popř. podzemní voda, která hraje významnou roli u geobiocenóz depresí. V geobiocenózách osídlujících dolní části svahů se setkáváme s bočním (laterálním) podpovrchovým přítokem vody. Rašeliniště (s výjimkou ombrogenních) a slatiniště bývají obohacována pramennými výstupy. K výdejovým položkám patří celkový výpar (evapotranspirace) s dílčími položkami fyzikálního výparu — evaporace (výpar z půdy, intercepční výpar z povrchu rostlin) a transpirace (fyziologický výpar), dále pak odtok povrchový, podpovrchový a spodní. Transpirace je doprovázena odsáváním (desukcí) půdní vody kořenovými systémy rostlin a představuje dílčí zápornou položku vodní bilance půdy. Množství vody, které je zadrženo přímo fytoecenózou, představuje v celkové vodní bilanci nepatrné procento.

Z hlediska vodního režimu geobiocenózy i dálkových hydrických účinků (vliv na

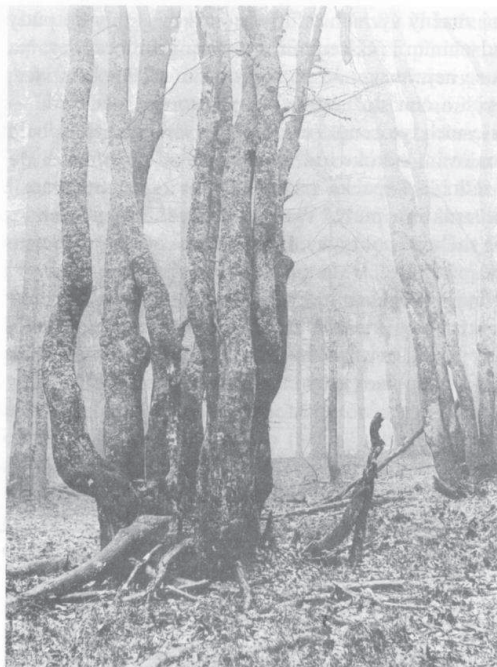
celkový vodní režim povodí) má značný význam infiltrace srážkové vody do půdy a její retence a akumulace v nadzemním i podzemním prostoru geobiocenózy. Na zachycování (interceptci) srážek se nejvýznamněji podílí fytoecenóza, a to tím více, čím jsou její nadzemní patra vyšší a čím složitější je její prostorová struktura — nejvyšší je tedy u vícepatrových lesních fytoecenóz (obr. 182). Podobným způsobem se fytoecenóza účastní na zpomalování odtoku srážkové vody a její infiltraci do půdy, přičemž se uplatňuje i zádržná kapacita nadložního humusu, nerovnosti půdního povrchu, pórovitost a struktura půdy. V některých geobiocenózách se zimní vláhá akumuluje v podobě sněhové pokrývky. Fytoeklima pak ovlivňuje režim tání a infiltraci sněhové vody do půdy.

Geobiocenóza však neovlivňuje jen kvantitativní parametry vodní bilance a vodního režimu, nýbrž i kvalitu vody, která z ní odchází. Při prostupu vody geobiocenózou jsou zachycovány hrubé nerozpustné složky přímo v nadzemních patrech fytoecenózy (úlomky větví, listů, písek); jemné suspenze jsou odfiltrovány při průsaku půdou a kořenový systém fytoecenózy přitom odčerpává látky přítomné v roztocích (např. dusičnany, fosfáty apod.).

Vodní režim určitého území (krajiny či povodí) nezávisí jen na abiotických faktorech (makroklima, reliéf, geologická stavba, tvar povodí a jeho rozloha), ale i na zastoupení jednotlivých společenstev ve složení vegetačního krytu a na podílu



Obr. 181. Schéma složek vodní bilance lesní geobiocenózy (sec. KREČMER, KREČEK et ŘIHA 1982): příjmové položky: S_v , S_h , P_p , P_{pp} , P_s , R ; výdejové položky: E_p , E_i , E_t , D , O_p , P_{pp} , O_s ; akumulační kapacity: 1 — intercepční kapacita porostu, 2 — zásoba vody v biomase (nadzemní i podzemní), 3 — vodní kapacita nadložního humusu, 4 — povrchová akumulace vody, 5 — vodní hodnota sněhové pokrývky, 6 — zásoba vody podpovrchové půdní vrstvy, 7 — zásoba půdní vody, 8 — zásoba podzemních vod.



Obr. 182. Lesní fytocenózy zachycují horizontální srážky z mlhy a obohacují tak vodní režim krajiny (foto S. Kučera).

umělých porostů (kultur). Ne bezvýznamnou měrou se mohou uplatňovat i technická a hospodářská opatření, např. síť cest, meliorace půd, technika a technologie lesní výroby aj.

Rostlinná společenstva představují významný faktor v utváření vodních poměrů území a kromě toho jsou též indikátorem vodních poměrů, a to s dobrou průkazností. Proto by se fytocenologický výzkum měl stát nedílnou součástí vodohospodářských šetření nejrůznějších typů, a to jak na úrovni jednotlivých geobiocenóz, tak na úrovni území (povodí) jakožto soustavy geobiocenóz (synekosystému).

Vazby fytocenologie a vodního hospodářství mají v Československu dlouhou tradici: geobotanické mapování bylo podníceno velkorysým vodohospodářským plánováním v padesátých letech. Tehdy byl zájem soustředěn na rekonstrukční mapu přirozené vegetace (viz 12.3.2.2), kterou na většině území představují (resp. představovaly) lesy. Vycházelo se z předpokladu, že přirozené lesní fytocenózy působí na oběh vody optimálním způsobem (ÚLEHLA 1947). Je známo, že zonální (klimaxové) fytocenózy jsou z hlediska oběhu vody vyrovnané, že za normálních okolností v nich nedochází k povrchovému odtoku srážkových vod a že „ekonomicky“ hospodaří se srážkovou vodou, jelikož jsou odkázány pouze na ni;

vodní bilance je v nich zhruba vyrovnaná. Naproti tomu smrkové monokultury v nižších polohách, tedy mimo areál přirozených smrčín, zhoršují vodní bilanci ve srovnání s původními zonálními doubravami či bučinami (BĚLE 1975, MRÁZ 1981).

Pro řešení vodohospodářských úkolů v detailu je však nutno geobotanickou rekonstrukční mapu doplnit mapou současné vegetace, popř. ji kombinovat s mapami lesní typologie. Například smrčiny ve svém přirozeném horském areálu přispívají k rozmnožení vodních zdrojů zachycováním horizontálních srážek z nízké oblačnosti (KREČMER, FOJT ET KŘEČEK 1979). Srovnáním současné rozlohy horských smrčín a jejich potenciální rozlohy zachycené geobotanickou mapou lze při znalosti množství zachycovaných horizontálních srážek vyčíslit možné zvýšení těchto zdrojů dalším zalesněním.

‘Znalost působení jednotlivých společenstev na vodní poměry a znalost jejich současného rozšíření může podstatně přispět k využitelnosti výsledků fytocenologie ve vodním hospodářství. O významu zonálních společenstev bylo již pojednáno. Azonální, popř. intrazonální společenstva vykazují zpravidla specifický vodní režim. Patří k nim např. psamofilní společenstva jak nelesní (z třídy *Koelerio-Corynephoretea* či *Festucetea vaginatae*), tak lesní (např. bory ze svazů *Pino-Quercion* či *Dicrano-Pinion*), jejichž význam spočívá především v ochraně písčitých půd před erozí. Fytocenózy na sutích (např. ze svazu *Galeopsidion*) mají malou retenční schopnost a vykazují velký koeficient celkového odtoku (zejména podpovrchového) při malé retardaci; k povrchovému odtoku zde nedochází. Avšak v lesních stadiích na sutích blízkých se již klimaxu podpovrchový odtok klesá a retardací efekt stoupá s přibýváním jemných půdních frakcí a humusu v půdě (viz např. lesní fytocenózy ze svazu *Tilio-Acerion*).

Raná sukcesní stadia na pevných horninách se vyznačují velkým povrchovým odtokem srážkových vod díky nízké akumulační a retenční (popř. infiltrační) schopnosti primitivních půd (viz např. fytocenózy tříd *Asplenietea trichomanis*, *Juncetea trifidi*, *Elyno-Seslerietea*).

V geobiocenózách s půdou trvale nasycenou vodou přechází srážková voda bezprostředně do odtoku. Jde o fytocenózy pramenišť (třídy *Montio-Cardaminea*), olšin (třídy *Alnetea glutinosae* — obr. 183), rašelinišť a rašelinných luk (třídy *Oxycocco-Sphagneteta* a *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*), ale i rašelinných lesů (svazu *Betulion pubescentis*) aj.

U půd s nízkou infiltrační schopností dochází k velkým povrchovým odtokům. Takové ekologické poměry indikují asociace *Potentillo albae-Quercetum*, *Molinio arundinaceae-Quercetum* a některé asociace ze svazu *Molinion*. Velké povrchové odtoky však mohou být vyvolány i odumřelou fytomasou některých fytocenóz, např. pasekových společenstev s dominujícími třtinami, popř. přímo asociacemi svazu *Calamagrostion villosae*. Vodohospodářsky velmi nepříznivě působí např. stále narůstající imisní holiny v horských oblastech krystalinika (BĚLE 1980).

Velký vodohospodářský význam lesů se odrazil i v lesnictví. Na principu sdružování lesních typů do hospodářských souborů (PLIVA 1980) bylo provedeno účelové



Obr. 183. Z olšiny se stagnující vodou přechází srážková voda bezprostředně do odtoku, avšak geobiocenóza představuje rezervoár vody v období bez srážek (foto J. Moravec).

členění vodohospodářsky důležitých lesů na tři základní skupiny: 1. lesy povodí vodárenských toků a nádrží, 2. lesy pramenných oblastí, 3. vodoochranné lesy místního významu (KREČMER 1981). V rámci těchto základních skupin byly rozlišeny „funkční skupiny lesních porostů“ s ohledem na vodohospodářské účinky a diferenciaci hospodářských opatření k jejich zabezpečení (KREČMER et PEŘINA 1981).

Luční fytocenózy doprovázející v údolích vodní toky velmi ovlivňují kvalitu odtokové vody. Jejich husté bylinné patro nejen trvale chrání půdu před povrchovou vodní erozí, ale přispívá též významně k zachycení splachů ornice z výše položených polí (obr. 184). Kořenový systém pak intenzivně přijímá živiny ze splavených minerálních hnojiv a brání tak eutrofizaci vod. Podobně působí i přirozené břehové porosty, jejichž kořenové systémy z části zasahují přímo do vodního toku. Zmíněné hygienické funkce fytocenóz jsou důležité zejména u vodárenských toků a nádrží (NEUHÄUSL et al. 1983).

Polní kultury (hlavně kultury kukuřice) se uplatňují ve vodním režimu krajiny negativně především velkými povrchovými odtoky a splachy ornice při prudkých deštích (obr. 185). Přispívá k tomu i okolnost, že pole zůstávají značnou část roku holá. Plevelové cenózy působí protierozně jen během vegetačního období, jelikož jsou tvořeny hlavně jednoletými druhy.

Obr. 184. Luční fytocenózy a pobřežní dřeviny u vodních toků zachycují splachy ornice a odčerpávají též splavené minerální živiny z vody (foto J. Moravec).



V souhrnu lze říci, že fytocenologie může přispět vodnímu hospodářství při řešení fytotechnických úprav povodí, při bilancování disponibilní vody a prognózách vodního režimu krajiny a jeho změn po lidských zásazích, jakož i při plánování opatření k asanaci eutrofizovaných vod. Může poskytnout zejména tyto informace:

- a) podklady pro posouzení základních charakteristik vodního režimu a vodní bilance jednotlivých typů geobiocenóz (např. NEUHÄUSL 1975);
- b) podklady pro základní charakteristiky a kvantifikaci některých parametrů vodních poměrů území pokud jde o vegetační faktor (PEŘINA et al. 1973);
- c) podklady pro diferenciaci území (povodí) podle hydrické účinnosti vegetačního krytu, zejména při specifikaci vodohospodářských funkcí lesů (PEŘINA et KREČMER 1979);
- d) podklady pro posouzení pravděpodobných změn srážkoodtokových procesů, vodní bilance a hydrologických parametrů na základě předpovědi průběhu sukcese fytocenóz;
- e) konkrétní informace o vodohospodářských funkcích fytocenóz a jejich souborů v územích zjištěné specializovaným fytocenologickým výzkumem určitého modelového povodí v přímé spolupráci s vodohospodáři (NEUHÄUSL et al. 1983).



Obr. 185. Polní kultury trpí splachy ornice při prudkých deštích (foto D. Blažková).

Vodní hospodářství může při řešení konkrétních projekčních úkolů využít indikační hodnoty rostlinných společenstev, např. pro indikaci kolísání hladiny toků a nádrží, režimu záplav, výskytu horizontálních srážek (TICHÝ 1966), čistoty vod (podle makrofytních vodních společenstev), sněhových poměrů v horách apod.

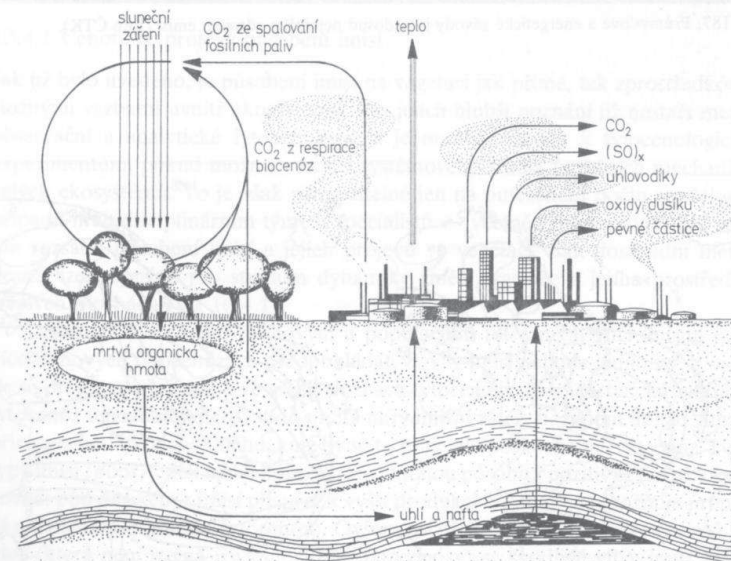
Fytocenologie může vodnímu hospodářství pomoci především při plánování úprav obhospodařování vodárenských povodí a ochranných pásem zdrojů podzemních vod, úprav využívání krajiny v chráněných oblastech přírodní akumulace vod a při dílčích projektech. Velmi aktuální jsou předpovědi změn vegetace vodohospodářsky významných území po antropogenních zásazích a poškození imisemi.

13.4 Využití fytocenologie při výzkumu imisních oblastí

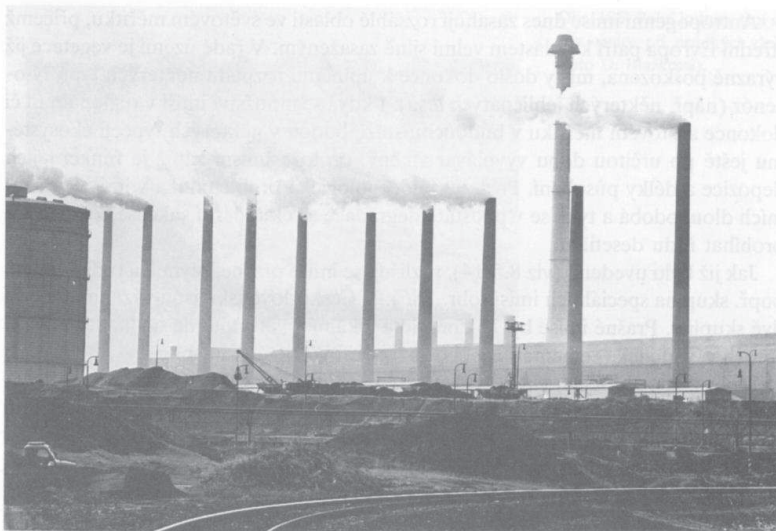
Imise se staly v druhé polovině našeho století závažným globálně působícím antropogenním faktorem se stoupajícím negativním vlivem na vegetaci (viz 8.5.14). Změny, které se v důsledku jejich působení ve vegetaci odehrávají, nemají ve vývoji biosféry obdoby a lze v nich vidět globální ohrožení životního prostředí celé řady rostlinných a živočišných druhů, ba dokonce i člověka.

Antropogenní imise dnes zasahují rozsáhlé oblasti ve světovém měřítku, přičemž střední Evropa patří k oblastem velmi silně zasaženým. V řadě území je vegetace již výrazně poškozena, místy došlo dokonce k úplnému rozpadu některých typů fytoocenóz (např. některých jehličnatých lesů). I když se množství imisí v regionálním či dokonce světovém měřítku v budoucnu sníží, budou v některých typech ekosystému ještě po určitou dobu vyvolávat změny, protože imisní zátěž je funkcí jejich depozice a délky působení. Proto je fytoecologická problematika v imisních územích dlouhodobá a týká se v podstatě degradace a sekundární sukcese, která bude probíhat řadu desetiletí.

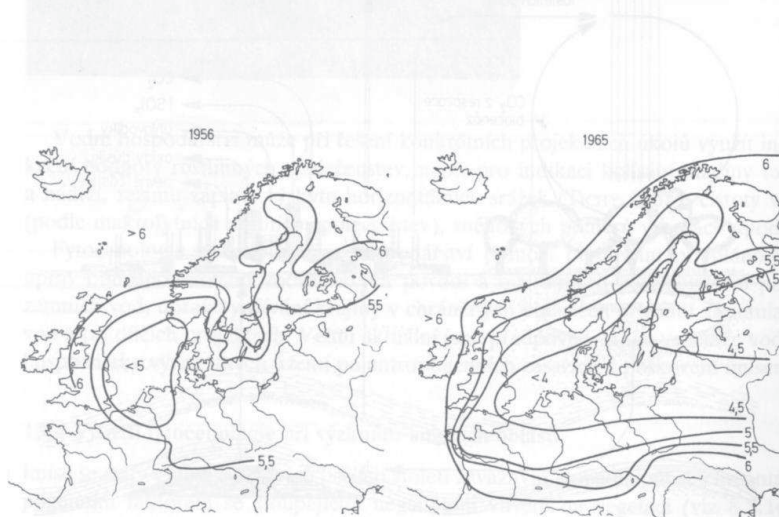
Jak již bylo uvedeno (viz 8.5.14), rozlišují se imise prашné, plynné a radioaktivní, popř. skupina speciálních imisí (obr. 186). V Československu jsou významné první dvě skupiny. Prašné imise bývají zpravidla lokální a většinou jde o alkalické emise (prach z vápenek, cementáren nebo magnezitových závodů, popílek z tepelných elektráren apod.). Jejich vliv na fytoocenózy je sledován především v okolí magnezitových závodů na Slovensku (např. KALETA 1971, 1972). Plynné emise vznikají při spalování primárních či sekundárních paliv jednak jako emise průmyslově energetických či komunálních zdrojů (obr. 187), jednak jako emise dopravní (z pohonných látek). Jejich hlavní složkou je oxid siřičitý, dále se podílejí oxidy dusíku, fluor,



Obr. 186. Hlavní typy průmyslových emisí a jejich zapojení do koloběhů některých biogenních prvků (sec. SINGER 1970 ex RAMADE 1982).



Obr. 187. Průmyslové a energetické závody jsou dosud největším zdrojem emisí (foto ČTK).



Obr. 188. Pokles pH dešťových srážek v sz. části Evropy během období 1956—1965 (sec. ODÉN ex RAMADE 1982).

popř. jiné halogenní prvky, uhlovodíky, ozón aj. Plynné imise jsou atmosférickým prouděním přenášeny na velké vzdálenosti a mohou tak působit několik set kilometrů od místa svého vzniku.

Oxid siřičitý vytváří v ovzduší kyselinu siřičitou:



která se dále mění v kyselinu sírovou (např. RAMADE 1982 : 82). Kyselina sírová je absorbována do atmosférických srážek a působí tak jejich vyšší kyselost. Reakce normálních srážek se pohybovala okolo pH 5,6 (obr. 188), zatímco v průmyslových oblastech se lze setkat se srážkami, jejichž reakce klesá pod pH 3,0. Terestrické fytocenózy jsou kyselými srážkami ovlivňovány jak přímo, tak prostřednictvím půdy i fauny. Mykotoxinní druhy začínají ustupovat díky úbytku mykorrhizních hub. V mnohých oblastech klesl v krátké době počet velkých hub na polovinu i méně. Složení fytocenóz může být ovlivněno i vyhynutím opylovačů apod.

Vedle uvedených hlavních skupin emisí existuje řada víceméně specifických emisí většinou lokálního dosahu, k nimž nutno počítat i tepelné emise (např. z jaderných, popř. tepelných elektráren), které mohou ovlivňovat vodní fytocenózy, emise z velkochovů domácích zvířat (např. prasat) apod.

13.4.1 Cenotické projevy působení imisí

Jak již bylo uvedeno, je působení imisí na vegetaci jak přímé, tak zprostředkované složitými vazbami uvnitř ekosystémů. Pro jejich hlubší poznání již nestačí metody observační a analytické fytocenologie a je nutno přikročit k fytocenologickým experimentům, pokud možno v rámci systémového studia funkčních mechanismů celých ekosystémů. To je však proveditelné jen na omezeném počtu modelových případů multidisciplinárním týmem specialistů — včetně fytocenologů. Pro studium rozsahu působení imisí a jejich projevů ve vegetaci však dosavadní metody použít lze, zejména pro studium dynamiky změn vegetace a jejího prostředí na trvalých plochách (viz 10.4.1).

Vzhledem k odlišným druhovým a populačním tolerancím vůči imisím lze ve vícedruhových fytocenózách předpokládat, že vliv imisí nebude jednotný, tj. nebude se projevovat jednotně ve všech složkách fytocenózy. Homeostatická schopnost fytocenóz umožňuje tolerovat do určité míry imisní zátěž, tj. zapojit imisní látky do přirozeného látkového oběhu, aniž by se to projevilo poškozením fytocenóz. Určité typy imisí (popř. jejich nízké koncentrace) mohou působit i pozitivně (např. obohacování půd dusíkem z imisí přispívá k vyšší produkci fytomasy a umožňuje pronikání nitrofilních druhů do fytocenóz). Ovšem po překročení ekologicky únosné hranice (která není stejná u všech složek fytocenózy) se škodlivé vlivy imisí začnou projevovat počínaje nejcitlivějšími složkami fytocenózy. Jako velmi citlivou se ukázala složka epifytických lišejníků, jejíž ústup a druhové ochuzení jako první zjevně indikuje nebezpečnou zátěž pro porosty jehličnatých dřevin, zejména jedle



Obr. 189. Smrčina na Děčínském Sněžníku zničená imisemi (foto F. Kotlaba).

a smrku. Na vyšších rostlinách se působení imisí projevuje viditelně zprvu nekrotickými změnami různých orgánů, později odumíráním jedinců či skupin, ztrátou reprodukční schopnosti a dále změnou synmorfologické struktury a druhového složení fytocenóz včetně druhového ochuzování. Tyto projevy probíhají zpravidla v logistické křivce (S), přičemž počáteční pomalá lag-fáze skrytého poškození bývá dlouhodobá. V log-fázi se působení imisí urychluje a dochází k rozpadu dosavadní fytocenózy a k jejímu vystřídání strukturně nižší (jednodušší) a zpravidla i druhově chudší náhradní fytocenózou. Dochází tak k zániku jehličnatých lesů (obr. 189) a k jejich nahrazení společenstvy travin či křovin, která jsou blízká pasekovým společenstvům a která představují iniciální stadia sekundární antropicky modifikované sukcese.

Postup rozpadu fytocenózy působením imisí závisí i na půdních poměrech. Na minerálně bohatších půdách je většinou pomalejší a fáze skrytého poškození je mnohem delší než na chudých půdách. Odolnost fytocenóz vůči imisím závisí i na jejich druhovém bohatství a struktuře — druhově bohatší a strukturně diferencovanější fytocenózy podléhají imisím pomaleji než chudé a strukturně jednoduché. Lesní fytocenózy přirozeně obnovené jsou tolerantnější než porosty založené uměle (zejména monokultury). Působení imisí se tedy nejvýrazněji projevuje v monokulturách mimo ekologické optimum daného druhu, zejména je-li citlivý k imisím (viz např. porosty jedle bělokoré a smrku obecného). Travné a bylinné fytocenózy mohou být vlivem imisí plynule vystřídány jinými fytocenózami bez viditelného synmorfologického rozpadu.

13.4.2 Metodické přístupy

Využití fytocenologie při studiu vegetace poškozené či ohrožené imisemi nevyžaduje zásadně nových metod, ale spíše modifikace známých postupů a použití metod dosud zřídka užívaných. Do popředí se dostanou metody stacionární a experimentální fytocenologie, které jsou dosud málo používané a které se až v posledních letech stávají v některých státech integrovanou součástí monitorování změn životního prostředí (např. BRAKENHIELM 1979).

Základním postupem je dlouhodobé sledování jak vegetace, tak stanoviště na trvalých plochách (viz 10.4). Vzhledem k současné imisní situaci a jejímu pravděpodobnému vývoji by bylo žádoucí založit po celém území síť trvalých ploch, která by se též stala jednou zází biomonitorování změn životního prostředí a která by byla trvale sledována týmem specialistů. Tato síť by měla zahrnovat nejrozumnější společenstva s jejich mykocenotickou a epifytickou složkou. Při výběru ploch by měla být dána přednost chráněným územím (Anonymus 1984), popř. využití ploch vegetačních snímků zhotovených v minulosti, pokud je lze v terénu bezpečně identifikovat. Cílem těchto výzkumů není pouhá registrace degradačních změn, nýbrž získání podkladů umožňujících předpověď změn vegetace při určité imisní zátěži, popř. při její změně.

Zvláštní dlouhodobé studium zasluhují složky epifytických lišejníků a složka velkých hub, které mohou sloužit pro předpověď dynamiky ostatních změn biocenózy. Změny mykocenotické složky mohou osvětlit úbytek až vyhynutí řady obligátně či fakultativně mykotrofních rostlin. Přitom nejde jen o druhy vzácné (např. orchideje), ale o celou řadu běžných druhů, jako borůvka, brusinka, vřes apod. (NIKLFIELD 1967, TRAUTMANN et al. 1970), jejichž populační dynamiku je třeba studovat (SAMEK et MOUCHA 1984).

Prognózy sekundární sukcese po omezení či zastavení působení imisí jsou velmi obtížné, jelikož je dosud málo příkladů této sukcese na velkých plochách; tyto jevy nemají ani v přírodě, ani v dějinách lidské společnosti předchůdce. Jde hlavně o světlostní stadia při rozpadu lesních porostů a holin po nich vzniklých, která nejsou zcela totožná s analogickými stadii v normálně obhospodařovaných lesích. Velkoplošné imisní holiny (obr. 190) často inklinují k zamokření (viz *Junco effusi-Calamagrostietum villosae* — SÝKORA 1983) a jejich další sukcese není u nás zatím známa. WOLAK (1971) zavedl pro taková společenstva ne příliš vhodné označení industrioklimax.

Zvláštní význam pro získání podkladů pro zmíněné prognózy i pro vysvětlení mechanismu působení imisí na vegetaci nabývá experimentální fytocenologie, tj. použití záměrně zakládání a řízených fytocenologických pokusů. Imisní experimenty jsou zatím zaměřovány ekofyziologicky na určité druhové populace, avšak lze je zaměřit i na cenotické parametry (ABRAHAMSEN et al. 1976); mohou se vztahovat na případná protiopatření (např. vliv vápnění, hnojení, umělou inokulaci hub apod.).



Obr. 190. Imisní holina v Krkonoších (foto J. Štursa).

Fytocenologie musí řešit v imisních oblastech nejen celou řadu teoretických problémů, ale i problémy, na jejichž vyřešení čeká praxe. V lesním hospodářství mohou být fytoecologické výsledky bezprostředně využity pro zalesňování, předpověď vývoje nově založených porostů apod. Ve vodním hospodářství je lze použít k prognózám změn vodního režimu imisních oblastí (viz 13.5). Pro myslivecké hospodaření mohou poskytnout obraz budoucích biotopů lovné zvěře (potravní nabídka, charakter úkrytu apod.). Avšak i pro zemědělské obhospodařování imisních oblastí (zejména lukařství a pastvinářství) může cennou pomoc poskytnout specializovaný fytoecologický výzkum, zaměřený na imisní problematiku; proto pro něj není tak zcela neoprávněné označení „imisní fytoecologie“, podobný termínu „imisní ekologie“, který se v literatuře začíná prosazovat.

13.5 Využití fytoecologie v územním plánování a urbanismu

S rostoucí intenzitou využívání území vyspělých států, např. mimořádným rozvojem výrobních sil, hustou sítí osídlení, současným zemědělstvím a lesnictvím, se stoupajícími nároky na rekreaci apod. stoupá i význam územního plánování jako

součástí systému řízení společnosti. Územní (regionální, rajónové) plánování je soustavnou činností, která v jednotě, součinnosti a návaznosti s národohospodářským či oblastním plánováním zajišťuje základní cíl — optimální ekonomickou reprodukci a optimální životní prostředí lidské společnosti. Jeho hlavním úkolem je územně technická regulace čili rozhodování o všech technických zásadách do struktury území, aby byl zajištěn soulad všech přírodních i civilizačních hodnot a vytvořena a udržena (popř. obnovena) „makrobiologická rovnováha území“.

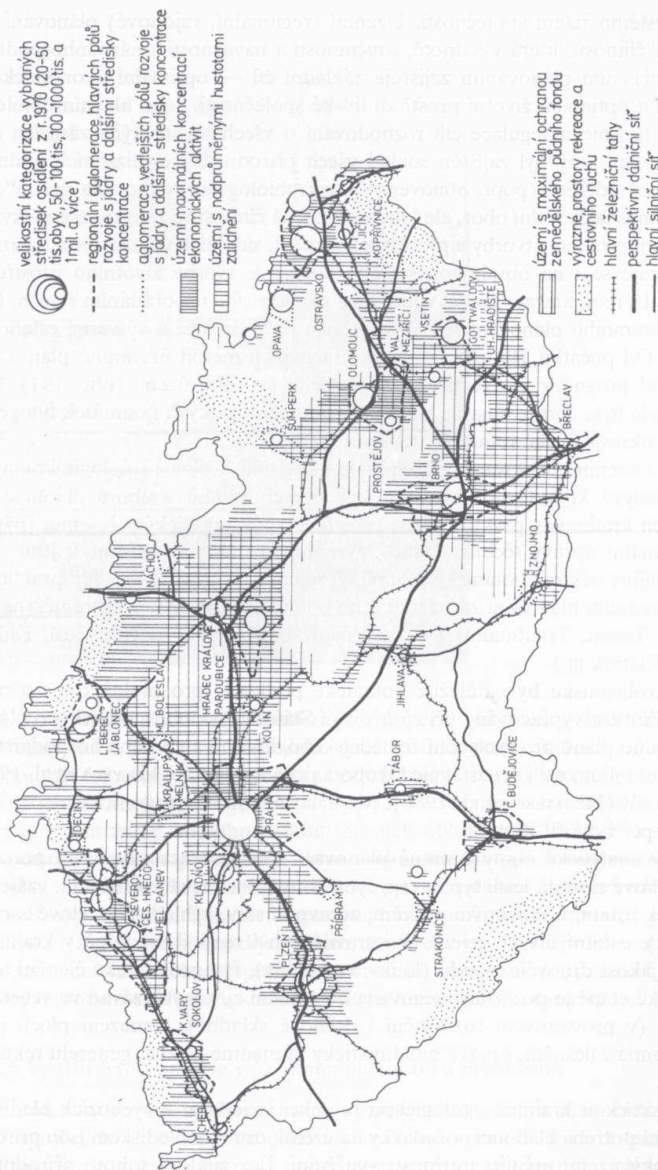
Urbanismus jako vědní obor, ale i jako praktická činnost se zabývá teoretickými i praktickými problémy tvorby a přetváření osídlení, sídelních útvarů a jejich struktur. Zaměřuje se i na obsahovou stránku koncepce tvorby životního prostředí v souvislosti s reorganizací funkcí v krajině a s hmotovým uspořádáním staveb. Na rozdíl od územního plánování se více zaměřuje na technické a výtvarně estetické problémy. Od počátku 70. let se pomocí pracovních metod územního plánování zpracovávají prognózy vývoje urbanizace celého státního území (obr. 191). Na jejich základě byla zpracována i prognóza krajinoecologických podmínek fytoecografických okresů České republiky (ŠTĚPÁN 1976).

Jednou z územně plánovacích disciplín je i krajinná ekologie (biologie krajiny), která se zabývá komplexním studiem vzájemných vztahů souborů abiotických a biotických krajinných prvků a jejich prostředí a též praktickým řešením (návrhem) optimální úpravy těchto vztahů. Významným zdrojem poznatků jsou pro ekologii krajiny některé botanické disciplíny, zejména fytoecologie. Její praktické využití v územním plánování zdůraznili četní botaničtí specialisté v zahraničí (např. Ellenberg, Tüxen, Trautmann) i u nás (např. Deyl, Hejný a Neuhäusl, Klika, Míkyška, Zlatník aj.).

V Československu byly důležité botanické podklady pro praktickou územně plánovací činnost vypracovány při zpracování Státního vodohospodářského plánu a Generálního plánu pro zvelebení zemědělského, lesního a vodního hospodářství. Vyvrcholení tohoto úsilí představuje Geobotanická mapa ČR (MÍKYŠKA et al. 1968—1972) a SR (MICHÁLKO et al. 1986); rozpracována je biogeografická mapa ČR, jejíž koncepci vytvořil Zlatník.

Objekty analytické etapy územně plánovací dokumentace jsou lesní porosty (jejich druhové složení, lesní typy, resp. syntaxony, prostorové rozmístění, vzájemný poměr k ostatním krajinným prvkům, zdravotní stav, výhledové účelové zaměření apod.), ostatní útvary zeleně (v intravilánech i rozptýlená zelen v krajině), rozloha a jakost drnového fondu (louky a pastviny), fytoecografické členění atd. V syntetické etapě je pozornost věnována odstranění zjištěných závad ve vegetačním krytu (v prostorovém rozmístění i druhové skladbě), vymezení ploch pro půdoochranná zalesnění, úpravě bioklimaticky významné zeleně, generelu rekultivační apod.

Pro praktickou krajinně ekologickou projekci je jedním z výchozích hledisek společenská potřeba kladoucí požadavky na území, druhým hlediskem jsou přírodní podmínky území určující možnosti využívání. Bez znalosti tohoto přírodního



Obr. 191. Prognóza vývoje osídlení a urbanizace České republiky do roku 2000 (sec. ŠTĚPÁN 1976).

potenciálu hrozí nebezpečí šablonovité projekce, vedoucí k setřetí osobitosti krajiny a konfekčnosti výsledků, popř. k předimenzování využití krajiny.

Někteří českoslovenští botanikové již dříve zdůraznili nutnost zapojení technického díla do krajiny (KLIKA 1938, 1943, PRÁT 1943, 1944). Klika se nejvíce zasloužil o vznik a rozvoj „biologického plánování krajiny“, a to jak na úrovni teoretické, tak při praktické spolupráci na regulačních plánech některých měst, na podkladovém materiálu pro plán dálnice, pro vegetační doprovod Labe atd. (bližší viz KLIKA 1944, 1955b, BUREŠ 1970). O progresivnosti jeho názorů svědčí i to, že považoval biologické plánování za součást prostorového plánování. Na Klikovy a Prátovy práce zanedlouho navázali jak teoretickými články, tak praktickou činností (např. v rámci Státního vodohospodářského plánu, Generálního plánu zvelebení zemědělského, lesního a vodního hospodářství aj.) další českoslovenští botanikové (ZLATNÍK 1944, MIKYŠKA 1951, MIKYŠKA et al. 1968—1972, DEYL 1954, HEJNÝ et NEUHÄUSL 1962, JENÍK 1960, RUŽIČKA 1965, ŠMARD 1969 aj.).

Hledisko fytoecologické (geobotanické) se pro zpracování ekologických podkladů podle současných požadavků a názorů ukazuje jako nejvhodnější. Fytoecologické (geobotanické) podklady poměrně velmi dobře a relativně komplexně znázorňují základní přírodní potenciál a zákonitosti určité krajiny. Podle KLIKY (l. c.) tvoří jejich základ tři mapy (obr. 192): 1. mapa současného stavu vegetace, 2. rekonstrukční mapa přirozené vegetace, 3. mapa navrhovaných opatření a úprav (popř. mapa těch přírodních útvarů, které mají být chráněny).

Mapa současného stavu vegetace (v měřítku 1 : 10 000 — o volbě měřítka viz např. BUREŠ 1970) umožňuje vyjádřit poměr mezi přirozenými a náhradními fytoocenózami, prostorové rozmístění jednotlivých typů fytoocenóz, zachytit důsledky antropických zásahů do krajiny apod. (obr. 193).

Geobotanická rekonstrukční mapa (tj. mapa přirozené rekonstruované vegetace) zobrazuje vegetaci odpovídající ekologickým podmínkám jednotlivých ekotopů (viz 12.3.2) bez ovlivnění člověkem. Měřítko publikované Geobotanické mapy ČSSR (1 : 200 000) i měřítko rukopisných map uložených v Botanickém ústavu ČSAV (1 : 75 000) vyhovuje pro povšechnou orientaci např. při zpracování územních plánů velkých územních celků. Pro detailní účely, např. územní plány sídelních útvarů a zón, územně plánovacích studií apod. je nutno vypracovat geobotanickou rekonstrukční mapu v podrobnějším měřítku, např. 1 : 10 000, popř. s podrobnější legendou.

Klad vegetačních map spočívá v tom, že vegetace je v krajině snadno „čitelná“, má plošný charakter, je výrazem dlouhodobějších ekologických průměrů i významných extrémů a má výrazné ekonomické výstupy (JENÍK 1975). V silně zkulturněné až kulturní krajině jsou primární ekologické podmínky často nezřetelné. Vegetační mapa, která by zachytila jen rozložení kultur zemědělských plodin a umělých lesních kultur, by byla pro územní plánování prakticky bezcenná.

Geobotanická mapa státu (MIKYŠKA et al. 1968—1972, MICHÁLKOV et al. 1986) představuje významný podklad územně plánovací dokumentace. Tato vegetační

A - MAPA SOUČASNÉHO STAVU VEGETACE



- dubohabrové háje
- šipákové doubravy
- subxerofilní doubravy
- suťové lesy
- bučiny
- olšiny a jasaniny
- travnaté stepi
- skalní stepi
- mokřadní společenstva
- akátiny
- druhotné smrčiny
- porosty borovice černé
- porosty borovice lesní
- smíšené jehličnato-listnaté porosty
- modřínové porosty
- plevel. společ. polí na vápencích
- plevel. společ. polí na neváp. substrátech
- travnaté úhory
- křovinaté úhory a teplomilné křoviny
- polní křoviny
- paseky a listnaté mlaziny
- lomy a haldy
- kulturní louky
- zahrady a sady
- pastviny

B - REKONSTRUKČNÍ MAPA PŘIROZENÉ VEGETACE



- dubohabrové háje
- subxerofilní doubravy
- vápnomilné bučiny
- luhy a olšiny
- šipákové doubravy
- acidofilní doubravy
- suťové lesy

C - MAPA NAVRHOVANÝCH ÚPRAV



- Cílová skladba přeměnných porostů:
- dubohabrové háje
 - subxerofilní doubravy
 - bučiny
 - olšiny a jasaniny
 - acidofilní doubravy
 - ponechání lodem
- výsadba
- polních křovin
 - vysoké zeleně
- omezení rekreace
- ~~~~~ rozšíření značení zákazu vstupu
- plochy jen pro výzkum
- likvidace rekreačních chat
- Navrhované přeměny porostů:
- P smrku I. kategorie okamžitě
 - D smrku II. kategorie (do 10-20 let)
 - N smrku III. kategorie (do 25-50 let)
 - C borovice černé I. kategorie okamžitě
 - O borovice černé II. kategorie (do 30 let)
 - A borovice lesní
 - U modřínu
 - R akátu
 - M smíšených jehličnato-listnatých

Obr. 192. Základní fytoocenologické podklady pro územní plánování na příkladu Českého krasu: A — mapa současného stavu vegetace, B — rekonstrukční mapa přirozené vegetace, C — mapa navrhovaných úprav (sec. BUREŠ 1970).

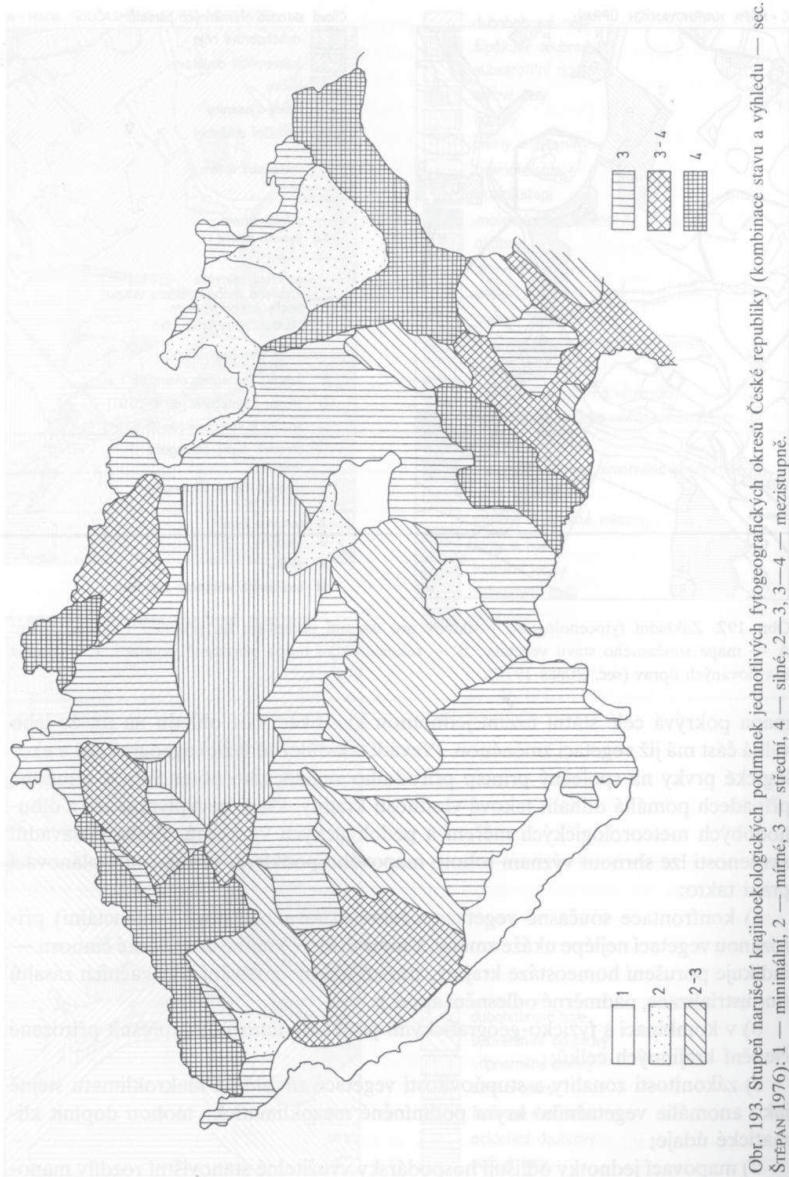
mapa pokrývá celé státní území jednotnou klasifikací bez ohledu na to, že jeho velká část má již vegetaci změněnou. Převádí tak důležité fyzickogeografické a ekologické prvky na společný princip přírodního vegetačního potenciálu a v mnoha případech pomáhá odhalit takové vlastnosti krajiny, které nevyplynou ani z dlouhodobých meteorologických měření a pedologických výzkumů. Podle dosavadní zkušenosti lze shrnout význam tohoto mapového podkladu pro územně plánovací praxi takto:

a) konfrontace současné vegetace s rekonstruovanou (popř. potenciální) přirozenou vegetací nejlépe ukáže změny, k nimž došlo v krajině díky lidské činnosti — indikuje porušení homeostázy krajiny, stupeň předimenzování civilizačních zásahů (industrializace, nadměrné odlesnění apod.);

b) v kombinaci s fyzicko-geografickými podklady umožňuje upřesnit přirozené členění krajinných celků;

c) zákonitosti zonality a stupňovitosti vegetace závislé na makroklimatu stejně jako anomálie vegetačního krytu podmíněné mezoklimaticky mohou doplnit klimatické údaje;

d) mapovací jednotky odlišují hospodářsky využitelné stanovištní rozdíly mapo-



Obr. 193. Stupeň narušení krajinoekologických podmínek jednotlivých fyto geografických okresů České republiky (kombinace stavu a výhledu — sec. ŠTĚPÁN 1976): 1 — minimální, 2 — mírné, 3 — střední, 4 — silné, 2-3, 3-4 — mezistupně.

vaných ploch, což lze využít pro zpřesnění rajonizace zemědělských plodin, vymezení pěstebních oblastí v krajině, v hodnocení a doplnění sítě chráněných území apod.;

e) je podkladem pro řešení vodo hospodářských problémů (viz 13.3) včetně odvodnění zemědělských pozemků;

f) je podkladem pro rekultivační a asanační návrhy např. pro sídlištní a krajinovou zeleň, ozelenění průmyslových i zemědělských závodů, pro rekultivaci vytěžených ploch a výsypek apod. (obr. 194).

Při využití vegetačních map v územním plánování nutno respektovat vysoký stupeň generalizace podmínek prostředí a uvážlivě převádět obsah mapovacích jednotek do map podrobnějších měřítek. Podrobnější stupeň územně plánovací dokumentace vyžaduje často i upřesnění hranic jednotek, rozšíření legendy jednotek a někdy i nové dílčí detailní vegetační mapování. Konzultace s fyto ceno logem je přitom často nezbytná. Metodiku pro využití vegetačních map při navrhování zeleně v územně plánovací praxi navrhli MÍCHAL et ŠTĚPÁN (1971).

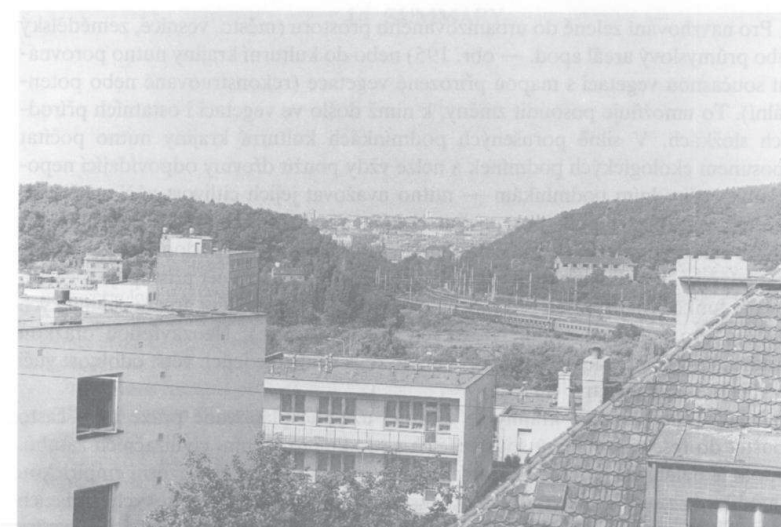
Pro různé účely (územní plánování, ekologii krajiny, epidemiologii, ochranu přírody apod.) je důležité posoudit průběh a současný stav zkulturnění krajiny. Během tohoto vývoje původní nebo přirozené, souvislé lesní fyto ceno zý téměř vymizely a byly nahrazeny náhradními fyto ceno zými, vesměs silně zkulturněnými nebo kulturami. Rámcové schéma vývoje zkulturnění středoevropské krajiny uvádí ELLENBERG (1963). Pro československé podmínky stanovili základní stupně zkulturnění krajiny ROSICKÝ et HEJNÝ (1959, 1960), pro územně plánovací a krajinoekologickou potřebu je upřesnil ŠTĚPÁN (1967). Určující funkcí v třídění stupňů zkulturnění krajiny mají rostlinná společenstva.

Významným problémem krajinně ekologickým a tudíž i územně plánovacím je rekultivace ploch devastovaných těžební a průmyslovou činností. Návrhy rekultivace nutno konfrontovat s výsledky studia sukcese a s detailním průzkumem stanovištních podmínek (bližší viz např. ŠTĚPÁN 1970, ŠINDELÁŘOVÁ et ŠTĚPÁN 1978, ŠTÝS et al. 1981). S podobnými problémy se lze setkat na nezpevněných skládkách, pro jejichž umělé osídlování navrhuje HEJNÝ (1971) využít po experimentálním prověření některé rody (např. *Chenopodium* a *Atriplex*).

V souvislosti s územním plánováním se naráží na problematiku státní ochrany přírody, která se z největší části týká ochrany vegetačního krytu a zachování genofondu flóry (ale i fauny) — zbytků přirozených ekosystémů, nalezišť chráněných a vzácných druhů apod. Podstatná část dosavadní sítě chráněných území vznikla nesystematicky hlavně na základě floristiky. Teprve v posledních desetiletích byla položena otázka reprezentativnosti této sítě vzhledem ke stále se zhoršujícím životním podmínkám a ohrožení rostlinných (i živočišných) druhů a společenstev lidskou činností. Záměrem je zachovat ukázky nejdůležitějších společenstev u nás zastoupených a pro tento účel se stává významným fyto ceno logickým podkladem systematický přehled rostlinných společenstev s údaji o stupni jejich ohrožení (MORAVEC et al. 1983).



Obr. 194. Výsypka lomu J. Fučík u Duchcova před (nahore) a po rekultivaci (dole) (foto S. Štýs).



Obr. 195. Polopřirozená zeleň v městských aglomeracích (nahore) zlepšuje životní prostředí a umožňuje rekreaci obyvatel těžko dosažitelnou v hustě zastavěných čtvrtích (dole) (foto J. Moravec).

Pro navrhování zeleně do urbanizovaného prostoru (město, vesnice, zemědělský nebo průmyslový areál apod. — obr. 195) nebo do kulturní krajiny nutno porovnávat současnou vegetaci s mapou přirozené vegetace (rekonstruované nebo potenciální). To umožňuje posoudit změny, k nimž došlo ve vegetaci i ostatních přírodních složkách. V silně porušených podmínkách kulturní krajiny nutno počítat s posunem ekologických podmínek a nelze vždy použít dřeviny odpovídající neporušeným přírodním podmínkám — nutno uvažovat jejich citlivost vůči znečištění ovzduší, eutrofizaci půd, posypovým látkám apod. Volbu dřevin ovlivňuje též funkce založené zeleně. K tradičním funkcím (krajinotvorné, půdoochranné, vodohospodářské, bioklimatické, hygienické, rekreační, produkční) přistupují specializované funkce (např. zeleň pro plochy parkovišť, pro ozelenění areálu chemických závodů, pro zpevnění svahů lyžařských sjezdovek atd.). Neuzavřenou otázkou zůstává použití introdukovaných dřevin, které si vynucuje jejich větší odolnost vůči škodlivým vlivům, např. imisím.

Aplikovaná ekologie krajiny se v rámci územně plánované praxe musí často pouštět do řešení problémů souvisejících s předimenzováním civilizačních zásahů. Přitom je naléhavostí úkolů i časovými limity nucena použít provizorní empirickou metodiku, nejsou-li postupy řešení dosud propracovány. V takových situacích stoupá hodnota každého seriózního botanického podkladu, a to jak komplexního (jakým jsou např. vegetační mapy, mapy lesnicko-typologické či biogeografické), tak i jen dílčího (např. floristických a fytogeografických map).

Phytocoenology is a term used mainly on the European continent for vegetation science; it is synonymous with the terms geobotany (sensu stricto) or phytosociology. This textbook treats vegetation science in the Central European tradition, but it also considers approaches developed in other parts of the world.

The general character of phytocoenology and its position within the biological sciences are outlined in the Introduction (Chapter 1). Chapter 2 describes the history of vegetation science in different countries.

Chapter 3 deals with general concepts and terms of phytocoenology. The plant community or phytocoenosis is defined as a relatively homogeneous and stable area of vegetation forming a functional entity with its environment; it is the autotrophic subsystem of a biocoenosis. Phytocoenoses arise from the natural colonisation and development of plants on a site and from the interactions of these plants both with the environment and with one another. The whole biocoenosis and its environment form an ecosystem — a functional entity of a higher order. Ecosystems within a landscape constitute a still higher-ranking biospheric system — the synecosystem.

Chapter 4 describes the composition and structure of plant communities. It starts with plant species, their populations, life and growth forms, ecological types and strategies. The species richness and diversity, as well as the qualitative and quantitative composition of plant communities, are discussed. The structure of phytocoenoses consists of their vertical stratification and horizontal pattern. Both the composition and structure of phytocoenoses show spatial and temporal dynamics, brought about partly by environmental fluctuations and partly by rejuvenation cycles of plant populations. In more complicated phytocoenoses, the complementary environmental requirements of different plant populations contribute to the formation of ecologically and structurally differentiated subsystems called synusiae. Boundaries between plant communities are treated as transition zones called ecotones.

Chapter 5 deals with vegetation analysis, especially with the sampling and description of plant communities in the field. The selection, distribution and size of sample plots within the vegetation of a territory are discussed. A specimen vegetation relevé is presented. The estimation and recording of different parameters characterising plant communities (e. g., vertical structure, horizontal pattern, species composition, density, abundance, frequency, dominance and biomass of constituent species) is described. Methods for analysing plant-community boundaries close this chapter.

Chapter 6 is devoted to syntaxonomy. It starts with the principles and objectives of syntaxonomy. The logical basis of the delimitation of vegetation units (syntaxa) and of their hierarchical system is outlined. Ordination and classification are considered to be complementary procedures which can be applied successively or differentially for different purposes in the study of vegetation. The individualistic behaviour of species does not exclude the formation of coenological groups of species showing correlated occurrence which form a basis for the classification of plant communities. The second part of the chapter gives more details on different approaches and schools in syntaxonomy.

The author (J. M.) thanks A. H. Fitter, M. Kovanda and J. Květ for linguistic revision.

Chapter 7 treats the techniques of vegetation synthesis. The tabular processing of vegetation relevés is described first, including the application of simple numerical procedures, followed by a description of the principal procedures of numerical classification and ordination, and a brief discussion of phytocoenological nomenclature.

Chapter 8 — synecology — is the longest. After a general introduction on ecological factors, the individual factors (i. e., climatic, edaphic, hydric and anthropo-zoogenic ones) and their significance for plant communities are discussed.

Chapter 9 describes the role of phytocoenoses and their components in ecosystems, being focussed especially on the radiation and heat balance of vegetation, on the utilisation of photosynthetically active radiation for primary production and on the participation of vegetation in biogeochemical cycles.

Chapter 10 — syndynamics — deals with temporal changes in plant communities, resulting in their replacement — intercommunity dynamics. Successive changes of plant communities are classified into cyclic and directional ones. Directional changes are divided into exogenous, caused by spontaneous changes of external factors, also called allogenic succession, and endogenous changes, caused by the impact of plant communities upon the environment: this is autogenic succession or succession sensu stricto. Primary succession is treated as an ecosystem process which is linked to soil development. Secondary succession represents the regeneration of vegetation on sites where it was changed or destroyed. The polyclimax theory is considered to be more adequate in territories of complex geology and morphology and is compatible with a more detailed syntaxonomy. Methods of syndynamical studies are briefly described and a concise outline is given of the history of vegetation in Czechoslovakia during the late Pleistocene and Holocene.

Chapter 11 is devoted to chorological phenomena in vegetation (synchorology) and to the role of plant communities in the landscape. The main latitudinal vegetation zones of the Earth and altitudinal belts of the northern temperate zone are described.

Chapter 12 deals with vegetation mapping. Different types of vegetation (or geobotanical) maps are distinguished, such as maps of the real (actual) vegetation, and different kinds of maps of the natural vegetation. The transformation of vegetation maps into derived maps, e. g., maps of soil moisture, soil fertility and biomass production, is described. Methods of vegetation mapping are outlined including the establishment of the mapping units.

Chapter 13 gives examples of the application of the methods and results of phytocoenological research to applied research and practice. The widest application can be found in forestry, especially in the forest typology. Applications to agriculture also have a long tradition, starting with investigations of meadows and pastures at the end of the last century. The interest of water managers in phytocoenological information (primarily in vegetation maps) is more recent, and the current deterioration of vegetation by industrial emissions poses urgent tasks for applied phytocoenology. A much longer tradition exists in the fruitful cooperation of phytocoenology with land-use planning and town-planning.

Citace literatury jsou upraveny podle směrnice Československé botanické společnosti („Bibliografické citace a zkratky“ — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, append. 1978/1). Výjimku tvoří tyto bibliografické zkratky: ČSVTS = Československá vědecko-technická společnost, ETH = Eidg. technische Hochschule, IVV = Internationale Vereinigung für Vegetationskunde, SIGMA = Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine. V textu jsou stránky uváděny pouze u těch citací, kde je to žádoucí pro lepší orientaci čtenářů v literatuře.

- ABRAHAMSEN G., BJØR K., HORNTVEDT R. et TVEITE B. (1976): Effect of acid precipitation on coniferous forest. — In: BRAEKKE F. H. [red.], Impact of acid precipitation on forest and fresh water ecosystems in Norway, Res. Rep. SNSF Project, Oslo, 6: 37—63.
- A. G. T. (TANSLEY A. G.) (1922): The new Zürich-Montpellier school. — J. Ecol., Cambridge, 10: 241—248.
- ALBLOVÁ B. (1970): Die Wald- und Baumgrenze im Gebirge Hrubý Jeseník (Hohes Gesenke), Tschechoslowakei. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 5: 1—42.
- ALEKSANDROVA V. D. (1973): Russian approaches to classification. — In: WHITTAKER R. H. [red.], Ordination and classification of communities, Handb. Veget. Sci. 5: 493—527, The Hague.
- ALECHIN W. W. (ALECHIN 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.
- ALECHIN V. V. (1935): Osnovnyje ponjatija i osnovnyje jedinicy v fitocenologii. — Sov. Bot., Moskva et Leningrad, 1935/5: 21—34.
- (1936): Rastitelnost SSSR v jeho osnovnyh zonach — In: VALTER G. et ALECHIN V. V., Osnovy botaničeskoj geografii p. 306—680, Moskva et Leningrad.
- (1951): Rastitelnost SSSR v osnovnyh zonach. ed. 2. — Moskva.
- ANDREYEV V. N. (1977): Reindeer pastures in the subarctic territories of the U.S.S.R. — In: KRAUSE W. [red.], Application of vegetation science to grassland husbandry, Handb. Veget. Sci. 13: 149—159, The Hague.
- Anonymus (Prodromuskomitee) (1933): Prodromus der Pflanzengesellschaften. Introduction. — Commun. SIGMA, Montpellier, 22.
- Anonymus (1984): Využití chráněných území k monitorování změn životního prostředí. — ČSVTS Praha.
- BACHTHALER G. (1969): Entwicklung der Unkrautflora in Deutschland in Abhängigkeit von den veränderten Kulturmethoden. — Angew. Bot., Berlin, 43: 59—69.
- BALÁTOVÁ-TULAČKOVÁ E. (1955): O využití Ellenbergovy metody k ekologickému hodnocení lučních a pastevních stanovišť. — Přírod. Sborn. Ostrav. Kraje, Opava, 33: 513—517.
- (1957): Luční společenstva ve vztahu k půdní vlhkosti. — Sborn. Čs. Akad. Zeměd. Věd — Rostl. Výroba, Praha, 3: 529—557.
- (1966): Synökologische Charakteristik der südmährischen Überschwemmungswiesen. — Rozpr. Čs. Akad. Věd, Praha, ser. math.-natur., 76/1: 1—41.

- (1968): Grundwasserganglinien und Wiesengesellschaften. — Přírod. Pr. Úst. ČSAV Brno, Praha, 2.
- (1983): Feuchtwiesen des Landschaftsschutzgebietes Jizerské hory. I. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 18: 113—136.
- BALÁTOVÁ-TULÁČKOVÁ E. et KRAUSE W. (1977): Der Beitrag der Vegetationskunde zur Regulierung des Wasserhaushaltes im Grünland. — In: KRAUSE W. [red.], Application of vegetation science to grassland husbandry, Handb. Veget. Sci. 13: 149—159, The Hague.
- BARKMAN J. J. (1970): Enige nieuwe aspecten inzake het probleem van synusiae en microgezelschappen. — Medel. Landbouwhogeschool Wageningen, 5: 85—116.
- (1973): Synusial approaches to classification. — In: WHITTAKER R. H. [red.], Ordination and classification of communities, Handb. Veget. Sci. 5: 435—491, The Hague.
- BARKMAN J. J., DOING H., VAN LEUVEN C. G. et WESTHOFF V. (1958): Enige opmerkingen over de terminologie in de vegetatiekunde. — Coor. Bl. Rijksherbar., 8: 87—93.
- BARKMAN J. J., MORAVEC J. et RAUSCHERT S. (1976): Code of phytosociological nomenclature. Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur. Code de nomenclature phytosociologique. — Vegetatio, The Hague, 32: 131—185.
- (1978): Kód fytoecenologické nomenklatury. — Preslia, Praha, 50: 65—91.
- (1986): Code of phytosociological nomenclature. Code der pflanzensoziologischen Nomenklatur. Code de nomenclature phytosociologique. ed. 2. — Vegetatio, Dordrecht, 67: 145—195.
- (1988): Kód fytoecenologické nomenklatury. ed. 2. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, suppl. 1988/1.
- BEARD J. S. (1955): The classification of tropical American vegetation-types. — Ecology, Durham, N. C., 36: 89—100.
- BELE J. (1975): Význam evapotranspirace pro pěstování smrkových porostů v různých vegetačních stupních. — Lesn. Pr., Praha, 54: 312—316.
- (1980): Změny hydrické účinnosti lesních porostů v Krušných horách. — In: Soubory opatření ke snížení vlivu imisí na lesní hospodářství, Ústí nad Labem.
- BENNINGHOFF W. S. et SOUTHWORTH W. C. (1964): Ordering of tabular arrays of phytosociological data by digital computer. — In: Tenth Int. Bot. Congr., Abstr. of Papers, p. 331—332, Edinburgh.
- BERANOVÁ M. (1980): Zemědělství starých Slovanů. — Praha.
- BERKA K. (1958): Teorie tříd. — In: ZICH O. et al., Moderní logika, p. 93—127, Praha.
- BITTERLICH W. (1948): Die Winkelzählprobe. — Allg. Forst- u. Holzwirtschaft. Ztg., Wien, 59: 4—5.
- BLÁŽKOVÁ D. (1973): Pflanzensoziologische Studie über die Wiesen der Südböhmischen Becken. — Studie ČSAV, Praha, 1973/10: 1—170.
- BOHN U. (1981): Vegetationskarte der Bundesrepublik Deutschland 1 : 200 000 — Potentielle natürliche Vegetation. Blatt CC 5518 Fulda. — Schr.-Reihe Vegetationsk., Bonn — Bad Godesberg, 15: 1—330.
- BONNEAU M. et SOUCHIER B. (1979): Constituants et propriétés du sol. — In: DUCHAUFOR Ph. et SOUCHIER B. [red.], Pédologie 2, Paris etc.
- BORTEL J. (1980): Hodnotenie antropoklimatickej funkcie lesa prostredníctvom ekvivalentnej teploty. — In: Les v životnom prostredí človeka, p. 117—128, Zvolen et Praha.
- BRÄKENHJELM S. (1979): Plant community changes as criteria of environmental changes. — In: HYTEBORN H. [red.], The use of ecological variables in environmental monitoring, Naturvårdsverket-Rapp., Stockholm, 1151: 73—80.
- BRAUN J. (1913): Die Vegetationsverhältnisse der Schneestufe in den Rätisch-Lepontischen Alpen. — Denkschr. Schweiz. Naturf. Ges., Zürich, 48: 1—347.
- (1915): Les Cévennes méridionales (Massif de l'Aigoual). Etude phytogéographique. — Arch. Sci. Phys. Nat., Genève, 48.
- BRAUN-BLANQUET J. (1921): Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage. — Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Ges., St. Gallen, 57: 305—351.
- (1925): Zur Wertung der Gesellschaftstreue in der Pflanzensoziologie. — Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, 70: 122—149.

- (1928, 1951, 1964): Pflanzensoziologie. ed. 1. — Berlin. ed. 2. — Wien, ed. 3. — Wien et New York.
- BRAUN-BLANQUET J. [red.] et al. (1933—1940): Prodrome des groupements végétaux. (Prodromus der Pflanzengesellschaften). 1—7. — Montpellier.
- BRAUN-BLANQUET J. et JENNY H. (1926): Vegetations-Entwicklung und Bodenbildung in der alpinen Stufe der Zentralalpen. — Denkschr. Schweiz. Naturforsch. Ges., Zürich, 63/2: 1—7 et 181—349.
- BRAUN-BLANQUET J. et MOOR M. (1938): Prodromus der Pflanzengesellschaften. 5. Verband des *Bromion erecti*. — Montpellier.
- BRAUN-BLANQUET J., PALLMANN H. et BACH R. (1954): Pflanzensoziologische und bodenkundliche Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark und seinen Nachbargebieten. II. Vegetation und Böden der Wald- und Zwergstrauchgesellschaften (*Vaccinio-Piceetalia*). — Ergebn. Wiss. Unters. Schweiz. Nationalparks, Aarau, no. 4 (ser. n.): 1—200.
- BRAUN-BLANQUET J. et PAVILLARD J. (1922, 1925, 1928): Vocabulaire de sociologie végétale. ed. 1—3. — Montpellier.
- BROCKMANN-JEROSCH H. (1907): Die Pflanzengesellschaften der Schweizer Alpen. I. Die Flora des Puschlav (Bezirk Bernina, Kanton Graubünden) und ihre Pflanzengesellschaften. — Leipzig.
- BROCKMANN-JEROSCH H. et RÜBEL E. (1912): Die Einteilung der Pflanzengesellschaften nach ökologisch-physiognomischen Gesichtspunkten. — Leipzig.
- BROWN J.-L. (1981): Les forêts du Témiscamingue, Québec. Écologie et photo-interprétation. — Études Écol., Québec, 5: 1—447.
- BRUN-HOOL J. (1966): Ackerunkraut-Fragmentgesellschaften. — In: TUXEN R. [red.], Anthropogene Vegetation, Ber. Int. Symp. IVV, p. 38—50, Den Haag.
- BUCHLI M. (1936): Oekologie der Ackerunkräuter der Nordostschweiz. — Bern.
- BUREŠ L. (1970): Vznik a vývoj biologického plánování krajiny v Čechách. — Acta Ecol. Natur. Region, Praha, 1—2: 47—50.
- BURNETT J. H. [red.] (1964): The vegetation of Scotland. — Edinburgh et London.
- BURRICHTER E. (1964): Wesen und Grundlagen der Pflanzengesellschaften. — Abh. Landesmus. Naturk. Münster Westfalen, 26/3: 1—16.
- BYKOV B. A. (1957): Geobotanika. ed. 2. — Alma-Ata.
- (1967): Geobotaničeskaja terminologia. — Alma-Ata.
- (1970): Vvedenije v fitocenologiju. — Alma-Ata.
- CAJANDER A. K. (1905): Die Alluvionen des unteren Lena-Thales. — Acta Soc. Sci. Fenn., Helsingfors, 32/1 (1903): 1—182.
- (1909): Über Waldtypen. — Acta Forest. Fenn., Helsingfors, 1: 1—175.
- ČESKA A. (1966): Estimation of the mean floristic similarity between and within sets of vegetational relevés. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 1: 93—100.
- (1968): Application of association coefficients for estimating the mean similarity between sets of vegetational relevés. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 3: 57—64.
- ČESKA A. et ROEMER H. (1971): A computer program for identifying species-relevé groups in vegetation studies. — Vegetatio, The Hague, 23: 255—277.
- CHAMPION H. G. (1933): A preliminary survey of the forest types of India and Burma. — Indian Forest. Res. 1: 1—286.
- CHIPP T. F. (1927): The Gold Coast forest. — Oxford.
- CHRIST H. (1879): Das Pflanzenleben der Schweiz. — Zürich.
- CLEMENTS F. E. (1904): The development and structure of vegetation. Studies in the vegetation of the state, III. — Bot. Surv. Nebraska, Lincoln, Neb., 7: 1—175.
- (1905): Research methods in ecology. — Lincoln.
- (1907): Plant physiology and ecology. — London.
- (1916a): Plant succession. An analysis of the development of vegetation. — In: Carnegie Inst. of Washington, Publ. 242.

- (1916b): Development and structure of the biome. — Ecol. Soc. Abstr. [cit. ex CLEMENTS F. E. (1936)].
- (1936): Nature and structure of the climax. — J. Ecol., Cambridge, 24: 252—284.
- CLIFFORD H. T. et STEPHENSON W. (1975): An introduction to numerical classification. — New York etc.
- CONNELL J. H. et SLATYER R. O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. — Amer. Natur., Chicago, 111: 1119—1144.
- COOPER W. S. (1913): The climax forest of Isle Royale, Lake Superior, and its development. — Bot. Gaz., Chicago, 55: 1—235.
- COTTAM G. et CURTIS J. T. (1949): A method for making rapid surveys of woodlands by means of pairs of randomly selected trees. — Ecology, Durham, N. C., 30: 101—104.
- (1956): The use of distance measures in phytosociological sampling. — Ecology, Durham, N. C., 37: 451—460.
- COWLES H. C. (1899): The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan. 1. Geographical relations of the dune floras. — Bot. Gaz., Chicago, 27: 95—117, 169—202, 281—308 et 361—391.
- (1901): The physiographic ecology of Chicago and vicinity; a study of the origin, development, and classification of plant societies. — Bot. Gaz., Chicago, 31: 73—108 et 145—182.
- (1911): The causes of vegetative cycles. — Bot. Gaz., Chicago, 51: 161—183.
- CURTIS J. T. (1955): A prairie continuum in Wisconsin. — Ecology, Durham, N. C., 36: 558—566.
- (1959): The vegetation of Wisconsin. — Madison.
- CURTIS J. T. et MCINTOSH R. P. (1951): An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. — Ecology, Durham, N. C., 32: 476—496.
- DAGNELIE P. (1962): La distribution des fréquences des espèces. — In: CALLEJA M., DAGNELIE P. et GOUNOT M., Etude statistique d'une pelouse à *Brachypodium ramosum*. 4, Bull. Serv. Carte Phytogéogr., ser. B, Carte Groupem. Vég., Paris, 7: 99—109.
- DAHL E. (1960): Some measures of uniformity in vegetation analysis. — Ecology, Durham, N. C., 41: 805—808.
- DAHL E. et HADAČ E. (1941): Strandgesellschaften der Insel Ostøy im Oslofjord. — Nytt Mag. Naturvidensk., Oslo, 82: 251—312.
- (1949): Homogeneity of plant communities. — Stud. Bot. Čechoslov., Praha, 10: 159—176.
- DANSEREAU P. (1951): Description and recording of vegetation upon a structural basis. — Ecology, Durham, N. C., 32: 172—229.
- (1957): Biogeography: An ecological perspective. — New York.
- DEMEK J., QUITT E. et RAUŠER J. (1976): Úvod do obecné fyzické geografie. — Praha.
- DE RAHM P. (1970): L'azote dans quelques forêts, savanes et terrains de culture d'Afrique tropicale humide (Côte-d'Ivoire). — Veröff. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich, 45: 1—124.
- DEYL M. (1940): Plants, soil and climate of Pop Ivan. — Praha.
- (1954): Úkoly geobotanického mapování v lesnickém a zemědělském plánování. — Preslia, Praha, 26: 225—238.
- (1956): Plevelé polí a zahrad. — Praha.
- DIERSCHKE H. (1981): Zur syntaxonomischen Bewertung schwach gekennzeichnete Pflanzengesellschaften. — In: DIERSCHKE H. [red.], Syntaxonomie, Ber. Int. Symp. IVV, p. 109—117, Vaduz.
- DIERSSEN B. et DIERSSEN K. (1984): Vegetation und Flora der Schwarzwaldmoore. — Beih. Veröff. Naturschutz Landsch.-Pflege Baden-Württemberg, Karlsruhe, 39: 1—512.
- DIETL W. (1977): Vegetationskunde als Grundlage der Verbesserung des Grasslandes in den Alpen. — In: KRAUSE W. [red.], Application of vegetation science to grassland husbandry, Handb. Veget. Sci. 13: 149—159, The Hague.
- DOING H. (1972): Proposals for an objectivation of phytosociological methods. — In: MAAREL E. VAN DER et TUXEN R. [red.], Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie, Ber. Int. Symp. IVV, p. 59—73, Den Haag.
- DOMIN K. (1903): Brdy. Studie fytogeografická. — Sborn. Čes. Společ. Zeměvěd., Praha, 9: 129—140.
- (1917): Květena Čech se zvláštním zřením k útvarům rostlinným, vztahům rostlin k půdě a podnebí a k dějinám jejího výzkumu. Část 2. — Za Vzděláním 89: 45—138.
- (1923a): Problémy a metody rostlinné sociologie a jejich použití pro výzkum lučních a pastvinných porostů republiky Československé. — In: Publ. Minist. Zeměd., no. 39, Praha.
- (1923b): Is the evolution of the Earth's vegetation tending towards a small number of climatic formations? — Acta Bot. Bohem., Praha, 2: 54—60.
- (1931): Československé bučiny. Studie geobotanická. — Sborn. Vězk. Úst. Zeměd. RČS, 70, Praha.
- DORNO C. (1919): Physik der Sonnen- und Himmelstrahlung. — Wissenschaft, Braunschweig, 63.
- DOSTAL J. (1982): Seznam cévnatých rostlin květeny československé. — Praha.
- DRUDE O. (1890): Handbuch der Pflanzengeographie. — Stuttgart.
- DRURY W. H. et NISBET I. C. T. (1973): Succession. — J. Arnold Arbor., Boston, Mass., 54: 331—368.
- DUCHAUFOR Ph. (1983): Pédologie. 1. Pédogenèse et classification. ed. 2. — Paris.
- DUCHAUFOR Ph. et al. (1976): Atlas écologique des sols du monde. — Paris etc.
- DUNN G. et EVERITT B. S. (1982): An introduction to mathematical taxonomy. — Cambridge etc.
- DU RIETZ G. E. (1921): Zur methodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — Wien.
- (1929): The fundamental units of vegetation. — In: Proc. 4th Int. Bot. Congr. Ithaca 1926, 1: 623—627, New York.
- (1930): Vegetationsforschung auf sozitionsanalytischer Grundlage. — In: ABDERHALDEN E. [red.], Handb. Biol. Arbeitsmeth., sect. 11, pars 5/2: 293—480, Berlin et Wien 1932 [separ. 1930].
- (1936): Classification and nomenclature of vegetation units 1930—1935. — Svensk Bot. Tidskr., Stockholm, 30: 580—589.
- (1957): Vegetation analysis in relation to homogeneity and size of sample areas. — 8. Congr. Int. Bot., Paris 1954, C. R. et Commun. lors Congr., sect. 7—8: 24—40.
- DU RIETZ G. E., FRIES T. C. E., OSVALD H. et TENGWALL T. Å. (1920): Gesetze der Konstitution natürlicher Pflanzengesellschaften. — Vetensk. Prakt. Undersökningar Lappland, Flora och Fauna, Uppsala et Stockholm, 7: 1—47.
- DUVIGNEAUD P. (1946): La variabilité des associations végétales. — Bull. Soc. Roy. Bot. Belg., Bruxelles, 78: 107—134.
- (1974, 1980): La synthèse écologique. ed. 1. et 2. — Paris.
- (1988): Ekologická syntéza. — Praha.
- DYKJOVÁ D. (1971): Production, vertical structure and light profiles in littoral stands of reed-bed species. — Hydrobiologia, București, 12: 361—376.
- (1983): Vazba hlavních živin a mikroelementů v travinných porostech Mokrých Luk. — In: JENÍK J. et KVĚT J. [red.], Studie zaplavovaných ekosystémů u Třeboně, Studie ČSAV, Praha, 1983/4: 112—117.
- DYKJOVÁ D. et KVĚT J. (1982): Mineral nutrient economy in wetlands of the Třeboň Basin Biosphere Reserve, Czechoslovakia. — In: GOPAL B. et al. [red.], Wetlands: Ecology and management, p. 335—355, Jaipur.
- DŽATKO M. (1972): Synökologische Charakteristik der Waldgesellschaften im nördlichen Teil des Donauflachlandes. — Biol. Pr., Bratislava, 18/44: 1—98.
- ELLENBERG H. (1950): Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. 1. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. — Stuttgart.
- (1952a): Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. 2. Wiesen und Weiden und ihre standörtliche Bewertung. — Stuttgart et Ludwigsbürg.
- (1952b): Auswirkungen der Grundwassersenkung auf die Wiesengesellschaften am Seitenkanal westlich Braunschweig. — Angew. Pflanzensoziol., Stolzenau/Weser, 6: 1—47.
- (1953): Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., Berlin, 65: 350—361.
- (1954): Über einige Fortschritte der kausalen Vegetationskunde. — Vegetatio, Den Haag, 5—6: 199—211.

- (1956): Grundlagen der Vegetationsgliederung. I. Aufgaben und Methoden der Vegetationskunde. — In: WALTER H., Einführung in die Phytologie 4/1, Stuttgart.
- (1963): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in kausaler, dynamischer und historischer Sicht. — In: WALTER H., Einführung in die Phytologie 4/2, Stuttgart.
- (1974): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. — Scr. Geobot., Göttingen, 9: 1—97.
- (1978, 1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. ed. 2. et 3. — Stuttgart.
- (1979): Zeigerwerte der Gefäßpflanzen Mitteleuropas. 2. verbesserte Auflage. — Scr. Geobot., Göttingen, 9/2, 1—122.
- ELLENBERG H. [red.] (1973): Ökosystemforschung. — Berlin etc.
- ELLENBERG H., MAYER R. et SCHAUERMAN J. [red.] (1986): Ökosystemforschung — Ergebnisse des Sollingsprojekts 1966—1986. — Stuttgart.
- ELLENBERG H. et MUELLER-DOMBOIS D. (1967): Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations of the earth. — Ber. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich, 37: 21—55.
- ELLENBERG H. et SNOY M. L. (1957): Physiologisches und ökologisches Verhalten von Ackerunkräutern gegenüber der Bodenfeuchtigkeit. — Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 11: 47—87.
- ELTON C. (1927): Animal ecology. — London.
- ERNST W. (1974): Schwermetallvegetation der Erde. — Stuttgart.
- ETHERINGTON J. R. (1975): Environment and plant ecology. — London.
- FALINSKI J. B. (1962): Variabilité saisonnière des frontières des phytocénoses. — Acta Soc. Bot. Polon., Warszawa, 31: 239—263.
- FIRBAS F. (1949): Spät- und nacheiszeitliche Waldgeschichte Mitteleuropas nördlich der Alpen. 1. — Jena.
- 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.
- FLAHAULT C. et SCHRÖTER C. (1910): Phytogeographische Nomenklatur. Berichte und Anträge. — In: 3. Congr. Int. Bot. Bruxelles 14—22 Mai 1910, Zürich.
- FLINTROP F. (1984): Die Aussagekraft von Stetigkeitsangaben. — Tuexenia, Göttingen, 4: 293—295.
- FONCIN M. (1961): Représentation de la végétation sur les cartes anciennes. — In: GAUSSEN H. [red.], Méthodes de la cartographie de la végétation, p. 147—155, Paris.
- FORMAN R. T. T. et GODRON M. (1986): Landscape ecology. — New York etc.
- FRESCO L. F. M. (1972): Eine direkte quantitative Analyse von Vegetationsgrenzen und -gradienten. — In: MAAREL E. VAN DER et TUXEN R. [red.], Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie, Ber. Int. Symp. IVV, p. 99—111, Den Haag.
- FREY T. E. A. (1973): The finnish school and forest site-types. — In: WHITTAKER R. H. [red.], Ordination and classification of communities, Handb. Veget. Sci. 5: 403—433, The Hague.
- FRIEDERICH K. (1927): Grundsätzliches über die Lebensseinheiten höherer Ordnung und den ökologischen Einheitsfaktor. — Naturwiss., 15: 153—157 et 182—186.
- FRIES T. C. E. (1913): Botanische Untersuchungen im nördlichsten Schweden: Ein Beitrag zur Kenntnis der alpinen und subalpinen Vegetation in Torne Lappmark. — Vetensk. Prakt. Unders. Lappl., Flora och Fauna, Uppsala et Stockholm, 2: 1—361.
- FURRER E. (1922): Begriff und System der Pflanzensukzession. — Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich, 67: 132—156.
- FUTÁK J. (1943): Kremnické hory. — Turč. Sv. Martin.
- (1947): Xerothermná vegetácia skupiny Kňažného Stola (západné Slovensko). — Trnava.
- GALIANO E. F. (1982): Pattern detection in plant populations through the analysis of plant-to-all-plants distances. — Vegetatio, The Hague, 49: 39—43.
- GAMS H. (1918): Prinzipienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. — Vierteljahrsschr. Naturforsch. Ges. Zürich, 63: 293—493.
- (1941): Über neue Beiträge zur Vegetationssystematik unter besonderer Berücksichtigung des floristischen Systems von Braun-Blanquet. — Bot. Arch., Leipzig, 42: 201—238.
- GAUCH H. G. (1982): Catalog of the Cornell ecology program series. — Ithaca.
- GAUCH H. G. et WENTWORTH T. R. (1976): Canonical correlation analysis as an ordination technique. — Vegetatio, The Hague, 33: 17—22.
- GAUCH H. G., WHITTAKER R. H. et SINGER S. B. (1981): A comparative study of nonmetric ordinations. — J. Ecol., Oxford etc., 69: 135—152.
- GAUSSEN H. (1936): Signes conventionnels pour le travail sur le terrain. — Paris.
- (1945): Tapis végétal de la France. — In: Atlas de France, plates 30—33, Paris.
- (1948): Carte de la végétation de la France, feuille Perpignan. — Toulouse.
- (1949): Projets pour diverses cartes de monde à 1:1 000 000: la carte écologique de tapis végétal. — Ann. Agron., Paris, 19.
- (1954): Théories et classification des climats et microclimats. — In: 8. Congr. Int. Bot. Paris 1954, Rap. et Commun. avant Congr., sect. 7 et 8: 125—130.
- GAUSSEN H. [red.] (1961): Méthodes de la cartographie de la végétation. — In: 97. Int. Colloque, Toulouse 1960, Paris.
- GEDROJC K. K. (1925): Počevnyj pogloščajuščij kompleks. — Leningrad.
- GEIGER R. (1961): Das Klima der bodennahen Luftschicht. ed. 4. — Braunschweig.
- GEISSNER F. (1955): Hydrobotanik. 1. — Berlin.
- GLAHN H. von (1965): Der Begriff des Vegetationstyps im Rahmen eines allgemeinen naturwissenschaftlichen Typenbegriffes. — Ber. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich, 36: 14—27.
- GLEASON H. A. (1917): The structure and development of the plant association. — Bull. Torrey Bot. Club, Lancaster, 44: 463—481.
- (1920): Some application of the quadrat method. — Bull. Torrey Bot. Club, Lancaster, 47: 21—33.
- (1922): On the relation between species and area. — Ecology, Brooklyn, N. Y., 3: 158—162.
- (1926): The individualistic concept of the plant association. — Bull. Torrey Bot. Club, Lancaster, 53: 7—26.
- GOODALL D. W. (1952): Some considerations in the use of point quadrats for the analysis of vegetation. — Austral. J. Sci. Res., Melbourne, ser. B, 5: 1—41.
- (1953): Point quadrat methods for the analysis of vegetation. — Austral. J. Bot., Melbourne, 1: 457—461.
- (1954): Objective methods for the classification of vegetation. III. An essay in the use of factor analysis. — Austral. J. Bot., Melbourne, 2: 304—324.
- (1978): Sample similarity and species correlation. — In: WHITTAKER R. H. [red.], Ordination of plant communities, The Hague et Boston, p. 99—109.
- GORYŠINA T. K. (1979): Ekologija rastenij. — Moskva.
- GRADMANN R. (1933): Die Steppenheitheorie. — Geogr. Z., Leipzig et Berlin, 39/5: 265—278.
- GREIG-SMITH P. (1957, 1964, 1983): Quantitative plant ecology. ed. 1. et 2. — London, ed. 3. — Oxford.
- GRIME J. P. (1979): Plant strategies and vegetation processes. — London.
- GRISEBACH A. (1838): Ueber den Einfluss des Klimas auf die Begränzung der natürlichen Floren. — Linnaea, Halle a. d. S., 12: 159—200.
- (1872): Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung. Ein Abriss der vergleichenden Pflanzengeographie. — Leipzig.
- GRUBB P. J. (1977): The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. — Biol. Rev., Cambridge, 52: 107—145.
- GUINOCHE M. (1954): Sur les fondements statistiques de la phytosociologie et quelques-unes de leurs conséquences. — Veröff. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich, 29: 41—67.
- (1955): Logique et dynamique du peuplement végétal. — Paris.
- HADAČ E. (1982): Krajina a lidé. Úvod do krajinné ekologie. — Praha.
- (1986): Is it possible to give a third dimension to climatographs? — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 21: 329—330.

- HADAČ E. et al. (1969): Die Pflanzengesellschaften des Tales „Dolina Siedmich prameňov“ in der Belae Tatra. — In: Vegetácia ČSSR, ser. B, 2, Bratislava.
- HADAČ E. et SOFRON J. (1980): Notes on syntaxonomy of cultural forest communities. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 15: 245—258.
- HAEUPLER H. (1982): Evenness als Ausdruck der Vielfalt in der Vegetation. — In: Dissert. Bot., 65, Vaduz.
- HALLER A. von (1768): Historia stirpium indigenarum Helvetiae inchoata. — Goettingae.
- HAMMEN TH., WUMSTRA T. A. et ZAGWIJN W. H. (1971): The floral record of the late Cenozoic of Europe. — In: TUREKIAN K. K. [red.], The late Cenozoic glacial ages, p. 391—424, New Haven et London.
- HARPER J. L. (1977): Population biology of plants. — London etc.
- HAVINGA A. J. (1972): A palynological investigation in the Pannonian climate region of Lower Austria. — Rev. Paleobot. Palynol., Amsterdam, 14: 319—352.
- HAVRÁNEK T. et ŠTĚPÁN J. (1977): Příklad aplikace diskriminační analýzy na fyziologické měření. — Čs. Fysiol., Praha, 26: 391—404.
- HEGG O. (1965): Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hochgant (Berner Voralpen). — In: Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz, 46, Bern.
- HEJNÝ S. (1957): Ein Beitrag zur ökologischen Gliederung der Makrophyten der tschechoslowakischen Niedrigungsgewässer. — Preslia, Praha, 29: 349—368.
- (1971): Charakteristické znaky vegetace na škvárových a popilkových substrátech v Praze. — Sborn. VTEI, Terplan, Praha, 5: 39—42.
- HEJNÝ S. et NEUHAUSL R. (1962): Perspektiva biologických základů ochrany a budování zdravé krajiny. — In: Program KSSS a naše biologické vědy, p. 84—99, Praha.
- HEMPEL C. G. et OPPENHEIM P. (1936): Der Typusbegriff im Lichte der neuen Logik. — Leiden.
- HENDRYCH R. (1984): Fyto geografie. — Praha.
- HIGGS E. S. et JARMAN M. R. (1972): The origins of animal and plant husbandry. — In: HIGGS E. S. [red.], Papers in economic prehistory, Cambridge.
- HILBIG W., MAHN E. G., SCHUBERT E. et WIEDENROTH E. M. (1962): Die ökologisch-soziologischen Artengruppen der Ackerunkrautvegetation Mitteldeutschlands. — Bot. Jahrb., Stuttgart, 81: 416—449.
- HILITZER A. (1925): Etude sur la végétation épiphyte de la Bohême. — Spisy Přírod. Fak. Karlovy Univ., Praha, no. 41: 1—202.
- (1927): Studie o bučinách v okolí Kdyně. — Věstn. Král. Čes. Společ. Nauk., Praha, cl. math.-natur., 1926/14: 1—55.
- HILL M. O. (1973): Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. — J. Ecol., Oxford etc., 61: 237—249.
- HILL M. O., BUNGE M. O. et SHAW M. W. (1975): Indicator species analysis, a divisive polythetic method of classification, and its application to a survey of native pinewoods in Scotland. — J. Ecol., Oxford etc., 63: 597—613.
- HILL M. O. et GAUCH H. G. (1980): Detrended correspondence analysis: an improved ordination technique. — Vegetatio, The Hague, 42: 47—58.
- HOLUB J., HEJNÝ S., MORAVEC J. et NEUHAUSL R. (1967): Übersicht der höheren Vegetationseinheiten der Tschechoslowakei. — Rozpr. Čs. Akad. Věd, Praha, cl. math.-natur., 77/3: 1—75.
- HOLUB J. et JIRÁSEK V. (1967): Zur Vereinheitlichung der Terminologie in der Phytogeographie. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 2: 69—113.
- HOLZNER W. et NUMATA M. [red.] (1982): Biology and ecology of weeds. — The Hague.
- HORN H. S. (1976): Succession. — In: MAY R. M. [red.], Theoretical ecology, Philadelphia et Toronto.
- HRAŠKO J., NĚMEČEK J., ŠALY R. et ŠURINA B. (1987): Morfogenetický klasifikační systém půd ČSSR. — Bratislava.
- HUECK K. et SEIBERT P. (1972): Vegetationskarte von Südamerika. — Stuttgart.
- HULST R. van (1979): On the dynamics of vegetation: succession in model communities. — Vegetatio, The Hague, 39: 85—96.
- HULT R. (1881): Försök till analytisk behandling af växtformationerna. — Meddel. Soc. Fauna Flora Fenn., Helsingfors, 3: 1—155.
- HUMBOLDT A. von (1806): Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. — Tübingen.
- HUSOVÁ M. (1968): Synökologische Studie der Waldgesellschaften auf Amphibolitgesteinen. — In: Vegetace ČSSR, ser. A, 3, Praha.
- (1969): Sukzession der Waldphytozönosen im Zusammenhang mit der Bodenentwicklung auf Amphiboliten. — In: TÜXEN R. [red.], Experimentelle Pflanzensoziologie, Ber. Int. Symp. IVV, p. 198—205, Den Haag.
- ILVESSALO Y. (1920): Kasvu- ja tuottotaulut Suomen eteläpuoliskon mänty-, kuusi- a koivumetsille. (Ertragstafeln für die Kiefern-, Fichten- und Birkenbestände in der Südhälfte Finnlands.) — Acta Forest. Fenn., Helsingfors, 15: 1—94.
- IVANENKO B. I. (1948): Osnovnye tečenija v lesnoj tipologii. — In: Razvitie russkogo lesovodstva 1, p. 32—111, Moskva et Leningrad.
- IVERSEN J. (1936): Biologische Pflanzentypen als Hilfsmittel in der Vegetationsforschung. — Kopenhagen.
- JACCARD P. (1901): Étude comparative de la distribution florale dans une portion des Alpes et du Jura. — Bull. Soc. Vaud. Sci. Nat., Lausanne, 37: 547—579.
- JAKŠ P. (1984): Planeta Země. — Praha.
- JAKUCS P. (1967): Bemerkungen zur Klassifizierung der Eichenwaldgesellschaften und zum Mantel-Saum-Problem. — In: Guide Excurs. Int. Geobot. Symp., p. 77—84, Eger et Vácrtót.
- JANKO J. (1971): Quantitative analysis of the xerothermic grassland on the Boubová hill (Bohemian karst). — Preslia, Praha, 43: 218—233.
- JENIK J. (1955): Sukcese rostlin na náplavech řeky Belé v Tatrách. — Acta Univ. Carol., Praha, Biol., 4: 1—59.
- (1958): Geobotanická studie lavinového pole v Modrém dole v Krkonoších. — Acta Univ. Carol., Praha, Biol., 5: 49—95.
- (1959): Kurzgefasste Übersicht der Theorie der anemo-orographischen Systeme. — Preslia, Praha, 31: 337—357.
- (1960): Tvorba a ochrana krajiny. — In: Sborn. ze 6. zasedání biol.-lék. sekce ČSAV, Praha.
- (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. — Praha.
- (1975): Vegetační mapa — nástroj biologického plánování. — Život. Prostředí, Bratislava, 9/2: 69—71.
- JENIK J. et LOKVENC T. (1962): Die alpine Waldgrenze im Krkonoše Gebirge. — Rozpr. Čs. Akad. Věd, Praha, ser. math.-natur., 72/1: 1—65.
- JENNY H. (1941): Factors of soil formation. — New York.
- JENSEN S. (1978): Influences of transformation of cover values on classification and ordination of lake vegetation. — Vegetatio, The Hague, 37: 19—31.
- JURKO A. (1973): Multilaterale Differenzierung als Gliederungsprinzip der Pflanzengesellschaften. — Preslia, Praha, 45: 41—69.
- KALETA M. (1971): Podiel magnezitových imisií na zmenách vegetácie. — Ochr. ovzduší — suppl. Vod. Hospod., ser. B, Praha, 3: 65—71.
- (1972): Die Wirkung von Magnesit-Immissionen auf die Änderung der Pflanzengesellschaften. — Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst., Wien, 97/II: 569—584.
- KERNER A. (1863): Das Pflanzenleben der Donauländer. — Innsbruck.
- KERSHAW K. A. (1973): Quantitative and dynamic ecology. ed. 2. — London.
- KLAPP E. (1929): Thüringische Rhönhuten. — Arch. Pflanzenbau, Berlin, 2: 704—786.
- (1965): Grünlandvegetation und Standort. — Berlin et Hamburg.
- KLEČKA A. (1929): Studie o smilkových porostech na pastvinách šumavských. — Věstn. Čs. Akad. Zeměd., Praha, 5: 38—40.

- (1930): Průzkum travinných porostů a význam lučního a pastevního pokusnictví. — Zeměd. Arch., Praha, 21: 239—263.
- (1937): Zlepšování smilkových porostů, naléhavý hospodářský problém horského zemědělství. — Zeměd. Arch., Praha, 28: 280—287.
- KLEČKA A. et FABIÁN J. (1932): Podstata měnlivosti lučních a pastvinných porostů. — Zeměd. Arch., Praha, 23: 321—334.
- (1934): Studie o zlepšování lučních porostů na půdách polabských slatin. — Zeměd. Arch., Praha, 25: 129—140.
- KLIKA J. (1933): O zásadách geobotanického mapování v zemědělství a lesnictví. — Zeměd. Arch., Praha, 24: 403—412.
- (1935): Příručka metodiky rostlinné sociologie a ekologie. — Sborn. Výzk. Úst. Zeměd. ČSR, Praha, 125: 4—30, 35—44, 69—73, 188—191, 198—200 et 228—230.
- (1938): Ochrana rázu kraje a technický pokrok. — Krása našeho Domova, Praha, 30: 4—5.
- (1941): Příspěvek k typologii luk ve východních Čechách. — Sborn. Čes. Akad. Zeměd., Praha, 16: 27—33.
- (1943): Ochrana a péče o vzhled kraje. — Krása našeho Domova, Praha, 35: 119—124 et 129—133.
- (1944): Biologicko-botanický podklad při plánování krajiny. — Sborn. Čes. Akad. Techn., Praha, 18 (106): 225—233.
- (1948): Rostlinná sociologie (Fytocenologie). — Praha.
- (1955a): Nauka o rostlinných společenstvech (Fytocenologie). — Praha.
- (1955b): Územní plánování a fytocenolog. — Preslia, Praha, 27: 340—347.
- KLIKA J. et NOVÁK V. [red.] (1941): Praktikum rostlinné sociologie, půdoznalství, klimatologie a ekologie. — Praha
- KLIKA J., NOVÁK V. et GREGOR A. [red.] (1954): Praktikum fytocenologie, klimatologie a půdoznalství. — Praha.
- KLOTZLI F. (1972): Grundsätzliches zur Systematik von Pflanzengesellschaften. — Ber. Geobot. Inst. ETH Rübel, Zürich, 41: 35—47.
- KNAPP R. (1942): Zur Systematik der Wälder, Zwergstrauchheiden und Trockenrasen des eurosibirischen Vegetationskreises. — Arb. Zentralstelle Vegetationskart. d. Reiches, Beil. z. 12. Rundbr. an die Kameraden im Felde [cyklostyl].
- (1965): Die Vegetation von Nord- und Mittelamerika und der Hawaii-Inseln. — Stuttgart.
- (1967): Experimentelle Soziologie. — Stuttgart.
- KOCH F. (1957): Die Unkrautgemeinschaften der deutschen Dauerdüngungsversuche auf Ackerland. — Bayer. Landwirtsch. Jb., 34: 403—457.
- KOCH W. (1926): Die Vegetationseinheiten der Linthebene unter Berücksichtigung der Verhältnisse in der Nordostschweiz. — Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Ges., St. Gallen, 61/2 (1925): 1—144.
- KOLMAN J. M. et HUŠOVÁ M. (1971): Virus-carrying ticks *Ixodes ricinus* in the mixed natural focus of the central European tickborne encephalitis virus (CETE) and Uukuniemi virus (UK). — Folia Parasitol., Praha, 18: 329—335.
- (1972): Antibodies against the tick-borne encephalitis and the Uukuniemi viruses in small mammals in a mixed natural focus of diseases. — Folia Parasitol., Praha, 19: 61—66.
- KOPECKÝ K. (1966): Ökologische Hauptunterschiede zwischen Röhrichtgesellschaften fließender und stehender Binnengewässer Mitteleuropas. — Folia Geobot., Phytotax., Praha, 1: 193—242.
- (1969): Klassifikationsvorschlag der Vegetationsstandorte an den Ufern der tschechoslowakischen Wasserläufe unter hydrologischen Gesichtspunkten. — Arch. Hydrobiol., Stuttgart, 66: 326—347.
- (1982): Synantropní vegetace sídel a zemědělsko-průmyslové krajiny — její pozitivní a negativní funkce v životním prostředí. — Acta Ecol. Natur. Region., Praha, 1982: 43—45.
- KOPECKÝ K. et HEJNÝ S. (1973): Neue syntaxonomische Auffassung der Gesellschaften ein- bis zweijähriger Pflanzen der *Galio-Urticetea* in Böhmen. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 8: 49—66.

- KÖPPEN W. (1900): Versuch einer Klassifikation der Klimate vorzugsweise nach ihren Beziehungen zur Pflanzenwelt. — Geogr. Z., Leipzig, 6: 593—610 et 657—678.
- KRAHULEC F. (1986): Syntaxonomie společenstev se smilkou tuhou (*Nardus stricta*) v Krkonoších a Orlických horách. — ms. (Kand. dis. práce; depon. in Bot. úst. ČSAV Průhonice).
- KRAHULEC F. et REJMANEK M. (1980): Ordinance a klasifikace fytoocenóz. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 15, Mater. 1: 29—38.
- KRAJINA V. (1933): Die Pflanzengesellschaften des Mlynica-Tales in den Vysoké Tatry (Hohe Tatra). — Beih. Bot. Cbl., Dresden, sect. 2, 50: 774—957, 51: 1—224 (separ. 1933).
- KREČMER V. (1981): Ovlivňování vodohospodářských poměrů lesním hospodářstvím ČSR. — Acta Ecol. Nat. ac Reg., Praha, 1981: 41—52.
- KREČMER V. [red.] et al. (1980): Bioklimatologický slovník terminologický a explikativní. — Praha.
- KREČMER V., FOJT V. et KREČEK J. (1979): Horizontální srážky z mlhy v lesích jako položka vodní bilance v horské krajině. — Meteorol. Zpr., Praha, 32/2.
- KREČMER V. et PEŘINA V. (1981): Funkce horských lesů v ochraně a tvorbě vodních zdrojů (příspěvek k problematice funkční integrace). — Opera Corcont., Praha, 18: 13—51.
- KROPÁČ Z. (1981): Přehled plevelových společenstev ČSSR. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 16, Mater. 2: 115—128.
- (1982): Škodlivé plevele v minulosti, současnosti a budoucnosti. — In: KOHOUT V. et VACH M. [red.], Plevely v agroekosystému — metody integrované ochrany, p. 20—32, ČSVTS Brno.
- (1986): Ohrožení segetálních společenstev. — In: Preventivní a nápravná opatření v ohrožených fytoocenózách, p. 137—148, ČSVTS Praha.
- (1988): Veränderungen der Unkrautgemeinschaften in der Tschechoslowakei und die Konsequenzen für die landwirtschaftliche Praxis. — Wiss. Z. Univ. Halle ser. math.-natur., 37: 100—126.
- KROPÁČ Z., HADAČ E. et HEJNÝ S. (1971): Some remarks on the synecological and syntaxonomical problems of weed plant communities. — Preslia, Praha, 43: 139—153.
- KUBIŠNA W. (1948): Die Entwicklungslehre des Bodens. — Wien.
- (1953): Bestimmungsbuch und Systematik der Böden Europas. — Stuttgart.
- KUBÍKOVÁ J. (1970): Geobotanické praktikum. — Praha.
- KUBÍKOVÁ J. et REJMANEK M. (1973): Poznámky k některým kvantitativním metodám studia struktury rostlinných společenstev. — Preslia, Praha, 45: 154—164.
- KÜCHLER A. W. (1947): A geographic system of vegetation. — Geogr. Rev., New York, 37: 233—240.
- (1949): A physiognomic classification of vegetation. — Ann. Ass. Amer. Geogr., New York, 39: 201—210.
- (1964): The potential natural vegetation of the Conterminous United States. — Amer. Geogr. Soc., Spec. Res. Publ., New York, no. 36.
- (1967): Vegetation mapping. — New York.
- KÜCHLER A. W. [red.] (1965): International bibliography of vegetation maps. 1. North America. — Lawrence, Kansas.
- (1966): International bibliography of vegetation maps. 2. Europe. — Lawrence, Kansas.
- (1968): International bibliography of vegetation maps. 3. U.S.S.R., Asia and Australia. — Lawrence, Kansas.
- KÜCHLER A. W. et ZONNEVELD I. S. [red.] (1988): Vegetation mapping. — In: Handb. Veget. Sci. 10, Dordrecht etc.
- KÜHN F. (1972): Polní plevele na Moravě a jejich výskyt v zemědělských výrobních typech. — Acta Univ. Agric., Fac. Agron., Brno, ser. A, 20: 605—615.
- (1979): Die Veränderung der Unkrautflora von Mähren in den letzten 70 Jahren. — In: SCHUBERT R. et WEINERT E. [red.], Abstr. Int. Workshop Probl. Bioindic., p. 114—116, Halle/Saale.
- KULCZYŃSKI S. (1928): Die Pflanzenassoziationen der Pieninen. — Bull. Acad. Polon. Sci. et Lettres, cl. math.-natur., sect. B, 1927: 57—203.
- KVĚT J. (1979): Ekologická energetika. — In: PÁTÝ L. [red.], Ekologie a fyzika, p. 116—138, Praha.

- LANGE E. (1965): Zur Vegetationsgeschichte des zentralen Thüringer Beckens. — Drudea, Jena, 5: 3—58.
- LARCHER W. (1984): Ökologie der Pflanzen. ed. 4. — Stuttgart.
- (1989): Fyziologická ekologie rostlin. — Praha.
- LAVRENKO E. M. (1959): Osnovnyje zakonomernosti rastitel'nyh soobščestv i puti ich izučeniya. — In: LAVRENKO E. M. et KORČAGIN A. A. [red.], Polevaja geobotanika, 1:11—75, Moskva et Leningrad.
- LAVRENKO E. M. et DYLLIS N. V. (1968): Uspechi i očerednyje zadači v izučeníi biogeocenozev suši v SSSR. — Bot. Ž., Leningrad, 53: 155—167.
- LAVRENKO E. M. et KORČAGIN A. A. (1959—1976): Polevaja geobotanika, 1—5. — Moskva et Leningrad.
- LAVRENKO E. M. et RODIN L. E. [red.] (1956): Karta rastitel'nosti srednej Aziji. — Leningrad.
- LAVRENKO E. M. et SOČAVA V. B. [red.] (1954): Geobotaničeskaja karta SSSR. — Leningrad.
- LEEUWEN CH. G. VAN (1965): Het verband tussen natuurlijke en antropogene landschapsvormen, bezien vanuit de berekkingen in grensmilieus. — Gorteria, Leiden, 2 (1964—1965): 93—105.
- LEMÉE G. (1967): Précis de biogéographie. — Paris.
- LESER H. (1976): Landschaftsökologie. — In: Uni-Taschenbücher 521, Stuttgart.
- LEVY E. E. et MADDEN E. A. (1933): The point method of pasture analysis. — New Zealand J. Agric., Wellington, 46: 267—279.
- LIEBIG J. (1840): Die Chemie und ihre Anwendung auf Agricultur und Physiologie. — Braunschweig.
- LIETH H. et WHITTAKER E. R. [red.] (1975): Primary productivity of the biosphere. — In: Ecol. Stud., 14, Berlin.
- LIPPMAN T. (1933): Taimeühingute uurimise metoodika ja Esti taimeühingute klassifikatsiooni põhiõooni. (Grundzüge der Pflanzensoziologischen Methodik nebst einer Klassifikation der Pflanzenassoziationen Estlands.) — Acta Inst. Horti Bot. Univ. Tartu, 3/4: 1—169.
- (1935): Une analyse des forêts de l'île estonienne d'Abruka (Abro) sur la base des associations unistrates. — Acta Inst. Horti Bot. Univ. Tartu, 4/1—2: 1—97.
- (1938): Areal und Altersbestimmung einer Union (*Galeobdolon-Asperula-Asarum*-U.) sowie das Problem der Charakterarten und Konstanten. — Acta Inst. Horti Bot. Univ. Tartu, 6/2—3: 1—152.
- (1939): The unistratal concept of plant communities (the unions.) — Amer. Midl. Natur., Notre Dame, Indiana, 21: 111—145.
- LOOMAN J. (1976): Biological equilibrium in ecosystems. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 11: 1—21, 113—135 et 337—365.
- (1977): Applied phytosociology on the Canadian prairies and parklands. — In: KRAUSE W. [red.], Application of vegetation science to grassland husbandry, Handb. Veget. Sci. 13: 149—159, The Hague.
- LORENZ J. R. (1858): Allgemeine Resultate aus der pflanzengeographischen und genetischen Untersuchung der Moore im präalpinen Hügellande Salzburg's. — Flora, Regensburg, ser. n. 41: 209—211, 225—237, 241—253, 273—286, 289—302, 345—355 et 361—376.
- (1863): Physicalische Verhältnisse und Vertheilung der Organismen in Quarnerischen Golfe. — Wien.
- LOŽEK V. (1973): Příroda ve čtvrtohorách. — Praha.
- LUDI W. (1921): Die Pflanzengesellschaften des Leuterbrunnentales und ihre Sukzession. — In: Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz, 9, Zürich.
- (1932): Die Methoden der Sukzessionsforschung in der Pflanzensoziologie. — In: ABDERHALDEN E. [red.], Handb. Biol. Arbeitsmeth. sect. 11, pars. 5: 527—728, Berlin et Wien.
- LUNDEGÅRDH H. (1925, 1954): Klima und Boden in ihrer Wirkung auf das Pflanzenleben. ed. 1. et 4. — Jena.
- MAAREL E. VAN DER (1965): Beziehungen zwischen Pflanzengesellschaften und Molluskenfauna. — In: TUXEN R. [red.], Biosoziologie, Ber. Int. Symp. IVV, p. 184—198, Den Haag.
- (1978): Experimental succession research in coastal dune grassland, a preliminary report. — Vegetatio, The Hague, 38: 21—28.
- (1979): Transformance of cover-abundance values in phytosociology and its effects on community similarity. — Vegetatio, The Hague, 39: 97—114.
- (1980a): On the interpretability of ordination diagrams. — Vegetatio, The Hague, 42: 43—45.
- (1981): Fluctuations in a coastal dune grassland due to fluctuations in rainfall: Experimental evidence. — Vegetatio, The Hague, 46—47: 259—265.
- MAAREL E. VAN DER [red.] (1980b): Succession. — Vegetatio, The Hague, 43: 1—7 et 1—151.
- MAAREL E. VAN DER et LEERTOUWER J. (1967): Variation in vegetation and species diversity along a local environmental gradient. — Acta Bot. Neerl., Amsterdam, 16: 211—221.
- MAAREL E. VAN DER et WERGER M. J. A. (1978): On the treatment of succession data. — Phytocoenosis, Warszawa et Białowieża, 7: 257—278.
- MABBUTT J. A. et FLORET C. [red.] (1983): Études de cas sur la désertification. — Paris.
- MAJOR J. (1974): Differences in duration of successional seres. — In: KNAPP R. [red.], Vegetation dynamics, Handb. Veget. Sci. 8: 155—159, The Hague.
- MALOCH M. (1934): Jaké stanovisko možno zaujmout k otázce nardet v Karpatech? — Zeměd. Arch., Praha, 25: 292—305.
- (1935): Změny vyvolané minerálním hnojením na nardetových loukách ve východoslovenských Karpatech. — Zeměd. Arch., Praha, 26: 356—369.
- (1937): Jakost přirozeného porostu poloninského ve srovnání s umělým v průběhu pastevní sezóny v Karpatech. — Sborn. Čs. Akad. Zeměd., Praha, 12: 122—138.
- MANN L. K. et SHUGART H. H. (1983): Discriminant analysis of some east Tennessee forest herb niches. — Vegetatio, The Hague, 52: 77—89.
- MARGALEF R. (1968): Perspectives in ecological theory. — Chicago et London.
- MATUSZKIEWICZ A. (1955): Stanowisko systematyczne i tendencje rozwojowe dąbrów białowiejskich. — Acta Soc. Bot. Polon., Warszawa, 24: 459—494.
- MATUSZKIEWICZ W. (1948): Rośliność lasów okolic Lwowa. — Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, Lublin, sect. C, 3: 119—193.
- MATUSZKIEWICZ W. et POLAKOVSKA M. (1955): Materiały do fitosocjologicznej systematyki borów mieszanych w Polsce. — Acta Soc. Bot. Polon., Warszawa, 24: 421—458.
- MAZING V. V. (1965): Ob izučeníi mozaičnosti i kompleksnosti rastitel'nogo pokrova. — Izv. Akad. Nauk Est. SSR, Tartu, 14, ser. biol. 1.
- MCINTOSH R. P. (1978): Matrix and plexus techniques. — In: WHITTAKER R. H. [red.], Ordination of plant communities, p. 151—184, The Hague et Boston.
- MCNAUGHTON S. J. et WOLF L. L. (1973): General ecology. — New York.
- MEIJER DREES E. (1951): Capita selecta from modern plant sociology and a design for rules of phytosociological nomenclature. — Rep. Forest Res. Inst., Bogor, 52.
- MEZERA A. et al. (1979): Tvorba a ochrana krajiny. — Praha.
- MEZERA A., MRÁZ K. et SAMEK V. (1956): Stanovištné typologický přehled lesních společenstev. — Brandýs [cyklostyl].
- MÍČAL I. et ŠTĚPÁN J. (1971): Navrhování zeleně v územním plánování. — Sborn. VTEI, Terplan, Praha.
- MICHÁLKO J. et al. (1986): Geobotanická mapa ČSSR — Slovenská socialistická republika. — Bratislava.
- MICHÁLKO J., BERTA J., MAGIC D. et MAGLOCKÝ Š. (1979): Potenciálna prirodzená vegetácia 1:500 000. — In: Atlas SSR, Bratislava.
- MICKLITZ J. (1857): Die forstlichen Vegetations-Verhältnisse des Altwater-Gebirges. — Verh. Forstl. Sekt. Mähren Schles. 28/3: 3—84 et 29/4: 3—36.
- MIKOLA P. (1982): Application of vegetation science to forestry in Finland. — In: JAHN G. [red.], Application of vegetation science to forestry, Handb. Veget. Sci. 12: 199—224, The Hague etc.
- MIKYŠKA R. (1926): Reservace „Na bahně“ u Bělče nad Orlicí na Královéhradecku. Studie geobotanická. — Spisy Přírod. Fak. Karlovy Univ., Praha, 50: 1—19.

- (1928a): Lesní typy na Královéhradecku. — Lesn. Pr., Písek, 7: 563—587.
- (1928b): Skalka v horách Štiavnických. — Věstn. Král. Čes. Společ. Nauk, Praha, cl. 2, 1928/6: 1—23.
- (1930): Lesní typy přirozených porostů ve Štiavnickém Středohoří. — Sborn. Čs. Akad. Zeměd., Praha, 5: 423—479.
- (1943): Lesy na Plzeňsku. — Věstn. Král. Čes. Společ. Nauk, Praha, cl. math.-natur., 1943: 1—50.
- (1951): Fytopcenologie a územní plánování. — Vod. Hosp., Praha, 1: 75—78.
- (1964): Über die fazielle Entwicklung des Unterwuchses in wirtschaftlich beeinflussten Wäldern. — Preslia, Praha, 36: 144—164.
- MÍKYŠKA R. et al. (1968—1972): Geobotanická mapa ČSSR. 1. České země. — In: Vegetace ČSSR, ser. A, 2, Praha (+ mapy).
- MIRKIN B. M. (1968): Kriterii dominantov i determinantov pri klassifikacii fitocenozov. — Bot. Ž., Leningrad, 536: 767—778.
- MIRKIN B. M., GOGOLEVA P. A. et KONONOV K. E. (1985): The vegetation of Central Yakutian alases. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 20: 345—395.
- MIRKIN B. M. et ROZENBERG G. S. (1978): Fitocenologija. Principy i metody. — Moskva.
- MIYAWAKI A. (1979): Vegetation und Vegetationskarten auf den Japanischen Inseln. — In: MIYAWAKI A. et OKUDA S. [red.], Vegetation und Landschaft Japans, Bull. Yokohama Phytosociol. Soc., Yokohama, 16: 49—70.
- MOBIUS K. (1877): Die Auster und die Austernwirtschaft. — Berlin.
- MOLDAN B. (1979): Globální cyklus hlavních prvků. — In: PATY L. [red.], Ekologie a fyzika, p. 76—99, Praha.
- MOORE J. J., FITZSIMONS P., LAMBE H. et WHITE J. (1970): A comparison and evaluation of some phytosociological techniques. — Vegetatio, The Hague, 42: 75—84.
- MORAVEC J. (1960): Komplexometrické stanovení výměnných kationtů — Ca, Mg, Al, H — v bezkarbonátových půdách. — Sborn. ČSAZV — Rost. Výroba, Praha, 6: 1015—1024.
- (1963): Stanovištní podmínky nitrifikační schopnosti půd některých lučních rostlinných společenstev. — Rost. Výroba, Praha, 9: 852—859.
- (1965): Wiesen im mittleren Teil des Böhmerwaldes (Šumava). — In: Vegetace ČSSR, ser. A, 1: 179—385, Praha.
- (1969): Succession of plant communities and soil development. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 4: 133—164.
- (1971): A simple method for estimating homotoneity of sets of phytosociological relevés. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 6: 147—170.
- (1973a): The determination of the minimal area of phytocenoses. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 8: 23—47.
- (1973b): Some notes on estimation of the basic homotoneity-coefficient of sets of phytosociological relevés. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 8: 429—434.
- (1975a): Die Untereinheiten der Assoziation. — Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl., Karlsruhe, 34: 225—232.
- (1975b): Die Anwendung von Stetigkeitsartengruppen zur numerischen Ordnung von pflanzensoziologischen Tabellen. — Vegetatio, The Hague, 30: 41—47.
- (1975c): Die Austauschionengarnitur des Bodens als ökologisches Charakteristikum des Substrates. — In: DIERSCHKE H. [red.], Vegetation und Substrat, Ber. Int. Symp. IVV, p. 269—284, Vaduz.
- (1975d): Pflanzensoziologische Nomenklatur. — Exc. Bot., Stuttgart, sect. B. (Sociol.), 14: 204—208.
- (1978): Application of constancy-species groups for numerical ordering of phytosociological tables — the synoptic table version. — Vegetatio, The Hague, 37: 33—42.
- (1979): Sukzession und Bodenentwicklung auf trockenen Silikathängen. — In: TUXEN R. [red.], Vegetationsentwicklung (Syndynamik), Ber. Int. Symp. IVV, p. 163—189, Vaduz.
- (1980): Ekologické a geografické pojetí syntaxonů — dualita fytopcenologického systému. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 15, Mater., 1: 59—62.

- (1983): The ecological indication of herb-rich beech forest associations in the Czech Socialist Republic (Czechoslovakia). — Verh. Ges. Ökol. (Festschr. Ellenberg), Göttingen, 11: 291—304.
- (1989): Organismální, individualistické a integrované pojetí vegetace. — Preslia, Praha, 61: 21—41.
- MORAVEC J. et al. (1983): Rostlinná společenstva České socialistické republiky a jejich ohrožení. — Severočes. Přir., Litoměřice, suppl. 1983/1: 1—110 et 1—18.
- MORAVEC J., HUSOVÁ M., NEUHAUSL R. et NEUHAUSLOVÁ-NOVOTNÁ Z. (1982): Die Assoziationen mesophiler und hygrophiler Laubwälder in der Tschechischen Sozialistischen Republik. — In: Vegetace ČSSR, ser. A, 12, Praha.
- MORAVEC J. et NEUHAUSL R. (1976): Geobotanická mapa České socialistické republiky. Mapa rekonstruované přirozené vegetace 1:1 000 000. — Praha.
- MORAVEC J. et RYBNÍČKOVÁ E. (1964): Die *Carex davalliana*-Bestände im Böhmerwaldvorgebirge, ihre Zusammensetzung, Ökologie und Historie. — Preslia, Praha, 36: 376—391.
- MORRISON R. G. et YARRANTON G. A. (1970): An instrument for rapid and precise point sampling of vegetation. — Canad. J. Bot., Ottawa, 48: 293—297.
- MÖRZER BRUINS M. F. (1947): Over levensgemeenschappen. — Diss. Kluwer, Deventer.
- MOTYKA J. (1947): O celach i metodach badań geobotanicznych. — Ann. Univ. M. Curie-Skłodowska, Lublin, sect. C, suppl. 1.
- MRAZ (1981): Výsledky výzkumu vodního režimu lesních půd v období 1970—1980. — Lesnictví, Praha, 27: 727—740.
- MRAZ K. et SAMEK V. (1963): Beiträge zum Problem der Vegetationskartierung mit besonderer Rücksicht auf ihre forstliche Anwendung. — In: TUXEN R. [red.], Ber. Int. Symp. Vegetationskart., p. 385—392, Weinheim.
- MÜCKENHAUSEN E. (1962, 1977): Entstehung, Eigenschaften und Systematik der Böden der Bundesrepublik Deutschland. ed. 1. et 2. — Frankfurt am Main.
- (1970): Fortschritte in der Systematik der Böden der Bundesrepublik Deutschland. — Mitt. Deutsch. Bodenk. Ges., 10: 246—279.
- MUELLER-DOBBOIS D. et ELLENBERG H. (1974): Aims and methods of vegetation ecology. — New York.
- MÜLLER J. (1936): Lesní typy Jizerských hor. — Lesn. Pr., Písek, 15: 477—523.
- NATR L. et NATROVÁ Z. (1980): Sluneční záření jako zdroj energie v rostlinné produkci. — In: Energetická bilance s ohledem na intezifikaci rostlinné výroby, p. 21—27, ČSVTS Praha.
- NEMEČEK J. (1981): Základní diagnostické znaky a klasifikace půd ČR. — Studie ČSAV, Praha, 1981/8: 1—107.
- NEMEČEK J., SMOLÍKOVÁ L. et KUTÍLEK M. (1990): Pedologie a paleopedologie. — Praha.
- NEUHAUSL R. (1956): Fytopcenologický rozbor asociace *Acorus calamus-Carex rostrata* v jižní části rybníka Nový Kancilř (Třeboňská pánev). — Acta Univ. Carol., Praha, Biol., 3: 1—86.
- (1960): Příspěvek k obecným otázkám limnobotaniky. — Biológia, Bratislava, 15: 377—390.
- (1975): Hochmoore am Teich Velké Dářko. — In: Vegetace ČSSR, ser. A, 9, Praha.
- (1977): Comparative ecological study of European oak-hornbeam forests. — Natur. Canad., Québec, 104: 109—117.
- (1980): Chemischer Zustand der Atmosphäre in Industriegebieten und die natürliche Vegetation. — Acta Bot. Acad. Sci. Hung., Budapest, 26: 139—142.
- (1984): Umweltgemässe natürliche Vegetation, ihre Kartierung und Nutzung für den Umweltschutz. — Preslia, Praha, 56: 205—212.
- NEUHAUSL R. et al. (1983): Rostlinná společenstva drnového fondu vodárenského povodí Žebrákovského potoka u Světlé n. S., jejich ekologie a funkce. — ms. [Díl. závěr. zpr.; depon. in Bot. úst. ČSAV Průhonice].
- NEUHAUSL R. et NEUHAUSLOVÁ-NOVOTNÁ Z. (1972): Eine einfache Orientierungsmethode zur Beurteilung des Assoziationranges. — In: MAAREL E. VAN DER et TUXEN R. [red.], Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie, Ber. Int. Symp. IVV, p. 211—223, Den Haag.

- (1977): Jahreszeitliche Dynamik in Auen- und Eichen-Hainbuchenwäldern. — Preslia, Praha, 49: 237—280.
- (1979a): Pflanzengesellschaften und Landschaftstypen am Beispiel des Gebirges Železná hora. — Docum. Phytosociol., Lille, ser. n. 4: 757—766.
- X (1979b): Přirozená lesní vegetace Železných hor. — Studie ČSAV, Praha, 1979/2: 1—203.
- NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ Z. et NEUHÄUSL R. (1969): Fytocenologická a ekologická terminologie. — Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 4, suppl. 1: 1—99.
- NICHOLS S. (1977): On the interpretation of principal components analysis in ecological contexts. — Vegetatio, The Hague, 34: 191—197.
- NIKL FELD H. (1967): Pflanzensozioökologische Beobachtungen im Rauchschadengebiet eines Aluminiumwerkes. — Cbl. Ges. Forstwes., Wien, 84: 318—329.
- NOIRFALISE A. et DETHIUX M. (1970): Répertoire écologique des espèces forestières de Belgique. — Notes Techn. Centre Ecol. Forest. Belg., 10.
- NORDHAGEN R. (1937): Versuch einer neuen Einteilung der subalpinen-alpinen Vegetation Norwegens. — Bergens Mus. Årbok 1936, Bergen, ser. natur., 2: 1—123.
- NOVÁK F. A. (1928): Ekologické úvahy o hadcových rasách a hadcové vegetaci. — Věda Přír., Praha, 9: 18—21, 46—51, 81—88, 176—192, 239—242, 268—287 et 310—314.
- NOVÁK V. (1986): Fuzzy množiny a jejich aplikace. — Praha.
- NOY-MEIR I. et WHITTAKER R. H. (1977): Continuous multivariate methods in community analysis: some problems and developments. — Vegetatio, The Hague, 33: 79—98.
- OBERDORFER E. (1957): Süddeutsche Pflanzengesellschaften. — In: Pflanzensozioökologie, 10, Jena.
- (1973): Gedanken zur Systematik der Pflanzengesellschaften. — Mitt. Florist.-Soziol. Arbeitsgem., Todenmann et Göttingen, ser. n., 15—16: 165—169.
- ODUM E. P. (1959): Fundamentals of ecology. ed. 2. — Philadelphia et London.
- (1969): The strategy of ecosystem development. — Science, Lancaster, 164: 262—270.
- (1977): Základy ekologie. — Praha.
- OLSON J. S. (1958): Rates of succession and soil changes on southern Lake Michigan sand dunes. — Bot. Gaz., Chicago, 119: 125—170.
- ORLÓCI L. (1975, 1978): Multivariate analysis in vegetation research. ed. 1. et 2. — The Hague et Boston.
- OZENDA P. (1982): Les végétaux dans la biosphère. — Paris.
- PALLMANN H. (1934): Über Bodenbildung und Bodenserien in der Schweiz. — Ernährung d. Pflanze, Berlin, 30: 225—234.
- (1943): Über Waldböden. — Beih. Z. Schweiz. Forstver. no. 21: 113—140.
- PALLMANN H. et HAFTER P. (1933): Pflanzensozioökologische und bodenkundliche Untersuchungen im Oberengadin mit besonderer Berücksichtigung der Zwergstrauchgesellschaften der Ordnung *Rhodoreto-Vaccinietalia*. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., Basel et Genève, 42/2: 357—466.
- PASSARGE H. (1966): Die Formationen als höchste Einheiten der soziologischen Vegetationssystematik. — Feddes Repert., Berlin, 73: 226—235.
- (1978): Übersicht über mitteleuropäische Gefäßpflanzengesellschaften. — Feddes Repert., Berlin, 89: 133—195.
- PASSARGE H. et HOFMANN G. (1964): Soziologische Artengruppen mitteleuropäischer Wälder. — Arch. Forstw., Berlin, 13: 913—937.
- (1967): Grundlagen zur objektiven Analyse und Systematik der Waldvegetation. — Arch. Forstw., Berlin, 16: 647—652.
- (1968): Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes. — In: Pflanzensozioökologie, 16, Jena.
- PAVILLARD J. (1919): Remarques sur la nomenclature phytogéographique. — Montpellier.
- (1920): Espèces et associations. Essai phytosociologique. — Montpellier.
- PÉNZES A. (1960): Über die Morphologie, Dynamik und zöologische Rolle der Sprosskolonien bildenden Pflanzen (Polycormone). — Fragm. Florist. Geobot., Kraków, 6: 501—515.

- PERINA V. et KREČMER V. (1979): Vzorový projekt pro zvýšení vodohospodářské funkce lesů v povodí vodárenské nádrže. — In: Víceúčelové obhospodařování lesů v povodích vodárenských nádrží, ČSVTS Ostrava.
- PERINA V., KREČMER V., KADLUS Z. et BÉLE J. (1973): Možnosti víceúčelového hospodaření s cíli produkčními a vodohospodářskými na příkladu Orlických hor. — Pr. Výzk. Úst. Lesn. Hosp. Mysl., Jilovistě-Strnady, 43: 69—118.
- PETRIK M. et al. (1986): Lesnícka bioklimatológia. — Bratislava.
- PIELOU E. C. (1966): The measurement of diversity in different types of biological collections. — J. Theor. Biol., London, 13: 131—144.
- (1969): An introduction to mathematical ecology. — New York etc.
- (1975): Ecological diversity. — New York etc.
- PIGNATTI S. (1980): Zum Problem der Höhenstufen und Vegetationszonen. — Phytocoenologia, Berlin et Stuttgart, 7: 52—64.
- PIVNÍČKOVÁ M. (1973): Příspěvek ke studiu vegetačních gradientů a hranic v xerothermních společenstvech středních Čech. — Preslia, Praha, 45: 165—182.
- PLEINER R. (1978): Praveké dějiny Čech. — Praha.
- PLESNÍK P. (1960): Die obere Waldgrenze in den Westkarpaten. — Wiss. Z. Univ. Halle, ser. math.-natur. 8/2: 153—179.
- (1971): Horná hranice lesa vo Vysokých a v Belanských Tatrách. — Bratislava.
- PLIVA K. (1980): Diferencované způsoby hospodaření v lesích ČSR. — Praha.
- PODPĚRA J. (1923): O významu heterií či družin rostlinných ve vývoji porostů. — In: Věstn. 1. Sjezdu Čs. Bot., 20, Praha.
- POISSONET P. et al. (1981): Vegetation dynamics in grasslands, heathlands and mediterranean ligneous formations. — Vegetatio, The Hague, 46—47: 1—7 et 1—286.
- POORE M. E. D. (1955): The use of phytosociological methods in ecological investigations. 1.—3. — J. Ecol., Oxford, 43: 226—269 et 606—651.
- POST H. von (1851): Om vextgeografiska skuldringer. — Bot. Not., Stockholm, 1851: 110—127 et 161—187.
- PRACH K. (1987): Succession of vegetation on dumps from strip coal mining, N. W. Bohemia, Czechoslovakia. — Folia Geobot., Phytotax., Praha, 22: 339—354.
- PRAT S. (1943): Negativní a pozitivní ochrana přírody. — Architekt SIA, Praha, 42: 265—272.
- (1944): M-koncentrace jako obecně biologický problém. — Sborn. Čes. Akad. Techn., Praha, 18: 508—514.
- PRESTON F. W. (1962): The canonical distribution of commonness and rarity. — Ecology, Durham, N. C., 43: 185—215 et 410—432.
- PRIBAN K. et ONDOK J. P. (1980): The daily and seasonal course of evapotranspiration from a Central European sedge-grass marsh. — J. Ecol., Oxford, 68: 547—559.
- PRIBAN K. et ŠMID P. (1982): Ztráty vody evapotranspirací v pobřežních porostech. — In: Význam makrofyty ve vodním hospodářství, hygieně vody a rybářství, p. 65—72, ČSVTS Čes. Budějovice.
- PURŠ J. [red] (1965): Atlas československých dějin. — Praha.
- PYSEK A. (1983): Differenzierung der Unkrautvegetation durch unterschiedliche Düngung mit stickstoffhaltigen Mitteln. — Preslia, Praha, 173—179.
- RABOTNOV T. A. (1950): Žizněnnij cikl mnogoletnich travjanistych rastenij v lugovyh cenzozach. — Tr. Bot. Inst. AN SSSR, Moskva, ser. 3, 6: 7—204.
- (1955): Raznogodičnaja izmenčivoš'ť lugov. — Bjul. Moskov. Obšč. Ispyt. Prir., Moskva, sect. biol., 60.
- (1965): O dinamičnosti struktury polidominantnych lugovyh cenzozov. — Bot. Ž., Moskva et Leningrad, 50: 1396—1408.
- (1978, 1983): Fitocenologija. ed. 1. et 2. — Moskva.
- (1987): Eksperimental'naja fitocenologija. — Moskva.

- RAMADE F. (1982): *Éléments d'écologie: écologie appliquée*. — Paris.
- RAMENSKIJ L. G. (1924): Osnovnyje zakonomernosti rastitelnogo pokrova i ich izučenie. — Vestn. Opytn. Dela, Voronež, 1924: 37—73 [ex RAMENSKIJ L. G. (1971): Izbrannye raboty, p. 5—33, Leningrad].
- (1929): K metodike sravnitel'noj obrabotki i sistematizacii spiskov rastitelnosti i drugih objektov. — Tr. Sovešč. Geobot.-Lugoved., Leningrad, 1929: 11—36.
- (1938): Vvedenije v kompleksnoje počvenno-geobotaničeskoje issledovanie zemel'. — Moskva.
- (1953): Ob ekologičeskom izučenii i sistematizacii gruppirovok rastitelnosti. — Bjul. Moskov. Obšč. Ispyt. Prir., Moskva, sect. biol., 58/1: 35—54.
- RAMENSKIJ L. G. [RAMENSKIJ L. G.] (1930): Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden. — Beitr. Biol. Pfl., Breslau, 18: 269—304.
- RANDUŠKA D. (1982): Forest typology in Czechoslovakia. — In: JAHN G. [red.], Application of vegetation science to forestry, Handb. Veget. Sci. 12: 147—178, The Hague etc.
- RAUNKIAER C. (1905): Types biologiques pour la géographie botanique. — Bull. Acad. Sci. Danemark, Overs. K. Danske Vid. Selsk. Forhandl., København.
- (1916): Om valensmetoden. — Bot. Tidskr., København, 34: 289—311.
- (1918): Recherches statistiques sur les formations végétales. — Det. Kgl. Danske Vidensk. Selsk. Biol. Medd., København, 1: 1—80.
- RICHARDS P. W., TANSLEY A. G. et WATT A. S. (1940): The recording of structure, lifeform and flora of tropical forest communities as a basis for their classification. — J. Ecol., Cambridge, 28: 224—239.
- RISER P. G. et RICE E. L. (1971): Phytosociological analysis of Oklahoma upland forest species. — Ecology, Durham, N. C., 52: 940—945.
- RODIN L. E., BAZILEVICH N. I. et ROZOV N. N. (1975): Productivity of the world's main ecosystems. — In: REICHEL D. E. et al. [red.], Productivity of world ecosystems, p. 13—26, Nat. Acad. Sci., Washington, D. C.
- ROGISTER J. E. (1978): Bijdrage tot de ekologische klassering van bosplanten-gezelschappen. — Proefst. Waters Bossen, Groenendaal-Hoeilaart, Werken, ser. A, 16.
- ROHDENBURG H. et MEYER B. (1968): Zur Datierung und Bodengeschichte mitteleuropäischer Oberflächenböden (Schwarzerde, Parabraunerde, Kalksteinbraunlehm): Spätglazial oder Holozän? — Göttinger Bodenk. Ber., Göttingen, 6: 127—212.
- ROSICKÝ B. et HEJNÝ S. (1959): The degree of cultivation of a region and the epidemiology of natural foci of infection. — J. Hyg., Epidemiol., Microbiol., Immunol., Praha, 3: 249—257.
- (1960): K některým otázkám krajiny jako rekreační oblasti. — In: Tvorba a ochrana krajiny, p. 104—115, Praha.
- RÜBEL E. (1912): Pflanzengeographische Monographie des Berninagebietes. — Bot. Jahrb., Leipzig, 47: 1—616.
- (1916): Vorschläge zur geobotanischen Kartographie. — Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz, Zürich, 1: 1—14.
- (1922): Geobotanische Untersuchungsmethoden. — Berlin.
- (1930): Pflanzengesellschaften der Erde. — Berlin et Bern.
- RUŽIČKA M. (1965): Krajina ako predmet biologického výskumu. — Biol. Pr. SAV, Bratislava, 11/10: 6—15.
- RUŽIČKA M. [red.] (1962): Problémy mapovania vegetačného krytu v ČSSR. — Biol. Pr. SAV, Bratislava, 7/12: 1—162.
- RYBNÍČEK K. et RYBNÍČKOVÁ E. (1974): The origin and development of waterlogged meadows in the central part of the Šumava foothills. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 9: 45—70.
- (1978): Palynological and historical evidence of virgin coniferous forests at middle altitudes in Czechoslovakia. — Vegetatio, The Hague, 36: 95—103.
- RYBNÍČKOVÁ E. (1966): Pollenanalytical reconstruction of vegetation in the upper regions of the Orlické hory Mts., Czechoslovakia. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 1: 289—310.
- (1985): Dřeviny a vegetace Československa v nejmladším kvartéru. — ms. [Dokt. dis. práce; depon. in Bot. úst. ČSAV Průhonice].
- RYBNÍČKOVÁ E. et RYBNÍČEK K. (1972): Erste Ergebnisse palaeogeobotanischer Untersuchungen des Moores bei Vracov, Südmähren. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 7: 285—308.
- (1979): Syngensis of *Polygalo-Nardetum strictae* PREISING 1950 corr. OBERDORFER 1957 at Kamenický. — In: RYCHNOVSKÁ M. [red.], Progress Rep. MAB Project no. 91, p. 23—31, Brno.
- RYCHNOVSKÁ M. et al. (1985): Ekologie travinných ekosystémů. — Brno.
- ŠALY R. (1986): Svahoviny a půdy západných Karpát. — Bratislava.
- SAMEK V. (1964): O pěstebně-hospodářských opatřeních v lesních rezervacích. Příspěvek k metodice ochranné práce. — Ochr. Přír., Praha, 1964: 16.
- (1974): Funkce lesa v agroantropogenizované krajině. — Acta Univ. Palack. Olomuc., Praha, Biol., 15/47: 277—282.
- SAMEK V. et MOUCHA P. (1984): Monitorování populací rostlin. — In: Využití chráněných území k monitorování změn životního prostředí, p. 6—8, Praha.
- SCAMONI A. (1955): Einführung in die praktische Vegetationskunde. — Berlin.
- SCAMONI A. et PASSARGE H. (1959): Gedanken zu einer natürlichen Ordnung der Waldgesellschaften. — Arch. Forstw., Berlin, 8: 386—426.
- SCAMONI A., PASSARGE H. et HOFMANN G. (1965): Grundlagen zu einer natürlichen Systematik der Pflanzengesellschaften. — Feddes Repert., Berlin, Beih. 142: 117—132.
- SCHMID E. (1936): Die Reliktföhrenwälder der Alpen. — Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz, Bern, 21: 1—190.
- (1941): Vegetationsgürtel und Biocoenose. — Ber. Schweiz. Bot. Ges., Bern, 51: 461—474.
- (1948): Vegetationskarte der Schweiz. — Bern.
- SCHMIDT G. (1969): Vegetationsgeographie auf ökologisch-soziologischer Grundlage. — Leipzig.
- SCHMIDT W. (1981): Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. — Scr. Geobot., Göttingen, 15: 1—199.
- SCHMITHÜSEN J. (1968): Allgemeine Vegetationsgeographie. ed. 3. — Berlin.
- (1973): Was ist eine Landschaft? — In: Das Wesen der Landschaft, p. 156—174, Wiesbaden.
- SCHOUW J. F. (1822): Grundtraek til en almindelig Plantegeographie. — Kjøbenhavn. [cit. ex DU RIETZ G. E. (1921)].
- (1823): Grundzüge einer allgemeinen Pflanzengeographie (mit Atlas). — Berlin.
- SCHROEDER F.—G. (1983): Die thermischen Vegetationszonen der Erde. Ein Beitrag zur Präzisierung der geobotanischen Terminologie. — Tuexenia, Göttingen, 3: 31—46.
- SCHRÖTER C. et KIRCHNER O. (1902): Die Vegetation des Bodensees. 2. Teil. — Schr. Ver. Gesch. Bodensees, Lindau, 9/2: 1—86.
- SCHUBERT R. [red.] et al. (1975): Probleme der Agrogeobotanik. — Halle/Saale.
- SCHULTE O. W. (1951): The use of panchromatic, infrared and color aerial photography in the study of plant distribution. — Photogramm. Eng. 17/5: 688—712.
- SCHUSTLER F. (1923): Quelques remarques sur l'organisation des associations végétales et sur les méthodes de recherche. — Preslia, Praha, 2: 103—111.
- (1924): Le problème d'équivalence des groupements végétaux à la limite supérieure de la forêt dans les montagnes de l'Europe Centrale. — Veröff. Geobot. Inst. Rübel, Zürich, 1: 289—299.
- SCHWICKERATH M. (1954): Die Landschaft und ihre Wandlung auf geobotanischer und geographischer Grundlage entwickelt und erläutert im Bereich des Messtischblattes Stolberg. — Aachen.
- SEIFERT J. (1960): Biogenost, nitrifikace a biologická aktivita půd rostlinných společenstev na Kodě u Srbska. — Rozpr. Čs. Akad. Věd, Praha, ser. math.-natur., 70/5: 1—36.
- ŠENNIKOV A. P. (1935): Principy botaničeskoj klassifikacii lugov. — Sov. Bot., Moskva et Leningrad, 1935/5: 35—49.

- SERNANDER R. (1898): Studier öfver vegetationen i mellersta Skandinavien fjälltrakter. 1. Om tundraformationer i svenska fjälltrakter. — Öfvers. Förhandl. K. Vetensk. Akad., Stockholm, 6: 325—367.
- SERNOW S. A. (1958): Allgemeine Hydrobiologie. — Berlin.
- SHELFORD V. E. (1913): Animal communities in temperate America. — Chicago.
- SHIMWELL D. W. (1971): The description and classification of vegetation. — Seattle.
- SILLINGER P. (1933): Monografická studie o vegetaci nízkých Tater. — In: Knih. Sboru pro výzkum Slovenska a Podkarp. Rusi při Slovanském ústavu v Praze, no. 6, Praha.
- (1939): Biologie der nitrophilen Waldgesellschaften. — Stud. Bot. Čech., Praha, 2: 28—50.
- SILLINGER P. et PETRŮ F. (1937a): Untersuchungen über die Mikrobiologie und Biochemie des Bodens einiger Waldgesellschaften im Slowakischen Erzgebirge (Slovenské Rudohorie) mit besonderer Berücksichtigung des Fichtenwaldes. — Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 57 A: 173—232.
- (1937b): Stanovení nitrifikační schopnosti lesních půd rozbořem podrostu. — Lesn. Pr., Písek, 16: 249—259.
- ŠINDELÁŘOVÁ J. et ŠTĚPÁN J. (1978): Výběrová bibliografie čs. prací o rekultivaci ploch devastovaných těžbou za období 1969—1977. — Acta Ecol. Natur. Region., Praha, p. 40—49.
- SLAVÍK B. [red.] (1965): Metody studia vodního provozu rostlin — Praha.
- SLAVÍK B., SLAVÍKOVÁ J. et JENÍK J. (1957): Ekologie kotlíkové obnovy smíšeného lesa. — Rozpr. Čs. Akad. Věd, Praha, ser. math.-natur., 67/2: 1—157.
- SLAVÍKOVÁ J. (1986): Ekologie rostlin. — Praha.
- ŠMAHA J. (1979): Výskyt klíštěte obecného (*Ixodes ricinus*) v lesních fytoceenách z hlediska humánní hygieny. — Lesnictví, Praha, 25: 417—434.
- ŠMARD A. J. (1969): Proč geobiologický plán krajiny. — Ochr. Přír., Praha, 24: 84—95.
- SMOLKOVÁ L. (1969): Polygenetické půdy rázu pseudočernozemí v Boskovické brázdě. — Čas. Miner. Geol., Praha, 14: 171—178.
- (1982, 1988): Pedologie. ed. 1. et 2. — Praha.
- SOCÁVA V. B. (1944): Opyt filocenogenetickésoj sistematičeskij rastitel'nyh asociacij. — Sov. Bot., Moskva et Leningrad, 1.
- (1946): Voprosy florogeneza i filocenogeneza Manžurskogo smešannogo lesa. — Mat. Istor. Flory Rastit. SSSR, Moskva et Leningrad, 2: 283—320.
- (1957): Puti postrojenija jedinoj sistemy rastitel'nogo pokrova. — In: Tez. Dokl. Deleg. Sjezda Vsesojuz. Bot. Obšč., 4: 41—50, Leningrad.
- (1961): Voprosy klassifikacij rastitel'nosti, tipologii fiziko-geografičeskich facij i biogeocenočov. — Tr. Inst. Biol. Ural. Filiala Akad. Nauk SSSR, Sverdlovsk, 27.
- (1964): Klassifikacija i kartografirovanie vyššich podrazdelenij rastitel'nosti zemli. — In: Sovr. Probl. Geografii, p. 167—173, Moskva.
- (1968): Rastitel'nyje soobščestva i dinamika prirodnyh sistem. — Dokl. Inst. Geogr. Sibiri i Daln. Vostoka, Novosibirsk, 20: 12—22.
- SOCÁVA V. B. [red.] (1962): Principy i metody kartografirovanija rastitel'nosti. — Leningrad.
- Soil survey staff (1975): Soil taxonomy. — Washington, D. C.
- SÖÖ R. (1964): Die regionalen Fagion-Verbände und Gesellschaften Südosteuropas. — In: Stud. Biol., 1, Budapest.
- SØRENSEN T. (1948): A method for establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species content and its application to analyses of the vegetation on Danish commons. — K. Danske Vidensk. Selsk., Biol. Skr., København, 5 (4): 1—34.
- STEBLER F. G. et SCHRÖTER C. (1892): Versuch einer Übersicht über die Wiesentypen der Schweiz. Beiträge zur Kenntnis der Matten und Weiden der Schweiz. 10. — Landw. Jahrb. Schweiz, Bern, 6: 92—212.
- ŠTĚPÁN J. (1967): Terminologie vývojových stupňů kulturní krajiny. — Územ. Plán., Praha, 1: 13—14.
- (1970): Rekultivace ploch devastovaných těžbou. Československá bibliografie. — Acta Ecol. Natur. Region., Praha, 1—2: 115—122.
- (1976): Prognóza krajinoekologických podmínek fytogeografických okresů v ČSR. — Preslia, Praha, 48: 165—185.
- STÖCKER G. et BERGMANN A. (1977): Ein Modell zur Dominanzstruktur und seine Anwendung. 1. Modellbildung, Modellrealisierung, Dominanzklassen. — Arch. Natursh. Landschaftsforsch., Berlin, 17: 1—26.
- ŠTRÝS S. et al. (1981): Rekultivace území postižených těžbou nerostných surovin. — Praha.
- SUKÁČEV V. N. (1915): Vvedenie v učenie o rastitel'nyh soobščestvach. — Moskva.
- (1918): O terminologii v učení o rastitel'nyh soobščestvach. — Ž. Russ. Bot. Obšč. Akad. Nauk, Petrograd, 2/1—2. (suppl.): (1)—(19).
- (1928): Rastitel'nyje soobščestva (Vvedenie v fitosociologiju). ed. 4. — Leningrad et Moskva.
- (1942): Ideja razvitija v fitocenologii. — Sov. Bot., Leningrad, 1942/1—3: 5—17.
- (1944): O principe genetičeskoi klassifikacii v biogeocenologii. — Ž. Obšč. Biol., Moskva, 1944/5: 213—227.
- (1945): Biogeocenologija i fitocenologija. — Dokl. Akad. Nauk SSSR, Moskva et Leningrad, 47: 447—449.
- (1950): O nekotoryh osnovnyh voprosach fitocenologii. — In: Probl. Bot., 1: 449—464, Moskva et Leningrad.
- (1960): The correlation of the concept „forest ecosystem“ and „forest biogeocoenose“ and their importance for the classification of forests. — Silva Fenn., Helsinki, 105: 94—97.
- (1965): Osnovnyje sovremennye problemy biogeocenologii. — Ž. Obšč. Biol., Moskva, 16/3.
- SUKÁČEV V. N. et DYLLIS N. V. [red.] (1964): Osnovy lesnoj biogeocenologii. — Moskva.
- SVOBODA P. (1950): Lesní typy. — Praha.
- (1952): Život lesa. — Praha.
- SYKORA L. (1959): Rostliny v geologickém výzkumu. — Praha.
- SYKORA T. (1983): *Junco effusi-Calamagrostidetum villosae*, významné společenstvo po smrkových lesích v Západních Sudetech. — Preslia, Praha, 55: 165—172.
- TANSLEY A. G. (1920): The classification of vegetation and the concept of development. — J. Ecol., Cambridge, 8: 118—149.
- (1922): vide — A. G. T. (1922).
- (1929): Succession: the concept and is values. — In: Proc. 4th Int. Bot. Congr. Ithaca 1926, p. 677—678, New York.
- (1935): The use and abuse of vegetational concepts and terms. — Ecology, New York, 16: 284—307.
- (1939): The British Islands and their vegetation. — Cambridge.
- THURMANN J. (1849): Essai de phytostatique. — Berne.
- TICHÝ J. (1966): Typologické jednotky a jejich vztah ke srážkám v experimentálním povodí Malé Ráztoky. — Lesn. Čas., Praha, 12: 617—638.
- TISCHLER W. (1955): Synökologie der Landtiere. — Stuttgart.
- TRASS CH. CH. (1964): Voprosy teoretičeskogo obosnovanija metoda sinuzij v fitocenologii. — In: Izučenie rastitel'nosti ostrova Saaremaa. — Tartu.
- (1976): Geobotanika. Istorija i sovremennye tendencii razvitija. — Leningrad.
- TRASS H. et MALMER N. (1973): North European approaches to classification. — In: WHITTAKER R. H. [red.], Ordination and classification of communities, Handb. Veget. Sci. 5: 529—674, The Hague.
- TRAUTMANN W. (1966): Erläuterungen zur Karte der potentiellen natürlichen Vegetation der Bundesrepublik Deutschland 1:200 000. Blatt Minden. — Sch.-Reihe Vegetationsk., Bad Godesberg, 1: 1—137.
- TRAUTMANN W., KRAUSE A. et WOLFF-STRAUB R. (1970): Veränderungen der Bodenvegetation in Kiefernforsten als Folge industrieller Luftverunreinigungen im Raum Mannheim-Ludwigshafen. — Schr. Reihe Vegetationsk., Bonn — Bad Godesberg, 5: 193—205.
- TÜXEN R. (1952): Ein einfacher Weg zur nachträglichen Feststellung von Entwässerungsschäden. — Mitt. Florist.-Soziol. Arb.-Gem., Stolzenau/Weser, ser. n. 3: 128—129.

- (1954): Die Wasserstufenkarte und ihre Bedeutung für die nachträgliche Feststellung von Änderungen im Wasserhaushalt einer Landschaft. — *Angew. Pfl.-Soziol.*, Stolzenau/Weser, 8: 31—36.
- (1955): Das System der nordwestdeutschen Pflanzengesellschaften. — *Mitt. Florist.-Soziol. Arb.-Gem.*, Stolzenau/Weser, ser. n. 5: 155—176.
- (1956): Die heutige potentielle natürliche Vegetation als Gegenstand der Vegetationskartierung. — *Angew. Pfl.-Soziol.*, Stolzenau/Weser, 13: 5—42.
- (1973): Vorschlag zur Aufnahme von Gesellschaftskomplexen in potentiell natürlichen Vegetationsgebieten. — *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.*, Budapest, 19: 379—384.
- (1978): *Bibliographia symphytosociologica*. — *Exc. Bot.*, Stuttgart, sect. B (Sociol.), 17: 45—49.
- TUXEN R. [red.] (1963): Bericht über das Internationale Symposion für Vegetationskartierung vom 23.—26. 3. 1959 in Stolzenau/Weser. — Weinheim.
- TUXEN R. et DIEMONT H. (1936): Weitere Beiträge zum Klimaxproblem des westeuropäischen Festlandes. — *Mitt. Nat. Ver. Osnabrück*, 23.
- (1937): Klimaxgruppe und Klimaxschwärm. — *Jber. Naturhist. Ges. Hannover*, 88—89: 73—87.
- ÚLEHLA V. (1947): *Napojme prameny. O utpění našich lesů*. — Praha.
- ÚLEHLOVÁ B. (1963a): Vliv minerálního dusíku na nitrifikaci. — *Rost. Výroba*, Praha, 36: 834—838.
- (1963b): Vliv fyzikálního stavu půdy na nitrifikaci. — *Rost. Výroba*, Praha, 36: 838—841.
- VASILEVIČ V. I. (1969): *Statističeskije metody v geobotanike*. — Leningrad.
- VESECKÝ A. [red.] et al. (1958): *Atlas podnebí Československé republiky*. — Praha.
- VICHEREK J. (1973): Die Pflanzengesellschaften der Halophyten- und Subhalophytenvegetation der Tschechoslowakei. — In: *Vegetace ČSSR*, ser. A, 5, Praha.
- VOLF F. (1971): Weed communities in different types of agricultural production. — *Sborn. Vys. Šk. Zeměd. Praha, Fak. Agron.*, ser. A, 1971: 181—199.
- VULTERIN Z. (1950): Studie přizemních vzdušných proudů na Harrachovsku v Krkonoších podle vlajkových stromů. — *Rozpr. Akad. Věd*, Praha, cl. 2, 1950/6: 1—31.
- WALTER H. (1951): Grundlagen der Pflanzenverbreitung. 1. Standortstheorie. — In: *WALTER H.*, Einführung in die Phytologie 3, Stuttgart.
- (1957): Die Klimadiagramme der Waldsteppen und Steppengebiete in Osteuropa. — *Stuttgart. Geogr. Stud.*, 69: 253—262.
- (1964): Die Vegetation der Erde in ökologischer Betrachtung. 1. Die tropischen und subtropischen Zonen. ed. 2. — Jena.
- (1970): Vegetationszonen und Klima. — Jena.
- (1979): Allgemeine Geobotanik. — In: *Uni-Taschenbücher 284*, Stuttgart.
- (1984): Vegetation und Klimazonen. — In: *Uni-Taschenbücher 14*, Stuttgart.
- WALTER H. et LIETH H. (1960, 1964, 1967): *Klimadiagramm-Weltatlas*. — Jena.
- WALTER H. et STRAKA H. (1970): *Arealkunde. Floristisch-historische Geobotanik*. — Stuttgart.
- WARMING E. (1895): *Plantefamfund. Grundtraek af den økologiske Plantengeografi*. — Kjøbenhavn.
- WEAVER J. E. et CLEMENTS F. E. (1938): *Plant ecology*. ed. 2. — New York et London.
- WERGER M. J. A. (1977): Effects of game and domestic livestock on vegetation in East and Southern Africa. — In: *KRAUSE W.* [red.], Application of vegetation science to grassland husbandry, *Handb. Veget. Sci.* 13: 149—159, The Hague.
- WERGER M. J. A., LOUPPEN J. M. W. et EPPINK J. H. M. (1983): Species performances and vegetation boundaries along an environmental gradient. — *Vegetatio*, The Hague, 52: 141—150.
- WERNER W. (1983): Untersuchungen zum Stickstoffhaushalt einiger Pflanzenbestände. — *Scr. Geobot.*, Göttingen, 16: 1—95.
- WEST D. C., SHUGART H. H. et BOTKIN D. B. [red.] (1981): Forest succession. — New York etc.
- WESTHOFF V. (1972): Die Stellung der Pflanzensoziologie im Rahmen der biologischen Wissenschaften. — In: *MAAREL E. VAN DER et TUXEN R.* [red.], *Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie*, *Ber. Int. Symp. IVV*, p. 1—12, Den Haag.
- WESTHOFF V. et MAAREL E. VAN DER (1973): The Braun-Blanquet approach. — In: *WHITTAKER R. H.*

- [red.], *Ordination and classification of communities*, *Handb. Veget. Sci.* 5: 617—726, The Hague.
- WHITE F. (1983): The vegetation of Africa. — In: *UNESCO Publ., Nat. Resour. Res. Ser.*, no. 20, Paris.
- WHITTAKER R. H. (1951): A criticism of the plant association and climax concepts. — *Northwest Sci.*, Cheney, Wash., 25: 17—31.
- (1953): A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. — *Ecol. Monogr.*, Durham, N. C., 23: 41—78.
- (1956): Vegetation of the Great Smoky Mountains. — *Ecol. Monogr.*, Durham, N. C., 26: 1—80.
- (1962): Classification of natural communities. — *Bot. Rev.*, New York, 28: 1—239.
- (1967): Gradient analysis of vegetation. — *Biol. Rev.*, Cambridge, 42: 207—264.
- (1970): *Communities and ecosystems*. — London.
- (1978): *Ordination of plant communities*. — The Hague et Boston.
- WHITTAKER R. H. [red.] (1973): *Ordination and classification of communities*. — In: *Handb. Veget. Sci.* 5, The Hague.
- WILLIAMS W. T. et LAMBERT J. M. (1959): Multivariate methods in plant ecology. 1. Association-analysis in plant communities. — *J. Ecol.*, Cambridge, 47: 83—101.
- WILMANN O. (1962): Rindenbewohnende Epiphytengemeinschaften in Südwestdeutschland. — *Beitr. Naturk. Forsch. Südwestdeutschl.*, Karlsruhe, 21: 87—164.
- WOLAK J. (1971): Studies on the industrioclimax in Poland. — *Mitt. Forstl. Bundes-Versuchsanst.*, Wien, 92: 233—244.
- ZACHAR D. (1974): *Názvoslovie, triedenie životného prostredia, krajiny a funkcií lesa*. — *Lesn. Čas. Bratislava*, 20: 127—145.
- ZLATNÍK A. (1944): Vegetační a stanovištní výzkum pro vodohospodářské plánování. — *Sborn. Čes. Akad. Techn.*, Praha, 18: 495—507.
- (1956): Nástin lesnické typologie na biogeocenologickém základě a rozlišení československých lesů podle skupin lesních typů. — In: *POLANSKÝ B. et al.*, *Pěstění lesů III*, p. 317—399, Praha.
- (1976): *Lesnická fytocenologie*. — Praha.
- ZLATNÍK A. et ZVORYKIN I. (1932): Pokus o průzkum periodické proměny lesního a lučního stanoviště. — *Sborn. Vys. Šk. Zeměd., Brno, Fak. lesn., sign. D 19*: 1—129.

REJSTŘÍK

Hesla jsou většinou řazena podle podstatných jmen, popř. jako celkové odborné termíny. Půlčuně vytištěné číslce značí stránky s definicí nebo podrobnějším vysvětlením.

- abundance 75
- acidita aktuální 199
- hydrolytická 197, 200
- potenciální 200
- titrační 197, 200
- výměnná 197, 200
- acidofilní 205
- aditor 49
- aerobióza 201
- aglomerativní postup 100
- agro-ekocyklus 219
- agro-ekoetapa 219
- agro-ekofáze 219
- agro-ekosystém 333
- agro-ekotop 335
- agrofytocenóza 37
- agrotechnika 219
- albedo 223
- alelopatie 34
- alitizace 191
- alleröd 271
- alliancia 109, 142—143
- alofan 179
- alumosilikáty 179
- amenzalizmus 28, 34
- amfiglej 192
- amonifikační bakterie 182, 207
- amplituda ekologická 147—148
- fyziologická 147—148
- tolerance 147
- anaerobióza 201
- analyse factorielle des correspondances 138
- analýza asociací 131, 140
- diferenční 120
- diskriminační 138
- faktorová 138
- gradientová nepřímá 135
- přímá 139
- heterogenity 65
- hlavních komponent 136—137
- — koordinát 137
- korelační kanonická 138
- rostlinného společenstva 63
- vegetační 63
- andosoly 186
- anemogamie 167
- anemochorie 167
- anglo-americké směry 98
- anmór 181, 191—192, 193
- antibióza 34
- antropoekologie 145
- areály rostlinných společenstev 293
- arenozem 185
- aridisoly 185
- aridita klimatu 162
- asanace vod 341
- asanační návrhy 355
- opatření 322—323
- asektátor 49
- asociace 95—98, 100, 102—103, 106—110, 142—143, 326
- asociací 302
- centrální 108
- generální 108
- hlavní 107
- jednopatrová 97
- lokální 108
- regionální 108

- rostlinná 16
- asociační čedič 98
- rod 98
- série 98
- skupina 102—103
- třída 98, 102
- asociace 98
- asocion 96
- aspekt 99
- časově komplementární 27
- fenologický 57—58
- jarní 27, 58, 69
- letní 58
- associatio 109, 142—143
- atlantik 272
- atmosféra 35, 166
- atmosférické srážky 159, 336
- autekologie 145
- autochorologie 277
- autoregulace 25
- average linkage 134
- azonální typ vegetace 258
- bakterie amonifikační 182, 207
- celulólytické 182, 244
- nitrifikační 182, 207
- symbiotické 182
- bakteriocenóza 33
- bazifilní 205
- bilance CO₂ 239
- dusíková 239—240
- energetická 224, 244
- minerálních živin 241—242
- O₂ 239
- radiační 223
- tepla (tepelná) 223—224
- vodní 234, 336—337, 339
- záření 223
- biocenóza 33—34, 38, 239, 244
- klimazonální 34
- biodegradace 201
- biogeocenologie 19
- biogeocenóza 19, 38—39
- biogéographie 12
- bioklima 163
- bioklimatická stupňovitost 163, 165
- zonalita 163
- zóna 163—165, 248
- bioklimatický pás 163, 277

- biom 34, 38, 279, 281
- biomasa 41, 46—47, 69, 77, 81, 83, 225, 238, 251, 323
- biomonitorování změn životního prostředí 347
- biosféra 38, 229—230
- biotop 37
- bod trvalého vadnutí 196
- bonitace ekotopů 327
- porostů 328
- bóra 168
- boreál 272
- boreální jehličnaté lesy 228, 286
- borovina 191
- Bowenův poměr 225
- Braun-Blanquetova škola 95, 106
- Braunerde 189
- bríza 168
- brunifikace 178, 188

- C₃-rostliny 47, 231
- C₄-rostliny 47, 231
- CaCO₃ 200, 205—206, 211
- CAM-rostliny 47
- cenoklina 149
- cenon 92
- cenopopulace 24, 49
- cenotická molekula společenstva 55, 65
- cenotyp 47
- cenóza 23, 145
- díleč 29
- plevelová 333—334, 340
- segetální 335—336
- classcula 98
- classis 109, 142—143
- Clementsův směr 98
- climax pattern hypothesis 257
- cluster 132
- coenocline 149
- community-unit theory 96
- complete linkage 132
- C-stratégové 47
- curyšská škola 105
- curyško-montpelliérská škola 106
- curyško-montpelliérský směr 13, 16, 19, 96, 101, 105, 111, 141, 143, 324
- cyklus biogeochemický 234, 237, 240—241
- geochemický 237

— hydrologický 234
 — obnovovacích fází 59
 — pevninský 234
 — sedimentární 240—241
 Czekanovského diferenční analýza 120
 černice 191
 černoze 187—188, 274, 286
 — degradovaná 187
 červenice 190
 činitelé klimatogenní 149, 155, 170
 číslo hygroskopie 195
 čtvrtohory 268
 DECORANA 138
 deduktivní postup (způsob) 94, 100
 definice extenzionální 92
 — intenzionální 92
 degradace 249, 343
 dekapitace půd 252
 dekompozice organ. hmoty 238
 dekompozitori 33
 demekologie 145
 dendrogram 129, 133—135
 dendrit podobnosti 123
 denitrifikace 201, 240
 denzita populace 73, 76
 destruenti 33, 181
 desukce 336
 dešťový faktor 162
 detrended correspondence analysis 138
 detrit 176, 180, 225
 detritofág 244
 diagram ekologický 104
 — fenologický 72
 — pokrývnosti 264
 — pylový 266—267
 — rozmanitosti 51
 disklimax 256
 disperse populace 41—42, 75, 84
 disturbance 47, 160, 167, 227, 246
 diverzita α 49
 — druhová 49, 250
 divisio 110, 142
 divizivní postup (způsob) 94, 100
 doba obměny fytozasy 227
 doby ledové 268—269, 271
 — meziledové 268
 dolomit 186, 207
 dolomitový fenomén 207
 dominance 76

dominanta 48, 95—96, 98, 105
 dostupnost vody dynamická 195
 — statická 195
 draslík (K) 208
 druh akcesorický 105
 — akcidentální 106
 — budující 49
 — cizí 106
 — diagnostický 92—93, 108, 128
 — diferenciální 92, 96, 107—108, 115
 — euryekní 147
 — eurytermní 147
 — charakteristický 92, 106
 — indiferentní 106
 — komplementární 27
 — nahodilý (náhodný) 106
 — pevný 106
 — preferující 106
 — průvodní 106
 — přídatný 105
 — segetální 333, 336
 — stálý 105
 — stenoeckní 147
 — stenotermní 147
 — věrný 106
 — význačný 92, 96, 106—108
 — absolutní 108
 — lokální 108
 — ohniskový 108
 — regionální 108
 — teritoriální 108
 dryas 271
 dusičnany (nitráty) 207
 dusík (N) 206, 212
 dy 194
 dýchání 224
 dynamická hodnota druhu 261
 — rovnováha 24, 27, 29
 dynamika lučních porostů 332
 — rostlinných společenstev 261
 — vegetační 246
 E (étage — patro) 52
 ecocline (ekoklina) 149
 edafon 176, 181
 edafotop 37, 146, 326
 edifikátor 49, 100
 edge effect 66
 efarmonická konvergence 14
 efarmonie 45

efekt podkovy 137
 — rohový 66
 — skleníkový 154
 efemerní (rostliny) 57, 283
 efemeroidní (rostliny) 57
 efemeroidy 27, 57
 efeméry 58
 Eh 200—201
 ekobiomorfa 100
 ekodiagram 19
 ekofáze 46, 214
 — limózní 214
 — litorální 214
 — terestrická 214
 ekofyziologie 145
 ekoklina 149
 ekologická amplituda 147—148
 — indikace agro-ekotopů 335
 — konstituce druhů 46
 — řada 18, 104, 139, 149, 323
 — skupina druhů 46
 ekologie 145
 — člověka 145
 — imisní 348
 — krajinná (krajiny) 145, 349
 — populační 145
 — rostlinná 145
 — systémová 145
 — živočišná 145
 ekosystém 37, 39, 244
 ekosystémové pojetí 265
 ekosystémy moří 229
 — souší 228
 ekoton 61, 85
 ekotop 37, 324
 ektomykorrhiza 182
 emise 222, 343—345
 endomykorrhiza 182
 energetická brána 33
 energetický dodatek 233
 energie slunečního záření 151, 153
 enkapse 110
 epifyt 33, 45
 epifytismus 34
 epilimnion 210
 epilitorál 214
 equitability 51
 erg 185, 283
 eroze větrná 169—170
 — vodní 340

estonský synuziální směr 97
 euhydofyty 46
 eukleidovská distance 131
 euklimax 256
 eulitorál 214
 euochtofyty 46
 euryaleutický typ pobřeží 215
 eutrofizace vody 212
 evaporace 162, 167, 336
 evapotranspirace 224—225, 336
 eveness 51
 evoluce ekosystémů 263
 explerenty 47
 extrazonální vegetace 281
 faciace 99
 facie 102, 110
 — geografická 98
 faciální degradační fáze 109, 249
 facies 99
 faktory abiotické 37, 337
 — agro-ekologické 333
 — antro-po-zoogenní 37, 215
 — biotické 37
 — edafické 55, 175
 — ekologické 35, 145, 201
 — primární 145—146
 — fyzikální 209, 234
 — geodynamické 252
 — chemické 146, 211
 — klimatické 60, 149, 224
 — mechanické 146
 — pedogenetické 175, 249
 — prostředí 35, 316
 — půdotvorné 175
 — stanovištní 35, 316
 — synekologické 146
 — topografické 161
 — zoogenní 55, 215
 fanerofyty 44—45
 FAR (fotosynteticky aktivní radiace) 150,
 230—231, 244
 fáze degradační (faciální) 109, 249
 — dorůstání 59
 — iniciální 250
 — limózní 46
 — litorální 46
 — obnovovací 59
 — rozpadu 59
 — optimální 59, 250

— počáteční 250
— sukcesní 250
— terestrická 46
— závěrečná 250
— zmlazovací 59
federace 96, 98
federion 96
fen 181, 193
fén (föhn) 161—162, 168
fenofáze 44, 57, 69, 71, 73
fenologická periodičita 69, 71
feozemě 187
feralit 191
feralitizace 178, 191
fersialitizace 178
finská škola 97
fixace dusíku 240
fixátoři dusíku 181—182
flóra 23
floristicko-fytocenologický směr 105, 307
Floristicko-sociologická pracovní společnost 17
fluvisoly 191
forma vrzstová 14—15, 44—46, 100, 142
— životní 14, 44, 45—46
formace 19, 93—94, 96—98, 102—103, 106, 110, 142, 250, 281—287
— klimaxová 19, 30, 250, 279
— rostlinná 14
— zonální 163
formační podtřída 94
— skupina 94, 102—103
— směr 94, 101
— třída 94, 102—103
formion 96
formy atmosférických srážek 159
fosfor 208, 212, 243
fotoperiodismus 166
fotorespirace 231
fotosynteticky aktivní záření viz FAR
fotosyntéza 165, 224, 232
föhn viz fén
fratrie (formací) 102—103
frekvence populace 75
— kořenová 76
— stonková 76
frekvenční křivka 65, 76—77
frygana 285
fulvokyseliny 180
funkce rostlinných společenstev (fytoceenóz, vegetace) 303

— asanačně rekultivační 305
— bio-homeostatická 305
— hygienická 340
— kulturní 305
— mimoprodukční 303
— půdoochranná 303
— vodohospodářská 303, 341
— zdravotně hygienická 305
furthest neighbor 132
fuzzy množina 93
fylocenogeneze 246, 263
fylosilikáty 179
fytoceenologická hodnota (druhů) 84
— nomenklatura 141
fytoceenologie 12, 14, 16, 87, 93, 348
— experimentální 12, 347
— globální 302
— imisní 348
— na druhou 302
— numerická 129
— stacionární 347
fytoceenon 92
fytoceenóza 23, 31, 33, 44, 57, 60, 89, 94, 97, 101, 337
— anizofyotoklimatická 171
— izofyotoklimatická 171
— lesní 325, 355
— luční 332
— náhradní 37, 355
— primární 37
— přirozená 37, 325, 355
— ruderalní 37
— sedentární 35
— sekundární 37
fytoekologie 145
fytofág 33
fytoklima 150, 170, 337
fytomasa 225
fytoparazit 33
fytosociologie 12
fyziognomický směr 93—95, 142
fyziognomie 15, 93, 96
fyziochor 296
fyziotop 296
garrigue 285
geobiocenologický směr 324
geobiocenóza 38—39, 296—297, 336—337
geobotanika 12, 14, 100
geofyty 44—45

glaciály 268
glej 192
gradient ekologický 35, 91, 104, 137, 139, 147, 212—213, 247
— ekosystémů 149
— stanovišť komplexní 149
— stoupající hladiny podzemní vody 202
— teplotní 209
— v čase 265
— v druhovém složení 137
— vegetační 18, 20
— vlhkostní 31, 89
— vodního potenciálu 237
group average 134
günz 268
gyposofilní 209
gyttja 193
hadec 207
halofilní 206
— vegetace 22
halofytní společenstva 206
halofyty 196, 206, 235—236
halomorfní půdy 193, 198, 206
halosérie 252, 255
hamada 283
heliofyty 166, 196, 232
heliosciofyty 166
hemikryptoftyty 44—45
hemiparazity 45
herbicide 222
heterotonia 125
historie vegetace 266
hmotnost pohoří 155—156, 289
hnědozemě 188—189, 285
hnilokal 194
hnojení 219
holistický přístup 15
holocén 270, 272
holocoen 38
homeostáze 25
— krajiny 353
homogenita (společenstva) 29, 64, 67
homotermie 210
homotonia 124
horizont půdní 35, 182
— — diagnostický 182
— — genetický 182
horizontální uspořádání rostlinného společenstva 52, 55, 71

hornina matečná 175, 251
horniny karbonátové 175
— křemenné 175
— pevné 175
— silikátové 175
— sypké 175
horse shoe effect 137
hořík (Mg) 207
hranice fytoceenóz 62
— — divergentní 62
— — konvergentní 62
— lesa 155—156, 275
— rostlinných společenstev 61, 85, 321
— vegetační 155
humáty 180
humidita klimatu 162
humifikace 177, 180
humifyty 205
humikolní 205
huminy 180
humus 180, 197, 244
— artropodový 181
— lumbricidní 181
— surový 180, 206
— tangelový 181
humusové uhlí 180
hustota populace 73—74, 76
hydriická účinnost vegetačního krytu 341
hydrobiocenóza 38, 296—297
hydrofáze 46, 214
hydrochtoftyty 46
hydrosérie 252, 255—256
hydrosféra 35
hydrotermický graf 163
hydrotypy 46
hygrofilní 201
hygrofyty 196
hypolimnion 210
hypsoreliéf 155
chamaefyty 44—45
charakteristické číslo 137
charakteristický vektor 137
cheluvace 177
chlorit 180
chord distance 135
IAVS 17
illimerizace 177—178, 188
illit 180
imise 215, 222, 342—343, 345—346

imisní holiny 339, 347—348
 — oblasti 342
 — zátěž 343
 importance value 84, 99
 index α 50
 — aridity 162
 — asimilační plochy 230
 — druhové korelace 139
 — informační 50
 — Jaccardův 120
 — Kulczynského 120
 — of association 139
 — podobnosti 119—120
 — Shannon-Wienerův 50
 — Simpsonův 51
 — Sørensenův 120
 — Steinhausův 120
 — vyrovnanosti 51
 — vzdálenosti 131
 indikace agro-ekotopů 335
 — ekologického potenciálu území 323
 — ekologických faktorů 149, 331
 — vlastností stanoviště 323—324
 indikační druhová skupina 108
 — hodnota druhu 149, 317, 331
 individualistické pojetí 18, 20, 30, 91, 99, 265
 individuální logické 89, 91
 induktivní (postup) 100
 industrioklimax 347
 integrované pojetí 31
 intenzita shlukovitosti 85
 interakce mezidruhové 33
 intercepce dopadajícího záření 231
 — srážek 173, 337
 interglaciály 268
 International Association for Vegetation Science 17, 143
 International Phytogeographic Excursions 17
 intrazonální vegetace 279
 ionty výměnné 197
 IPE 17
 izohyeta 159
 izoterma 154, 158
 jedinci generativní 42
 — rostlinní 41
 — senilní 42
 — virgální 42
 jednotka fytoecologická 96
 — klasifikační 60

— klimaxová 98
 — mapovací 319, 353
 — půdní 175
 — sukcesní 98
 — synuziální 19, 96—97
 — vegetační 91—92, 101, 142—143, 319
 — — konkrétní 96
 jemnozrno 194, 197
 jíl 194
 jílové minerály 179
 kalcifilní 205, 208
 kalcifobní 205
 kambisoly 189
 kaolinit 179, 197
 kapilární kapacita půdy 195—196
 kar 193
 kaštanozemě 187, 286
 katéna půdní vegetační 20
 kationty výměnné 181, 197—199
 klasifikace 89
 — aglomerativní 131, 132—134
 — divizivní 131
 — formační 15, 94, 307
 — fylocenogenetická 102
 — fytoecologická 93
 — hierarchická 88
 — historicko-genetická 102
 — monotetická 131
 — numerická 131, 141
 — polytetická 132—134
 — půd 185
 — rostlinných společenstev 105
 klima 149
 — aridní 162
 — etéziové 284
 — humidní 162
 — mediteránní 284
 — místní 150
 — porostní 170
 — vegetační 170
 — vnitřní 150
 klimadiagram 163—164
 klimatop 37, 146, 326
 klimax 15, 19, 249—250, 255, 257, 309
 — edafický 258, 279
 — klimatický 257
 — půdní 252, 279
 klimaxová formace 19, 30, 250, 279
 — poloha 279
 klimaxový roj 259

kód fytoecologické nomenklatury 143
 koeficient homogenity 67
 — homotony 125
 — konkurenční 43
 — korelační 137
 — obměny fytoecologie 227
 — podobnosti 67, 119—120
 kolísání podzemní vody 202—203
 koloběh dusíku 239
 — geochemický 237
 — kyslíku 238
 — oxidu uhličitého 238
 — síry 243
 — uhlíku 238
 — vody 234
 koloidní částice 197
 kolonie 99
 komenzalismus 28, 34
 kompetice 24
 komplementarita ekologických faktorů 149
 komplex humuso-jílový 180—181
 — humuso-zeolitický 181
 — klimaxový 40, 258
 — kulturní krajiny 301
 — organo-minerální 181
 — půdní 181
 — sorpční 181, 197
 — společenstev 301
 — vegetační 301
 kondominanta 49
 kongregace 103
 konkurence 24, 34
 — mezidruhová 25, 44
 — vnitrodruhová 24
 konkurenční hierarchie 265
 — schopnost 25
 konsociace 96—98
 konsociety 98
 konsocion 96
 konstanta (druh stálý) 96, 105
 kontinentalita klimatu 289
 kontinuum vegetační 31, 91, 93, 306
 konvekce vzduchu 224
 konzorcie 33
 konzort 33
 konzumenti 33, 244
 kooperace 34
 koprofágové 244
 korelace cenologická 92
 — mezi druhy 139

kosení 219, 274
 kovy těžké 207—208
 krajina 296
 — blízká přirozené 297
 — devastovaná 297, 299
 — geogenní 301
 — klimatogenní 301
 — kultivovaná 297—298
 — kulturní 297, 358
 — narušená 297—298
 — přirozená 296
 krajinné složky 297
 krajinný celek 297
 — prostor 297
 kryofyty 158
 kryosoly 185, 287
 kryptofyty 45
 kryptopodzol 189
 kulticenóza 37
 kumulativní pokryvnost listoví (LAI) 232
 kvalita píce 329
 kvartér 268
 květena 23
 kvocient pluviotermický 162
 kyselina sírová 345
 — siričitá 345
 kyseliny huminové 180
 — hymatomelanové 180
 — humusové 180
 kyselost půdy 199—200
 — — celková 200
 — — titrační 200
 — srážek 243
 kyslík 211
 LAI (leaf area index) 226, 232
 laterit 191
 látky organické 180, 205, 251
 lavina 160
 legenda (mapy) 319
 leningradská škola 101—102
 lenitické pobřežní okrsky 215
 lesivace 178
 lesní lemy 62
 — pláště 62
 — typ viz typ lesní
 lesnictví 324
 lesostepí 228, 236, 269, 274
 liány 45
 limes convergens 62

— divergens 62
listoví erektofilní 232
— planofilní 233
litorál 214
litosérie 252—253
— karbonátové 254
— silikátové 254
litosféra 35, 175
litosoly 185
litozemě 185
lixivace 177
lokalita 37
lotické pobřežní okrsky 215
lukařství 329
luvisoly 189
luzem 189

macchie 228, 236, 285
makroelementy 237
makroklima 150, 279
makropórovitost (půdy) 195
makrorelief 155
malakocenóza 23
mangrove 235, 282
mapa aktuální 308, 321
— barevná 321
— biogeografická 349
— černobílá 321
— geobotanická 19, 306, 328, 339, 349
— luční vegetace 330
— navrhovaných opatření (úprav) 351, 353
— odvozená 316, 318, 331
— paleovegetační 309
— podkladová 320
— potenciální přirozené vegetace 311—312, 314
— přírodní vegetace 309
— přirozené vegetace 358
— — odpovídající stavu prostředí 313, 315
— reálné vegetace 308—310
— rekonstrukční 299, 308—309, 338, 351—352
— rekonstruované přirozené vegetace 311—312, 351
— současného stavu vegetace 351—352
— stanovištní 321
— typologická 328
— vegetační 306, 355
— vlhkostních stupňů 318, 331
mapovací techniky 320
mapování geobotanické 21, 306, 308, 311, 338
— kompilační 319

— přímé 318
— rekonstrukční 309
— vegetační 95, 306
masožravec 33
matice fytoocenologické tabulky 111
— korelační 137
— kovarianční 137
— podobnosti (podobnostní) 111—122, 129, 132
— vzdálenosti 132
mediteránní tvrdolisté lesy 8, 260, 285
megafanerofty 45
mechanické složení půdy 194
merocenóza 29—30, 33, 61, 215
merotop 29, 33, 61
metalimnion 210
meteorologicky aktivní povrch 149—150, 153, 251
metoda bodová 76, 78, 329
— centroidu 133
— dendritová 112
— grafická 78
— jednoduché cesty 132
— Klappova 83, 329
— koincidenční 317
— kvadrantů 75
— liniová 78
— minimální variance 134
— minimálního součtu dvojmocnin vzdálenosti 134
— mnohonásobného průměrování 138
— náhodných párů 74
— nejbližšího jedince 75
— souseda 74
— průměrné cesty 134
— sítě 320
— transektů 320
— úplné cesty 132
— vegetační rekonstrukce 328
— Wardova 134
metody numerické 101, 129, 140
— seriační 138
— typologie lesů 324
— — fytoocenologické 324
— — smíšené 324—325
— — stanovištní 324
— vegetačního mapování 318
mezidruhová vazba 140
mezinárodní fytogeografické exkurze 16
Mezinárodní společnost pro studium vegetace 17, 143, 266

Mezinárodní stanice pro středomořskou a alpskou geobotaniku 13, 16, 107
mezofanerofty 45
mezofilní 201
mezofyty 196, 236
mezoklima 150
mezoreliéf 155
migrace látek 177
mikroelementy 237
mikrofanerofty 45
mikroklima 150
mikropórovitost (půdy) 195
mikrorelief 155
mindel 268
mineralizace 177
mineralomasa 242
minimiearé 65—67
minimum variance 134
míra množivosti 43
— podobnosti 131
— úmrtnosti 43
mnohohoroměrné škálování 138
množivot (druhu) 24, 43
model sukcese facilitační 265
— — inhibiční 265
— — toleranční 265
— — usnadňující 265
moder 181, 206
modifikace prostředí 27
molisoly 187
monitorování změn životního prostředí 347
monocenóza 25, 48—49
montmorillonit 180, 197
monzunové lesy 282
mor 180
mortalita 43
moře 209, 211—212, 229, 281
mos 181, 193
moskevská škola 101—102
mozaika horizontální 55
— hrubozrná 55—56
— jemnozrná 55
mozaikovitost edafotopická 55
— fytoenní 55
— zoogenní 55—56
mráz přízemní 153—154
— travní 154
mrazová kotlina 157
mrazové jezero 157
mul 181, 206

multidimensional scaling 138
multilaterální diferenciace syntaxonů 108
mutualismus 34
mýcení lesů 217, 220, 302
mykocenóza 23, 33
mykorrhiza 201, 207

naleziště 37
námraza 161
nanofanerofty 45
náslat' 181, 192
nasycení sorpčního komplexu 200
natalita 43
nauka o vegetaci 12
navrhování zeleně 358
nearest neighbor 132
nekrofágové 244
neolitická zemědělská revoluce 272
neolitické osídlení 303—304
neutralismus 34
neutrofilní 205
niche 46
nika 46
nitráty (dusičnany) 207
nitrifikace 207
nitřikační bakterie 182, 207
— schopnost půdy 207
nitrofilní 207, 217
nodum 92
nomenklatorická komise 143
— pravidla 143
nosná kapacita prostředí 24, 43

oblast aridní 159
— klimaxová 258
— monzunová 163, 168
— periglaciální 269
— vegetačně geografická 322
obnova lesů 220
obrat (obměna) fytofas 227
obsah solí 211
oceán 209, 212, 229, 240
oceánita klimatu 289
oddělení 110, 142
odolnost fytoocenózy 29
odvodňování 219
oglejení 178
ohně 217
ochrana přírody 355
— vegetačního krytu 355

— a tvorba životního prostředí 322
 ochtohydrofity 46
 okruh společenstev 103
 okus rostlin 216
 opad 176, 225, 244
 opadanka 180
 opadavé listnaté lesy 285
 optimum ekologické 147
 — fyziologické 147
 — růstové 147
 opuka 186
 orba 217
 ordinace 91, 135–136
 — ekologická 105
 ordinační graf 129, 137
 — osy 137
 — prostor 137
 ordo 109, 142–143
 ordulus 98
 organismální pojetí 20, 30
 organismus komplexní 19, 30, 250
 organismy půdní 181
 organosoly 193
 ovzduší 166
 oxid siřičitý 345
 — uhličitý 211
 pacienti 47
 paleoekologie 266
 paleoekosystém 266
 paleoetnobotanika 266
 paleoflóra 266
 paleogeobotanika 266, 309
 paleoklimax 270
 paleovegetace 266
 panformace 96–97
 panformion 96
 pangregace 103
 panklimax 256
 paračernozem 187
 parahnědozem 189
 paraklimax 256, 279
 pararendzina 187
 paraziti 244
 parazitismus 34
 pařeziny 220
 pásmovitost teplotní 154
 — vegetační 277
 pastva 217, 274
 pastvinářství 329
 paternia 191
 patro (vegetační) 51–53, 60, 69, 70, 96–97, 99, 250
 patrovitost 53–54, 69–70
 pattern 20
 — analysis 71, 85
 pedogeneze 177, 182
 — monocyklická 185
 — polycyklická 185
 — polygenetická 185
 pedosféra 35
 pedotaxon 175
 pelochtofity 46
 pelochtotrofity 46
 peloidy 193
 periody klimaticko-vegetační 271
 pesimum růstové 147
 pesticidy 222
 pestrost místní 49
 pF 195
 pH 199–200, 211, 344
 písek 194, 202
 — vátý 204
 pískomilný 202
 plagioklimax 256
 plakorní poloha 279
 plánování rajonové 349
 — regionální 349
 — územní 322, 348–349
 plastosoly 190
 plazma půdní 180
 plocha minimální 65
 — studijní 63–66, 261, 263
 — trvalá 71, 261–262, 345
 plochy paralelní 263
 ploška zkusná 74–77
 plotless sampling techniques 74
 pobřežní okrsy lenitické 215
 — — lotické 215
 početnost populace 75
 podhorizonty (půdní) 182
 podmínky ekologické 35
 — prostředí 35
 — životní 35
 podnebí 149
 podobnost floristická 67, 119
 — — kvalitativní 119–120
 — — kvantitativní 119–120
 — — střední 124
 — parciální 124

podřád 109, 142–143
 podsvaz 97, 109, 142–143
 podtřída 109, 142–143
 — formační 94
 podzol 189–190, 286
 — humusový 189
 — humuso-železitý 189
 podzolizace 178
 pohyb vody 210
 point-centered quarter method 75
 point-intercept method 76
 point-quadrat method 76
 pokryvnost bazální 79
 — kmenů 79
 — listoví 226, 230, 232
 — populace 76
 polní hospodářství 333
 polopouště 159, 228, 278, 283–284
 — kontinentální 286
 polycenóza 25, 43, 48–49
 polykormon 41
 populace cenotická 23
 — druhová (rostlinná) 18, 23, 41–43
 porovitost půdy 195
 — — kapilární 195
 — — nekapilární 195
 postklimax 256, 281
 postup deduktivní 94
 — divizivní 94
 — induktivní 94
 — maticový 120
 — síťový 78, 122
 potenciál krajiny přírodní (ekologický) 299
 — produkční 327
 — vodní (kapilární) 195–196, 237
 pouště 159, 228, 236, 278, 282, 284
 — extrémní 283
 — chladné 164
 — kontinentální 286
 — subtropické 163, 235, 282
 — vysokohorské 236, 286
 prach 194
 prakrajina 296
 pravidlo ekologické individuality druhu 30, 91
 — konstance 96
 — kontinuity vegetačního krytu 30
 — mnohorozměrnosti variability vegetačního krytu 30
 preboreál 272
 predace 34

predátoři 244
 preklímex 256, 281
 prerie 236, 286, 300
 princip relativní stálosti stanoviště 149
 — synergie 146
 principal component analysis 137
 — coordinates analysis 137
 procenóza 29
 proces černoziemní 178
 — hnědoziemní 178
 procesy anaerobní 196
 — klimatogenní 149, 170
 — pedogenetické 177, 182
 — — hydromorfní 178
 — — jednoduché 177
 — klimatogenní 178
 — — komplexní 177–178
 — půdotvorné 177, 182
 — redukční 196
 producenti 33, 244
 produkce fotosyntetická 224–225
 — primární 225–227, 231, 238, 244
 profil fytocenózy (společenstva) vertikální 70–71
 — — půdní 182, 184
 — — komplexní 185
 profundál 214
 prostředí biocenózy 37
 — — vnitřní 37
 — dílčí 29, 33, 61
 — hydrické 35
 — mořské 209
 — sladkovodní 209
 — suchozemské 35–36, 146
 — terestrické 35
 — terestricko-hydrické 35
 — vnější 34
 — vodní 35–36, 146, 209
 — životní 34
 protoranker 186
 protorendzina 187
 proudění vzduchu 173
 — — laminární 173
 — — turbulentní 173
 provozní cíl 327
 prvky biogenní 237
 — indiferentní 237
 — jedovaté 237
 — logické 38
 — makrobiogenní 237

— mikrobiogenní 237
předpověď změn fytoceenóz 323
přítok vody podpovrchový 336
— — povrchový 336
psamofilní 22, 202, 204
psamosérie 252, 254
pseudoglej 191—192
pseudoglejení 178
pseudorendzina 187
psychofyty 158
půda 175
— lesivovaná 189
půdní zralost 335
půdy aklimatogenní 175
— alkalické 193, 200
— dolomitové 198
— dvoufázové 184
— feralitické 190
— fersialitické 190
— hadcové 198, 207—208
— halomorfní 193, 198, 206
— hnědé 188
— hydromorfní 191, 201
— illimerizované 189
— izohumické 187
— klimatogenní 175
— karbonátové 186, 200
— lateritické 282
— luční 191
— nivní 191
— organogenní 193, 200, 205
— podzolované 189
— pouštní 185
— prérijní 187—188
— rašelinné 193, 286
— serpentinové 207
— slané 193
— subhydričné 193
— surové 185
— trojfázové 184
— tundry 185
pyramida věková 42
quasi-organismus 31
rambla 191, 254
rajonování lesů 328
rámeček 185
rank syntaxonu (vegetační jednotky) 92, 109,
127, 142—143

rankery 186
rašelina 181
rašelinění 178
rašelinisté 32, 193, 205, 336, 339
reakce půdy (půdní) 148, 199—200
— vody 211
reciprocal averaging 138
redox potenciál 200
reducenti 33
redukce dat 130
redukcionistické pojetí 265
reg 185, 283—284
regenerace (regeneration) 250, 259—260
— cyklická 247
regosoly 185
regozem 185
rekonstrukce typologická 327
rekultivace 355
rekultivační návrhy 355
relaskop 79
relief 155, 161
rendziny 186—187, 207
repartice 20, 41
reprodukční potenciál druhu 43
resilience 29
respirace 238—239
revegetation 250
rezistence 29
režim dusíku 206
— pluviotermický 162—163
— radiační 150
— srážkově teplotní 162, 175, 251
— srážkový 159, 247
— světelný 28, 165, 170, 210
— teplotní 154, 158, 171—172, 209, 247
— — kontinentální 154
— — oceánský 154
— vlhkostní 173
— vodní 195, 201, 337, 340
— vzdušný 195
rhizosféra 54, 60
ripál 214
rod unionů 98
riss 268
rodina 99
rostlinná sociologie 12, 16, 21
rostlinný útvar 95
rostlinstvo 23
rostliny efemerní 57, 283
— efemeroidní 57

— mykotrofní 347
— slunobytné 166
— stínobytné 166
— světlomilné 166
rovnice deterministické 44
— energetické bilance porostu 224
— Fisherova 50
— konkurenční 43
— logistická 43
— Lotkova-Volterrova 43
— Prestonova 49
— Verhulstova-Pearlova 43
rozložení geometrické (hustoty) 49
— log-normální (hustoty, počtu druhů) 49
rozmanitost druhová viz diverzita
rozmístění (disperze, repartice) 41
roztok půdní 196
R-strategové 47
rubefikace 190
ruské a sovětské směry 100
růstová křivka populace 43
— rychlost 43
Rübelův geobotanický ústav 13, 16, 105

řád 107, 109, 142—143
řada ekocentrická 326
— ekologická 18, 103, 139, 149, 202, 213, 248,
323

sádrovec 208
salinita 211
sapropel 194
savá síla kořenů 196
savana 228, 278, 282—283, 300
sciofyty 166, 196, 232
semimerzní stanoviště 215
semipodzol 189
seral communities 19
sere 250
série 143, 249
— hnědozemní 254
— hydrarchní 252
— půdní vývojová 251
— pyrogenní 261
— rendzinová 254
— sukcesní 250, 252, 254, 275
— xerarchní 252
serklímax 256
serpentin 207
sešlapávání 216

severské směry 95—98
shluk snímků 132
Schwermetallpflanzen 208
Schwermetallvegetation 208
Schwerpunktart 108
sieroze 188, 286
SIGMA 16, 107
sigmasociace 301—302
sigmatismus 107
single linkage 132
síra 208
skelet půdní 194
sklerofylní dřeviny 232, 235
skupina asociací (asociační) 102—103, 106
— formační 94, 102—103
skupiny druhů ekologické 46
— — fytoceenologické 108
— — socio-ekologické 46
— — sociologické 108
— — stálostní 115
— ekologických faktorů 146
— krajinných typů 299—301
— plevelů ekologické 333
— — ekologicko-sociologické 335
slatina 181, 206
slatinění 178
slatinisté 336
slinovatka 187
slínovec 186
složení druhové kvalitativní 48, 71
— — kvantitativní 48, 73
— floristické 41
— rostlinného společenstva 41, 48
složky strukturně ekologické 60
sluneční (solární) konstanta 150
směny paleoklimaxů 248, 270
— (rostlinných) společenstev 247
— — antropogenní 248
— — edafogenní 248
— — endogenní 247, 249
— — exogenní 247
— — klimatogenní 247
— — zoogenní 248
smíšené lesy mírných zón 228
smonica 188
snímek fytoceenologický 68
— letecký 320
— vegetační 68—69, 89, 111
sociabilita 69, 84
sociace 17, 96—97, 100, 102

sociés 99
societa 19, **98**—99
socio-ekologická skupina druhů 46
socion 96
sodík (Na) 183, **193**, 198, 200, 206
solární konstanta 150
soli rozpustné 206
— sodné 193
solod' 193
solončák **193**, 286
solonec 193, 286
sorpční kapacita aktuální **197**—198, 200
— — maximální **197**, 200
specifická růstová rychlost 43
spektrum biologické 15
— pylové 266
— růstové (populace) 41—**42**
— sluneční 151
— stanovištní 323
společenstva antropogenní 273
— arktická 294
— atlantická 294
— boreální 294
— kontinentální 294
— mediteránní 294
— nitrofilní 206
— paseková **217**, 339
— plevelová 217
— psamofilní 339
— rašelinistní 205
— ruderalní 222
— segetální 336
— středoevropská 294
— subatlantická 294
— subkontinentální 294
— submediteránní 294
— synantropní 273
společenstvo 143
— chionofilní 160
— chionofobní 160
— klimaxové **34**, **250**
— lemové 61, 66
— náhradní **215**, 302
— optimální 251
— pláštové 61, 66
— rostlinné **23**, 31, 63, 89, 95, 101, 246, 277,
338
— ruderalní 222
— subklimaxové 258
— trvalé **257**, 279

— zonální 339
— živočišných konzumentů 244—245
sporomorfa 266
spraš **269**, 271
srážky atmosférické **159**, 336
— horizontální **161**, 338—339
— kyselé 345
S-strategové 47
stabilita fytoocenózy **29**, 227
stadium degrační 325
— iniciální 250
— optimální 251
— pasekové 260
— přechodné 250
— půdního vývoje 175
— sukcesní 250
— — blokové **258**—259, 279
— — závěrečné 250—251, **255**
— vývojové 29, 325
stagnoglej 191
stálost druhu 105, **113**
stálostní křivka 124
standardizace dat 130
stanovení biomasy 81, **83**, 329
stanoviště 37
— demerzní 215
— emerzní 215
— hydrické 249
— mezické 249
— semimerzní 215
— submerzní 215
— xerické 249
stařina **225**, 244
Station Internationale de Géobotanique Méditerranéenne et Alpine **16**, **107**
statut jednotky 109
Stauwassergley 191
stavba rostlinného společenstva (vertikální) 51
stejnorodost fytoocenózy 29
— souboru snímků 124
stem cower 79
stenosaleutický typ pobřeží 215
step **228**, 236, 269, 274, 278, **285**—286, 300
— kontinentální 285
Steppenheidetheorie 303
stín červenozelený 171
— dešťový **161**—162
— zelený 171
strategie životní 47
strategové konkurenční 47

— ruderalní 47
— snášející stres 47
stratified sampling 64
stratifikace (patrovitost) 53
stratum (patro) 51
stres 47
struktura populace věková 41—**42**
— půdy 195
— rostlinného společenstva 41, **51**, 94, 105
— tabulky blokové 128
— — diagonální 116, **128**
— velikostní 41
strukturně ekologické složky společenstva 58, **60**
stupeň alpský **288**, **293**
— horský 292
— kolinný **288**, **290**—291
— montánní **288**, **292**
— nivální **288**, **293**
— nížinný 289
— oreální **288**, **292**
— pahorkatinný 290
— planární **288**, **289**—290
— podhorský 292
— sněžný 293
— subalpský **288**, **292**—293
— submontánní **288**, 291—**292**
— subnivální **288**, **293**
— suprakolinný 288
— supramontánní **288**, **292**—293
— vysokohorský 293
stupně bioklimatické **165**, 322
— narušení území 314
— synantropizace stanoviště (krajiny) **314**, 322
— vegetačně limnologické **213**—**214**
— vegetační 287
— věrnosti 106
— vlhkostní **317**—318, 331
— výškové 288
stupnice Braun-Blanquetova 80
— Dominova **80**, 84
— početnosti 75
— pokryvnosti a početnosti (kombinovaná) 69,
80
— pokryvnosti 80
stupňovitost bioklimatická **163**, 165
— teplotní 155
— vegetační (výšková) **155**, 165, 277, 281,
287—289, 290, 309
suballiancia **109**, 142—143
subasociace 97, 102—103, **108**, 142—143, 326

subassociatio **109**, 142—143
subatlantik 272
subboreál 272
subclassis **109**, 142—143
subdominanta 49
subformace **94**, 96—97
subformion 96
subklimax **256**, 279
sublitorál 214
subordo **109**, 142—143
subripál 215
substituce ekologických faktorů 147—148
subtyp půdní 185
subvarianta 109
sukcese 247, **249**, 265—266, 323
— aktuální 247
— alogenní 247
— autogenní 247
— cyklická 247
— degrační 249
— endodynamická 247
— exodynamická 247
— geologická 247
— hologenetická 247
— klimatogenní 247
— obligátní 265
— paleogenní 247
— primární 249—**250**
— regresivní 250
— retrogresivní 250
— sekulární 247
— sekundární 221, 249, **259**, 261, 343, 347
— staleté 247
— technogenní 249
— topografické 248
sulfátofilní 208
sum of squares 134
supralitorál 214
svaz 97, 107, **109**, 142—143
světelný kompenzační bod fotosyntézy 165
symbiologické vědy 12
symbiont 33
symbióza 34, 37
symfenologie 69, **71**
symfytoecologie 302
synantropní vegetace 22
syndynamika 246
synekologie 145
synekosystém **39**, 338
syngeneze 246

synchorologie 277
 synchronologie 266
 synsímek 302
 syntaxon 91—92, 109, 143
 syntaxonomie 87, 89
 syntaxony hlavního ranku 109—110
 — vedlejšího ranku 109—110
 synuziální jednotky 96—97
 synuzie 33, 38, 60, 97
 syrozemě 185
 systém anemo-orografický 169—170
 — curyško-montpelliérský 142
 — formační 142
 — fyziognomický 106
 — hierarchický 87, 91—92, 94, 96, 101
 — klasifikační 87, 92, 94, 106
 — syntaxonomický 109
 — typologický 87
 — vegetační 95
 sytost (místní) 49
 sytostní deficit 234
 — doplněk 167

 škola Braun-Blanquetova 95, 106
 — curyšská 105
 — curyško-montpelliérská 106
 — ekologické ordinace L. G. Ramenského 103
 — finská 97
 — leningradská 101
 — moskevská 101—102
 — Scamoniho, Passargeho a Hofmanna 108
 — uppsalská 13, 17, 94, 95—96
 švédský přístup 97

 tabelární syntéza 111
 tabulka čtyřpolní 140
 — diferencovaná 115, 117—118, 127
 — dílčí 115—116
 — fytoocenologická 111
 — hrubá (snímků) 112—113
 — charakterizovaná 128
 — přehledná 123
 — stálostní 114—115
 — synoptická 124, 126
 Tagwassergley 191
 tajga 236, 269, 278, 281, 286—287, 300
 takyr 185
 tangel 181
 taxocenóza 23, 215
 taxonomie půdní 185

 techno-antropocenóza 38, 296—297
 tenagofyty 46
 teorie fyziografická 249
 — monoklimaxová 19, 250, 255
 — polyklimaxová 20, 256
 — sukcese 249—250
 teplo latentní 224
 — pocitové 224
 teplota maximální 158
 — měsíční 158, 162—163, 225
 — minimální 158
 — průměrná 154—155, 162, 209
 — roční 153, 154—155, 162, 209, 231
 teplotní inverze 156
 termofyty 158
 terofyty 44—45, 232
 terra fusca 190
 — rossa 190
 terrae calcis 190
 textura půdy 194, 201—202
 těžba dřeva 220
 thalofyty 45
 — pásový 85
 transformace dat 130
 — — angulární 130
 — — ordinální 130
 — stupňů pokrývnosti 130
 transpirace 162, 167, 224, 234—236, 336
 trichohydrofyty 46
 trofická hladina 33
 trofie stanoviště 243
 tropické deštné lesy 228, 230, 232, 281—282
 — poloopadavé lesy 228
 — sezónní lesy 239, 281—282
 třída 107, 109, 142—143
 — asociační 102
 — formační 94, 102—103
 — logická 87—88, 91
 — stálosti 115, 125
 tundra 228, 230, 232, 235—236, 269, 278, 281,
 287—288
 — antarktická 287
 — arktická 287, 300
 — hypoarktická 287, 300
 — subarktická 287
 tussock 287
 TWINSPAN 132
 typ 143
 — dominantní 98—99

— fytoocenózy 326
 — jména syntaxonu 143
 — krajinný 299
 — lesní (lesa) 18, 97, 324—325, 327, 339
 — logický 87—89, 93
 — luční (louky) 329—330
 — nomenklatorický 143
 — porostní 105
 — přírodovědecký 89
 — půdní 175, 185
 — — klimatický 175
 — — klimazonální 175
 — společenstva 143
 — stanovištní (stanoviště) 97, 324, 329
 — vegetační 94, 102—103
 — zemědělský výrobní 335
 typologie lesů (lesní) 97, 324—328, 339
 — luční 329

uhličitán vápenatý (CaCO_3) 183
 — — aktivní 186, 200, 203
 uliginozofyty 46
 úmrtnost 43
 union 19, 97
 uppsalská škola 13, 17, 94, 95—96
 úprava fytoocenologických dat 130
 upwelling 212
 urbanismus 348—349
 Urlandschaft 296
 úrodnost stanoviště 243
 ústojčivost půdy 199—200

vápenec 186
 vápník (Ca) 203
 vápnomilný 204—205
 vápnostřezný 204—205
 variabilita syntaxonů ekologická 109
 — — geografická 109
 — — chorologická 109
 variance souboru snímků 134
 varianta 102, 109, 142, 326
 varieta půdní 185
 varietas 142
 vavřinolisté lesy 278, 281, 283
 vážený průměr stálosti 126
 Växthologiska Institution 95
 vega 191, 254
 vegetace 23, 143, 306
 — azonální 258, 279
 — blízká přirozené 309

— extrazonální 281
 — halofilní 22
 — horská 22
 — intrazonální 279
 — klimaxová 279, 289
 — mokřadní 22
 — přírodní 309
 — — předkulturní 309
 — přirozená 296, 309
 — — potenciální 302, 314—315
 — — rekonstruovaná 311
 — psamofilní 22, 202
 — sklerofylní 284
 — synantropní 22
 — tvrdolistá 284
 — vodní 22
 — zonální 279
 vegetační analýza 63
 — geografie 12
 — gradient 18, 20
 — kontinuum viz kontinuum
 — kryt 23, 149
 — mapování 101
 — období 57, 71, 230
 — okruh 102, 107
 — pás 279
 — pásmovitost 227
 — patro 51—53
 — podtyp 103
 — skladba krajiny (území) 301, 307
 — stupně 287
 — syntéza 111
 — typ 94, 102—103
 — zóna 248, 279, 281, 289
 — zonalita 65, 277, 281, 309
 vertikální stavba rostlinného společenstva
 51—52, 54, 69
 vertisoly 188
 věrnost druhu 105—106
 větrolam 174
 vikarianta 109
 violenty 47
 vitalita 85
 vítr 167
 vlašková koruna (stromu) 167—169
 vlhkost vzduchu 167
 — — absolutní 167
 — — relativní 167, 225
 voda adsorpční 195
 — brakická 211, 229

— dostupná pro rostliny 196
 — dystrofní 212
 — eutrofní 212
 — gravitační 195—196
 — kapilární 195—196
 — oligotrofní 211
 — podzemní 196, 201—202, 336
 — sladká 211, 228
 — slaná 211
 — srážková 339
 vodní hospodářství 336
 vodní kapacita půdy 195
 — poměry 336
 vodohospodářsky důležité lesy 340
 vrstva eufotická 210
 — skočná 210
 výpar 162, 167, 224
 — celkový 336
 — fyzikální 336
 — fyziologický 336
 — interceptní 336
 — z půdy 336
 vyrovnanost (cenóz) 52
 vývoj půdy (půdní) 251
 — — monocyklický 252
 — — polycyklický 252
 — — polygenetický 252
 vývojové stadium fytocenózy 29
 význačná druhová kombinace 108
 významnostní hodnota druhu 84
 — procento 84
 vzorec Ellenbergův 120
 — Gleasonův 120
 vztahy mezidruhové 34
 würm 268, 271
 xerické stanoviště 249
 xerofilní 201
 xerofyty 196
 xerosérie 252, 253—254, 264
 yerma 185
 zachycování srážek 173
 zákon Henryho 211
 — Lambertův-Beerův 232
 — minima 148
 — předstihu (Aljechinův) 279—281
 — Raunkiaerův 76, 124

— substituce faktorů 148
 — tolerance 147
 zánik jehličnatých lesů 346
 záření fotosynteticky aktivní (FAR) 150, 152, 225, 231, 233
 — globální 225, 227, 230
 — sluneční 150—152, 244
 — světelné 271
 zářivost sluneční (solární) 150
 závlahy 219
 zemědělství 329
 — neolitické 274
 zinek (Zn) 207
 zkulturnění krajiny 355
 Zlatníkův směr (geobiocenologický) 324
 změny adaptivní 247
 — cirkadiánní 57
 — cyklické 58, 247
 — diurnální 57
 — fluktuální 58, 60
 — jednosměrné 247
 — katastrofické 246
 — opakované 247
 — postupné 246
 — rostlinných společenstev 246
 — sezónní 57
 — symfienologické 57
 zóna antarktická 278
 — arktická 155, 165, 278
 — arktických pustin 287
 — austrální 278
 — bioklimatická 163—165, 248, 277—278, 322
 — boreální 155, 164, 278
 — hájová 285
 — hypoarktická 165
 — chladná 155, 278, 286
 — mediteránní 163
 — meridionální 163, 278
 — mezosaprobni 211
 — mírná 155, 163, 278, 285
 — nemorální 285
 — oligosaprobni 211
 — polární 287
 — polysaprobni 211
 — přechodná 155, 278, 282
 — rovníková 154, 163, 278, 281
 — stepní 164, 236
 — studená 155, 278
 — subarktická 155, 165, 278
 — subtropická 163, 278

— temperátní 155, 278
 — teplotní 154, 209, 278
 — tropická 154, 163, 278
 — vegetační 248, 279, 281, 289
 zonace rostlinných společenstev (vegetace) 202, 213, 248
 zonalita bioklimatická 163
 — klimatu 277
 — půd 277
 — šířková 155
 — teplotní 154
 — vegetační (vegetace) 165, 277, 281, 309
 zonální vegetace 279
 zoocenóza 23, 33

zooedafon 215, 219
 zoekologie 145
 zoogamie 37
 zoochorie 37
 zooparazit 33
 zrnitost půdy 194
 zvětrávání 177
 zvrát vegetační stupňovitosti („zvrát pásem“) 156, 289

žďaření 220, 274, 302
 živiny minerální 212, 241—242, 251
 životní strategie druhu 47



FYTOCENOLOGIE

(Nauka o vegetaci)

RNDr. Jaroslav Moravec, DrSc., a kolektiv

Autorský kolektiv:

RNDr. Denisa Blažková, CSc., RNDr. Slavomil Hejný, DrSc., RNDr. Miroslava Husová, CSc.,
prof. Ing. Jan Jeník, CSc., RNDr. Jiří Kolbek, CSc. RNDr. František Krahulec, CSc.,
Ing. Vladimír Krečmer, CSc., RNDr. Zdeněk Kropáč, CSc., RNDr. Jaroslav Moravec, DrSc.,
† RNDr. Robert Neuhäusl, DrSc., RNDr. Zdenka Neuhäuslová-Novotná, CSc.,
doc. RNDr. Kamil Rybníček, CSc., RNDr. Eliška Rybníčková, DrSc., † Ing. Věroslav Samek, CSc.,
RNDr. Jan Štěpán

Autoři fotografií:

RNDr. Denisa Blažková, CSc., † M. Černoušek, ČTK, M. Fedorov, RNDr. Štěpán Husák, CSc.,
prof. Ing. Jan Jeník, CSc., Ing. arch. Jarmila Kocourková, RNDr. František Kotlaba, CSc.,
RNDr. Zdeněk Kropáč, CSc., † RNDr. Stanislav Kučera, RNDr. Jaroslav Moravec, DrSc.,
RNDr. Jan Štursa, Ing. Stanislav Štýs

Vydala Academia,

nakladatelství Akademie věd České republiky,
s finanční podporou Botanického ústavu AV ČR,

z finančních prostředků poskytnutých Grantovou agenturou ČR na grant č. 204/93/1181
Praha 1994

Vazbu navrhl Oleg Man

Redaktorky publikace RNDr. Marcela Cílková a RNDr. Jitka Spoustová
Technická redaktorka Blahoslava Zlámaná

Vydání 1.

Ed. číslo 4635

Vytiskla CENTA, spol. s r. o.,

TISK, knižní výroba, závod Brno, Veverčí 39

ISBN 80-200-0457-2

FYTOCENOLOGIE

ANOTACE

1979



JAROSLAV
MORAVEC
A KOLEKTIV

FYTO/ CENO/ LOGIE



ACADEMIA