

Rok českých pralesů II. Časoprostorová dynamika a kompetice dřevin

Společný výskyt dřevin je v temperátním lese umožněn mnoha mechanismy. Zahrnují např. vzájemnou podporu mezi jedinci (facilitaci), negativní chemické působení (alelopatii) nebo interakce zprostředkované akumulací patogenních organismů. Ale dominantní téma studia vztahů mezi stromy představuje v ekologii kompetice. Stromy si konkurují o světlo, živiny, prostor, opylovače nebo o vodu. Mezdruhová kompetice může vést až k ovládnutí zdrojů jedním druhem a omezení přítomnosti ostatních druhů dřevin. Avšak diferenciací nik, horizontální a vertikální různorodostí prostředí, náhlá narušení a biotické interakce většinou umožňují společnou existenci více populací dřevin v rámci přírodě blízkého lesního společenstva (viz první díl seriálu v *Živě 2018, 1: 21–25*). Silná vnitrodruhová kompetice může být jednou z příčin negativní závislosti na hustotě, kdy blízká přítomnost jedinců stejného druhu zhoršuje jejich úspěšné odrůstání, a tím omezuje rozvoj dané populace. V druhém dílu našeho seriálu bychom vás rádi seznámili s tím, jak se některé kompetiční vztahy projevují v českých pralesích, jak utvářejí jejich podobu a jak jsou ovlivňovány přímým i nepřímým působením člověka v minulosti i současnosti.

Případ mizející jedle

Některé z otázek, které trápí odbornou veřejnost několik desítek let, snesou srovnání s nejlepšími zápletkami slavných detektivek. Jako např. mizení jedle bělokoré (*Abies alba*) v přírodních lesích střední a východní Evropy (obr. 2), které je tématem přitahujícím již téměř století pozornost přírodovědců (viz *Živa 2006, 3; 2006, 5; 2007, 1*). A nejen jich. Když koncem 40. let 20. stol. navštívil fotograf Josef Sudek Mionší, byl okouzlen posmutnělou krásou obrov-

ských jedlových pahýlů, jež daly vzniknout jeho slavnému cyklu *Zmizelé sochy*.

Mezi často zmiňované příčiny mizení jedle patřilo přemnožení hmyzích škůdců, houbové fytopatogeny, citlivost jedle k nepříznivým stanovištním podmínkám, působení imisí a nadměrný okus spárkatou zvěří. Ačkoli vědci potvrzovali negativní vliv těchto faktorů, tak rychlý ústup jedlových populací mohly zapříčinit jen stěží. Mohla ho vysvětlit hypotéza periodické rotace dřevin – ta říká, že dvě generace buku les-

ního (*Fagus sylvatica*) se stihnou vyvinout v podúrovni jedné generace jedle, přičemž jedlová obnova odrůstá v podúrovni druhé generace buku. Přítomnost jedle v hlavním porostním patru by tak nemusela být plně stálá. Úplná absence jedlové obnovy však tuto hypotézu nemohla potvrdit.

Jednu z nápověd k řešení této otázky poskytla analýza 8 chráněných území v Karpatěch na Ukrajině, Slovensku a v České republice (Vrška a kol. 2009). Ukázala nápadné podobnosti v tloušťkové a prostorové struktuře dřevin. Velice podobné bylo i samotné umístění chráněných fragmentů přírodních lesů v krajině, vyznačující se zejména blízkou přítomností rozsáhlých pastvin. Vrcholové části Karpat byly v 13. až 16. stol. osídlovány tzv. valašskou kolonizací, charakteristickou hlavně chovem ovcí a koz. Pastviny – polany (slovensky polianky a polany, ukrajinsky poloniny) obklopují zbytky přírodních lesů do současnosti (obr. 1), nebo jsou alespoň přítomny v místních názvech. Působení intenzivní pastvy v lese, která omezovala bylinnou vegetaci, hrabání steliva odstraňující dříve neprostupnou vrstvu bukového opadu a silně redukované stavy spárkaté zvěře vytvářely ideální podmínky pro odrůstání jedle, která se v přímém kompetičním souboji s bukem prosazuje jen velmi obtížně. Zoologové potvrzují, že ovce a kozy, na rozdíl od spárkaté zvěře, jednoznačně dávají přednost bukovému zmlazení před jedlovým.

A objevují se i další nepřímé důkazy. Využívání dřeva člověkem činilo lesy mnohem světlejšími, než je známe dnes. Dendrochronologické analýzy starých jedlí často ukazují široké letokruhy již od mládí, což svědčí o dostatečném přísunu světla a velkém růstovém prostoru. Nejnovější rozbory typů stanovišť, a to nejen karpatských, kde jedle v minulosti dominovala (Kozáková a kol. 2011), stejně jako analýzy

1 Přítomnost velkých pastvin v těsné blízkosti jedlobučin je typická pro celý karpatský oblouk. Velká Polana v národní přírodní rezervaci Mionší, chráněná krajinná oblast Beskydy. Foto J. Běťák





stromových prostorových vzorů jedle se nezávisle shodují na tom, že představa jedle jako dřeviny schopné odrůstat v zástínu dostatečně nevysvětluje dynamiku jejich populací (Janík a kol. 2014). Analýza historického využívání krajiny v závislosti na výskytu jedle ukázala, že se může chovat bezmála jako pionýrská dřevina osídlující opuštěné zemědělské plochy a pastviny (Volařík a Hédl 2013). Analogie této strategie je známa z Pyrenejí, kde se jedle aktivně šíří na opuštěné pastviny. Je zde mnohem úspěšnější než buk, který tvoří až součást druhé vlny osídlování dřevinami. Analýza prostorových vzorů jedinců jedle a buku ukázala silnou pozitivní vazbu jedle na místa se sníženým podílem bukového opadu, jako např. na vystouplých kupách půdy, jež vznikají vyvrácením stromu a jeho kořenového systému. A porovnáme-li prostorovou vazbu úspěšně odrůstajících buků a jedlí na rozpojení korunového zápoje, pro jedli zjevně představuje zvýšený přísun světla mnohem zásadnější podmínku než pro buk. Podle uvedených skutečností se tedy zdá, že jedlová generace, která byla tváří jedlobučin po dlouhá staletí, vznikla v podmínkách výrazně ovlivňovaných člověkem. Podobné příčiny mizení jedle hrály roli i v jiných částech střední Evropy. Nástup systematického obhospodařování lesů v 18. stol. přináší snahu o trvalost a vyrovnanost výnosů a lepší kontrolu lesních majetků. Zásadní roli v tomto vývoji sehrál Císařský královský patent lesů a dříví, ustanovení v Království českém se týkající, vydaný r. 1754 Marií Terezií. V něm byla zakázána pastva a hrabání stělna v lese, tedy faktory, které favorizovaly úspěšné odrůstání jedle. Dominantou jedlobučin se postupně stal buk – dřevina mimo jiné méně vyhledávaná a poškozovaná okusem spárkatou zvěří, dřevina, jejíž opad tvoří kompaktní vrstvu – bariéru pro klíčení lehkých jedlových semen, a konečně dřevina, jejíž růstové vlastnosti ji postupně dostaly do čela pelotonu dřevin českých pralesů.

Buk vítězí

V současných podmínkách našich přírodních lesů se dominující dřevinou podhorských a horských poloh stal buk lesní. Zvyšování podílu jeho zastoupení probíhá v kontextu úspěchu buku v Evropě, a to od dubobukových porostů v západním Ru-

munku až po jižní Skandinávii. Co se tedy skrývá za jeho úspěchem v přímých kompetičních vztazích v našich přírodních lesích? Encyklopedie definují buk jako dřevinu snášející silný zástín, které vyhovuje široké spektrum půdních vlastností. Jako oceánická dřevina upřednostňuje vlhká léta a mírné zimy. Klasická skripta dendrologie od Jindřicha Chmelaře (1987) shrnují ekologickou strategii buku následovně: „Pro schopnost snášet silný zástín mohou mít i čisté bučiny několik pater, protože potlačené jedinci vydrží dlouho v podrostu. Mlaziny z téhož důvodu bývají velmi husté. Proto také na příznivých stanovištích vytlačuje buk většinu ostatních dřevin, které potřebují více světla, což vede ke vzniku čistých bučin.“

Dodat snad lze jen příklady. Když se v beskydské rezervaci Salajka (na sledované ploše 19 ha, obr. na 4. str. obálky) dokončila v r. 2007 inventarizace dřevinného patra, zavládl mezi měřiči nervozita. Počet jedinců s tloušťkou přesahující 10 cm (ve výšce 1,3 m) se od r. 1994, tedy za 13 let, zvýšil z 3,1 tisíce na téměř 8,8 tisíce. Obavy z případných chybných dat z r. 1994 rozptýlila dendrochronologická šetření. Z nich bylo zřejmé, že všichni „noví“ jedinci byli na ploše přítomni již v r. 1994, většinou v tloušťkovém rozmezí 3–7 cm, tedy pod registrační hranicí 10 cm. Ještě zajímavější byl věk této skupiny, který se pohyboval mezi 25–70 lety. Nová buková etáž se tedy utvářela několik desítek let a následně „využila“ uvolnění růstového prostoru po rozpadu jedlí, které na Salajce dříve tvořily velkou část hlavní korunové úrovně. Jinak nudná čísla dokumentují ohromující obrat – z tisíce jedlí v r. 1974 zbylo v r. 2007 pouhých 450. Za stejné období počet buků vystoupal z 1,5 tisíce na 8 tisíc (Janík a kol. 2014). Je nepochybné, že kompetice mezi tenkými buky tyto počty výrazně sníží, probíhající trend změny dřevinné skladby je však zcela jasný.

Žofínský prales v Novohradských horách je v současnosti dějištěm podobného procesu, tentokrát mezi bukem a smrkem ztepilým (*Picea abies*). A výsledek je téměř stejný. V období 1975–2008 se zvýšil na sledované 25hektarové ploše počet jedinců buku s minimální (prahovou) tloušťkou 10 cm z tří tisíc na čtyři tisíce. Po orkánech Kyrill a Emma v letech 2007–08 a následně kůrovcové gradaci, která zasáhla smrko-

2 Torza obrovských jedlových pahýlů navozují představy o minulé podobě dnešního „bukového moře“. NPR Mionší. Foto J. Běťák

3 V popředí skupina javorů klenů (*Acer pseudoplatanus*) na Žákové hoře v CHKO Žďárské vrchy. Více než dvě desetiletí zde klen vykazoval větší populační růst než buk. Ve srovnání s ostatními českými přírodními lesy jde o velmi netypický jev. Foto L. Hort

4 Lokalita Eustaška v NPR Praděd, CHKO Jeseníky. Foto P. Daněk

vou populaci na nezamokřených stanovištích, vzrostl počet buků s prahovou tloušťkou na 14 tisíc v r. 2012! Z prostorových analýz vyplývá, že mladé buky nebyly primárně vázány na stanoviště původně obsazená smrkem, ale nevyhýbaly se jim. Proto mohly osídlit uvolněný prostor po odumřelých smrčích. Zdá se, že budoucnost smrku je v Žofínském pralesu spojena výhradně se zamokřenými stanovišti.

A nakonec Boubín na Šumavě. Zde, blíže hranici svého výškového rozšíření (NPR Boubín leží zhruba 1 000 m n. m.), se buk projevuje ve vztahu ke smrku decentněji než v nižších nadmořských výškách. V období let 1972–2011 se jako hlavní trend jeví oddělení výskytu obou hlavních dřevin. Buk na stanovištích bez silného zamokření zvýšil své zastoupení především tam, kde z druhové skladby lesa vymizela jedle. Jeho podíl se nesnížil ani na několika přechodových stanovištích, která sdílel se smrkem. Poprvé od r. 1972 se tak v r. 2011 stává většinou dřevinou boubínského pralesa buk s 52% zastoupením v počtu živých stromů. Primární příčinou však nebyla expanze nové generace buku, ale snížení počtu smrků, které byly v přímé kompetici s bukem na stanovištích neovlivněných vodou, a také orkán Emma v r. 2008, jenž zasáhl zejména smrkovou populaci. Silné větry totiž nejprve narušují vysoké stromy s výrazně větším ohybovým momentem na bázi kmene a tento efekt je navíc zesílen růstem smrků na zamokřených stanovištích. Po prvních odhadech se také zdá, že podobně selektivně působil i orkán Herwart, který se Boubínem prohnal v říjnu 2017.

Zajímavou výjimku z úspěchu buku tvoří NPR Žáková hora ve Žďárských vrších (obr. 3). Na stanovištích bukového optima

si vedl překvapivě úspěšně javor klen (*Acer pseudoplatanus*), který zde v období let 1974–95 vykazoval několikanásobně větší populační růst než buk (klen 3,42 %, buk 0,14 %). Analýza prostorových vztahů mezi stromy v období 1975–2011 ukázala způsoby, jimiž klenová populace zvyšovala svou početnost. Noví jedinci klenů, kteří při posledním sčítání stromů překročili hranici 10 cm tloušťky kmene, byli prostorově pozitivně vázáni na starší klenové „veterány“ a silně negativně na staré buky. Zastoupení klenů se tedy zvyšovalo hlavně zahušťováním jejich stávajících starších shluků, nikoli novou expanzí mezi buky. Klenová obnova využila výhodnější světelné podmínky v blízkosti starších stromů a snížený podíl bukového opadu. Druhou šancí se pro zvýšení početnosti klenů stala cesta vedoucí například rezervací. Javory úspěšně obsazovaly stanoviště v těsné blízkosti komunikace, kde zvýšený přísun světla umožnil naplno rozvinout jejich největší kompetiční přednost vůči buku – rychlé odrůstání v raných stádiích vývoje. Ze sledování v letech 1995–2011 však vyplývá, že klen v rezervaci téměř naplnil potenciální prostor pro svůj populační růst a další rozvoj na úkor buku není pravděpodobný, tedy přinejmenším v podmínkách bez silného narušení.

Napříč všemi analyzovanými plochami můžeme v bukové populaci sledovat opakující se prostorové vzory, které přibližují jeho strategii ve větším detailu. Typický je například negativní prostorový vztah mezi buky v raných stádiích vývoje a bukovými jedinci hlavní korunové úrovně, projevující se minimálně do vzdálenosti 5–7 m od starého buku. Ve větších vzdálenostech pak převládá pozitivní prostorová korelace nebo náhodnost. Naopak mladé buky se k dospělým stromům jiných druhů – ke smrkům a jedlím – vážou náhodně, těsná blízkost dospělých klenů je pak pro bukové rekruty preferovaná. Zcela opačná situace se projevuje ve vztazích mezi mladými stromy ostatních druhů k dospělým bukům. V případě smrku, jedle i klenů jsou vždy výrazně negativní. Jak již bylo zmíněno

výše, příčinou mohou být charakteristické vlastnosti bukového opadu a silný zástín. Mechanismus šíření dominance buku tedy rafinovaně spojuje překážky pro obsazení obnovou cizího druhu pod bukovým porostem se současným „vysíláním“ vlastní obnovy dál od mateřských stromů.

Zvláštní rysy má i cesta bukových jedinců do hlavní korunové etáže. Jde například o prostorový vztah obnovy buku k uvolnění korunového zápoje, který se v průběhu vývoje jedince mění. Do 4–5 cm tloušťky mají buky k rozpojení spíše náhodný prostorový vztah. Nejsilnější vazbu na blízké rozpojení korun pak projevují jedinci o tloušťce 6–10 cm. Jejich shlukovitost dosahuje v této kategorii nejvyšší úrovně, aby následně prudce poklesla jako důsledek silné vnitrodruhové kompetice, doprovázené vysokou mortalitou. Jedinci, kteří jsou v této kompetici neúspěšnější, dominují v prostoru s poloměrem zhruba 2 m, jenž dříve nekonfliktně sdíleli s ostatními tenkými buky. V dalším vývoji bukových jedinců na cestě do hlavní korunové etáže, a to zhruba od tloušťky 20 cm, začínají převládat významné negativní prostorové vazby, nejsilněji projevované ve vztahu k blízké přítomnosti silných buků. V typických podmínkách českých bukových přirozených lesů se do hlavní úrovně jedinci buku zařazují přibližně při tloušťce kmene 40 cm. Zde je čeká neomezený přísun světla pro vrchní část koruny. V tomto metaforickém cíli má pak buk největší absolutní tloušťkové přírůsty (například v Žofínském pralesi více než 5 mm/rok) a snižuje tempo svého výškového růstu.

Dynamika lesa v širším měřítku aneb Les shora

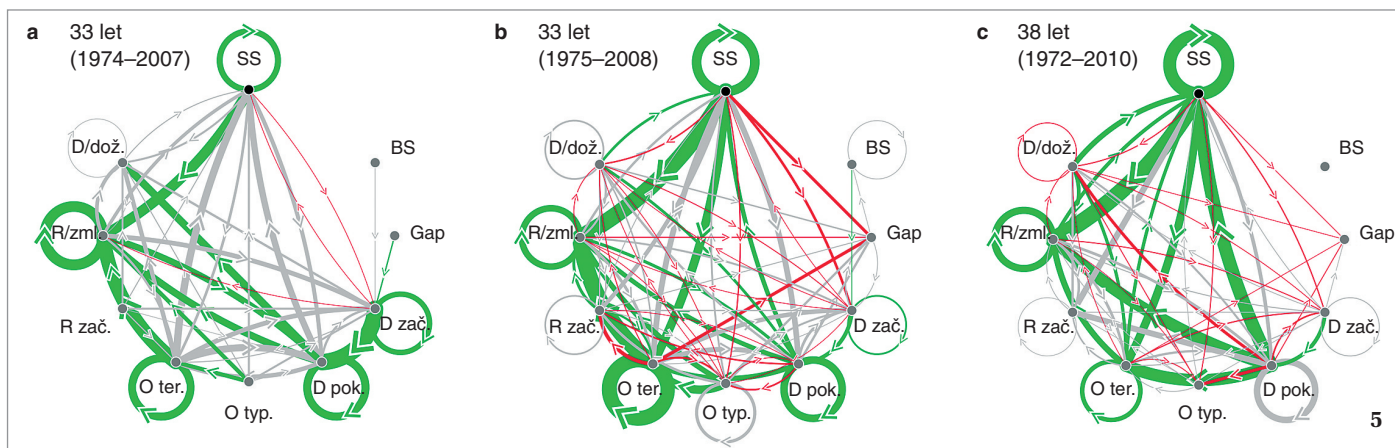
Na vybraných pralesích byly v předchozích odstavcích představeny některé děje a mechanismy, které formovaly jejich dnešní podobu. Je zřejmé, že nesčetné kombinace historického i současného vlivu člověka, přírodních podmínek prostředí, ekologických vlastností dřevin a globálních klimatických trendů vytvářejí pro každý les ponechaný bez zásahu vlastní scénář. Pokud se však vzneseme nad koru-

ny stromů konkrétního pralesa a plachtíme z krkonošských smrčín do lužních lesů u Lanžhota, může nás jiná perspektiva přivést k otázce, zda jsou si pralesy v měřítku celé České republiky přes všechny rozdíly nějak podobné.

Současný pohled na samovolnou dynamiku lesů vychází z přelomové ideje Alexe Watta (1947), která vnímá rostlinné společenstvo jako dynamickou mozaiku plošek v různých fázích vývoje. Jádra těchto nestálých plošek vznikají v lesním ekosystému vlivem disturbancí – náhlých událostí způsobujících odumření stromu nebo stromů spojené s výraznějším uvolněním růstového prostoru. V ekosystémech, kde převažují disturbance malého rozsahu, se tato představa vyvinula do konceptu tzv. dynamiky porostních mezer (gap-dynamics). Zde odumření jednoho stromu nebo malé skupiny stromů způsobí rozvolnění korunového zápoje, vytvoří se gap (mezera, díra), kde nový gradient světelných, teplotních a vlhkostních podmínek zpravidla umožní nástup nové generace dřevin.

Působení větších disturbancí na ekosystémy a neuspokojivé vysvětlení dynamiky lesa založené na rozložení porostních mezer (Forests are not just Swiss cheese, volně přeloženo: Lesy přece nejsou švýcarský ementál, Liebermann a kol. 1989) vedlo ke vzniku teorie ploškové dynamiky (patch dynamics). Autoři v ní poukázali na plochy definované na větších prostorovém měřítku, než je prostá distribuce gapů v lesním porostu. Vzali do úvahy i další procesy, které se podílejí na vytváření textury lesa – například schopnost uzavírat gapy růstem bočních větví, přítomnost podúrovňových jedinců či větší citlivost stromů na okrajích gapů způsobující jeho rozšiřování. Toto celistvé vnímání lesní textury dalo v druhé polovině 20. stol. vzniknout několika konceptuálním modelům lesního cyklu (například Mayer 1989; viz též podrobná charakteristika v seriálu Igora Míchal v Živě 1983, 1–6). Ve střední Evropě zahrnující české i slovenské pralesy se stal populárním zejména model vývojových stadií a fází (Korpel 1995). V něm jsou fáze lesního ekosystému sdružené do třech hlavních stadií – dorůstání, optima a rozpadu. Tato stadia byla definována na základě lokální tendence v přírůstu/úbytku živé biomasy, která je úzce spjata s místní distribucí stromů různých velikostí, potažmo tedy se specifickou porostní strukturou, jež definuje jednotlivé vývojové fáze. Slabinou těchto modelů však byla jejich volná definice vedoucí k subjektivnímu přiřazování jednotlivých stadií a fází. Tuto nevýhodu se podařilo odstranit vyvinutím strojově klasifikační metody založené na rozpoznávání stadií a fází pomocí umělých neuronových sítí a jejich mapováním na základě exaktně měřených, prostorově orientovaných dat (Král a kol. 2010, 2014). Aplikace této metody tak pomohla popsat texturu (nejen) českých pralesů s průměrnou velikostí plošky pohybující se v poměrně úzkém rozpětí mezi 570–800 m². Výrazně větší plošky se objevují ve stadiu dorůstání, tvořícím tak tvarově komplexní matici pozorované mozaiky, a znatelně menší pro stadium rozpadu, které se naopak projevuje skrze jednoduché izolované ostrůvky. Tyto studie rovněž nově popsaly





stadium vysoké stability (nazývané Steady State), charakterizované bohatou porostní strukturou tvořenou lokální přítomností stromů všech velikostí. Tato struktura pravděpodobně hraje v dynamice evropských temperátních lesů důležitější roli, než se dříve předpokládalo. Uvedená fáze „vše v jednom“ více odpovídá modernějšímu vnímání dynamiky lesa, jež se posouvá od plošně definované dynamiky k interakcím mezi jednotlivými stromy – tzv. sousedské dynamice.

Celá věc s pozorovanou porostní texturou (ploškovitostí) přirozených temperátních lesů je však ještě mnohem složitější, než by se mohlo na první pohled zdát. Výše popsaný tradiční koncept vývojových stadií a fází totiž přirozeně předpokládá jejich převládající časovou posloupnost od regenerace a růstu přes zralost a stárnutí až po rozpad a zpět na regeneraci. Nepravidelnou mozaiku plošek v různém stadiu vývoje, která takovému pojetí odpovídá, v našich přirozených lesích skutečně nacházíme (od nich byl ostatně koncept odvozen). Je však zásadní rozdíl mezi ploškovitostí jako deterministickou („příčinnou“) charakteristikou lesa vyplývající z prostorové a časové korelace ekologických procesů na straně jedné a nepravidelným výskytem méně nebo více homogenních plošek, které mohou být výsledkem poměrně náhodných přírodních jevů na straně druhé. Jinými slovy, otázkou je, zda skutečně existuje konceptem předpokládaná prostorově-časová souslednost vývojových stadií a fází. Naše nejnovější výsledky ukazují, že většinou nikoli (poměr pozorované souslednosti/nesouslednosti modelem předpokládaných fází vychází v průměru 2 : 3; Král a kol. 2018). Jako poměrně předvídatelný se ukázal pouze vývoj nejranějších fází, jež vykazují menší náchylnost k disturbancím, a jejich růst, samopředování a stárnutí jsou do jisté míry nevyhnutelné. Rozsáhlejší výskyt porostních mezer nebo výskyt malých stromků bez současné přítomnosti dospělých stromů však ve středoevropských přirozených lesích najdeme spíše zřídka (obr. 5). Naopak ve většině přirozených porostů, bez ohledu na stanoviště, snad s výjimkou (vysoko)horských smrčín, se vyvíjí podúrovňové přirozené zmlazení ještě před rozpadem předchozí generace. Počet a biomasa živých stromů tedy jen málokdy poklesne k nule, a to i v lokálním měřítku. Nejranější vývojové fáze tak nejen bývají zpravidla přeskočeny, ale pokud se vyskytují, většinou

pocházejí z jiných stadií než z rozpadu, což naznačuje, že jsou spíše výsledkem neočekávaných (impulzivních) disturbancí než postupného rozpadu stárnoucího porostu předpokládaného konceptem lesního cyklu. Vývoj pokročilejších fází se pak v lokálním měřítku stává víceméně nepředvídatelným, protože ho s rostoucí velikostí stromů stále více určuje osud jedinců, jenž je z podstaty mnohem náhodnější.

To také dobře koresponduje s výše popsanými pozitivními prostorovými vazbami mezi mladšími jedinci, které se s rostoucí velikostí stromů mění na asociace náhodné až negativní. Pokročilé vývojové fáze s jednovrcholovou distribucí tloušťek stromů (křivka závislosti počtu stromů na jejich tloušťce má tedy přibližně tvar zvonu; např. typická fáze stadia optima a počáteční fáze stadia rozpadu) jsou také spíše výjimečné. Pokud se vyskytnou, bývají nestabilní a obvykle se rychle přemění na nejbližší vývojovou fázi s výskytem podúrovňových stromů (obr. 5). Naopak pokročilé fáze s vícevrstevnou (patrovitou) strukturou zpravidla tvoří většinu porostů a v podstatě působí jako rozcestníky různých možností dalšího vývoje, z nichž jen menší část sleduje teoreticky předpokládaný cyklus. V terminologii tohoto konceptu se nejčastěji střídá stadium vysoké stability (Steady State) a pokročilé dorůs-

tání s občasnou odbočkou do rozpadu a zpět – čili neustálé dorůstání po neúplném rozpadu.

Z výše uvedeného vyplývá, že ačkoli velkoplošná disturbance může vytvořit rozsáhlejší plochy se shodnou vývojovou trajektorií, nejpозději při dosažení hlavní porostní úrovně se společný vývoj kohorty (společně vyrůstající skupina stromů podobného původu, věku a velikosti, typicky třeba po požáru) začíná drobit a její další směřování je stále více určováno osudem jednotlivých stromů. Zdá se tedy, že nám pozorovaná porostní mozaika plošek tak trochu lze do očí, není totiž funkční. Kromě nejranějších fází se jednotlivé plošky nevyvíjejí synchronizovaně jako celek, ale jsou složeny z autonomních střípků, které často odpovídají měřítku jednotlivých vzrostlých stromů. Pozorovaná porostní textura tedy většinou není výsledkem procesů, jež probíhají synchronně na odpovídajících plochách, nýbrž procesů mnohem jemnozrnějších, nahromaděných během delšího období.

Mezi lužními stromy

Na závěr jsme slibovali pohled do lužních lesů u Lanžhota na soutoku Moravy a Dyje. Zdejší lesy patří mezi druhově i prostorově nejpestřejší lesní ekosystémy střední Evropy a v současnosti procházejí zásadními změnami své struktury. Národní přírodní rezervace Ranšpurk a Cahnov-Soutok reprezentují ekosystémy tvrdého luhu (viz také Živa 2009, 2: 56–59). Jde o lesy vzniklé na pravidelně nebo občasně zaplavaných stanovištích, které jsou však méně ovlivněny proudem řek ve srovnání s měkkými luhmi situovanými do blízkého okolí vlastního toku. Lužní lesy byly v minulosti intenzivně využívány pro pastvu, hrabání steliva a těžbu užitkového dřeva (např. palivové dříví). Systém obhospodařování umožnil vznik charakteristické dubové etáže, jež tvořila páteř lužních porostů po dlouhá staletí. V tomto systému byly vybrané duby vyňaty z krátkého obmýtí pařezin (tedy lesa obnovovaného pomocí výmladků z pařezů) a byly ponechány na ploše za účelem produkce dřeva a žaludů (žaludy jako potrava pro domácí zvířata, např. pasoucí se prasata). Spolu s dubem letním (*Quercus robur*) tvořily základ tvrdého luhu také jasan úzkolistý (*Fraxinus angustifolia*), jilm vaz (*Ulmus laevis*) a j. habrolistý (*U. minor*), tedy dřeviny s tvrdým dřevem; odtud pramení i název typu lužního lesa.



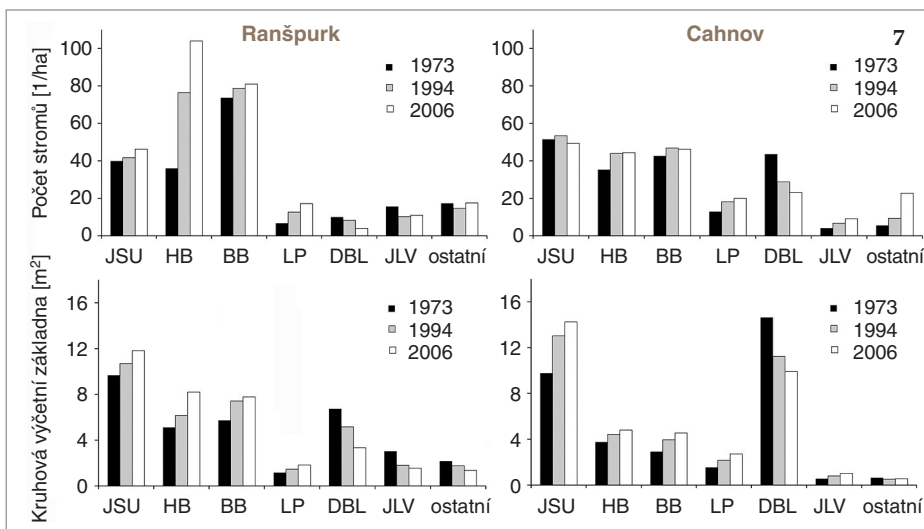
5 Pestrá síť přechodů mezi vývojovými fázemi pozorovanými v období 33–38 let v národních přírodních rezervacích Salajka (a), Žofínský prales (b) a Bobínský prales (c). Tloušťka šipky je přímo úměrná pozorované četnosti přechodu; barvy symbolizují statistickou významnost ve srovnání s náhodnými přechody mezi fázemi – zelená je výrazně častější než náhodná (preferenční cesta) a červená mnohem méně častá než náhodná (neobvyklá cesta), šedá se neliší od náhodného modelu. BS – plocha bez stromů (živých i mrtvých), Gap – porostní mezera (bez živých stromů), D zač. – počáteční fáze stadia dorůstání, D pok. – pokročilá fáze stadia dorůstání, O typ. – typická fáze stadia optima, O ter. – stadium optima, fáze terminální, R zač. – počáteční fáze stadia rozpadu, R/zml. – stadium rozpadu, fáze zmlazování, D/dož. – stadium dorůstání, fáze dozívání, SS – stadium „vysoké stability“, dozívání. Orig. P. Daněk

6 Špička cibulová (*Marasmius alliaceus*). NPR Razula, CHKO Beskydy. Foto D. Janík

7 Vývoj hektarového počtu stromů s výčetní tloušťkou (tedy ve výšce kmene 1,3 m) alespoň 10 cm a hektarové kruhové výčetní základny (tedy plochy příčných průřezů všech kmenů v 1,3 m výšce) na lokalitách Ranšpurk a Cahnov v období let 1973–2006. JSU – jasan úzkolistý (*Fraxinus angustifolia*), HB – habr obecný (*Carpinus betulus*), BB – javor babyka (*Acer campestre*), LP – lípa srdčitá (*Tilia cordata*), DBL – dub letní (*Quercus robur*), JLV – jilm vaz (*Ulmus laevis*). Ostatní: jilm habrolistý (*U. minor*), olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), třešeň ptačí (*Prunus avium*), jablonoň lesní (*Malus sylvestris*), hrušeň polníčka (*Pyrus pyraeaster*), topol bílý (*Populus alba*), t. osika (*P. tremula*), trnka obecná (*Prunus spinosa*), řesetlák počistivý (*Rhamnus cathartica*), bez černý (*Sambucus nigra*), hloh *Crataegus* sp. Orig. D. Janík

8 Pahýl tlejícího stromu obklopený zmlazením smrku a jedle. Mladé stromky využívají uvolnění růstového prostoru a zvýšený přísun světla. Přírodní rezervace Milešický prales, CHKO Šumava. Foto M. Pálková

V posledních desetiletích však dochází k působení faktorů, které zásadním způsobem mění charakter těchto lesů. Nejzávažnějším z nich se stala regulace dolního toku Moravy dokončená v r. 1976, jež prakticky ukončila jejich pravidelné zaplavy a způsobila pokles hladiny podzemní vody. To má za následek prudký nárůst zastoupení dřevin, které pravidelné záplavy omezovaly a které nepovažujeme za typické představitele lužního lesa, jako např. javor babyka (*A. campestre*), habr obecný (*Carpinus betulus*) a lípa srdčitá (*Tilia cordata*, obr. 7). Druhým faktorem významně ovlivňujícím strukturu lužního lesa je dožívání a rozpad starého „pastevního“ dubového patra. To je doprovázeno téměř úplnou absencí dubu v přirozeném zmlazení. Dubová obnova se bez pravidelného zaplavy nemůže prosadit vůči ostatním dřevinám. Pro srovnání – dospělé



stromy dubu a jasanu jsou schopny přežít v území zaplavovaném více než 100 dní v roce. Habr a babyka netolerují více než 13 dnů (Schnitzler 1997). Lužní lesy u Lanžhota byly do 60. let 20. stol. zaplavovány přibližně 40 dnů v roce. Další charakteristické dřeviny – jilm vaz a j. habrolistý – se v současnosti nacházejí ve stadiu regenerace po infekci grafiozou, která v 60. až 80. letech 20. stol. výrazně snížila jejich zastoupení a vitalitu. Při absenci pravidelných záplav se v lužních lesích pravděpodobně bude snižovat i zastoupení jasanu. Ten se dostává do přímé kompetice s habrem a javorem babykou, jež ve srovnání s jasanem dokážou lépe odrůstat v zastíněném zapojeném porostu. Jasan je naopak úspěšný v podmínkách rozpojeného korového zápoje, který však bude po úplném rozpadu generace pastevníků značně omezen. Novou závažnou hrozbou se pro lužní jasan navíc stala infekce vrčkov-

trusnou houbou *Chalara fraxinea* (viz Živa 2014, 1: 7–10; ve studovaných rezervacích ale patogen zatím nebyl zaznamenán). Možná tak sledujeme počátek přeměny lužních lesů obou rezervací na lesy s dominancí habru, javoru babyky a lípy, zcela bez přítomnosti dubu letního a s menším zastoupením jasanu a jilmů.

Uvažujeme-li širší kontext vývoje lesních porostů v blízkosti velkých řek, mohli bychom se v rozpacích pozastavit nad expozicí představující život starých Slovanů na hradiisku Pohansko (Zámeček Pohansko, Městské muzeum a galerie Břeclav), tedy na místech, jež po dlouhá staletí každý rok zaplavovala na měsíc a půl voda. Vysvětlení je překvapivé: podmínky, umožňující vznik současné podoby lužních porostů, opět souvisely s činností člověka. Kolonizace a odlesnění ve vyšších polohách povodí v 11.–14. stol. způsobily zrychlený průtok vody, a ten v nižších polohách zapříčinil zaplavy rozsáhlých území. V té době ale už byla slavná velkomoravská hradiště dávno rozvrácena. V souhrnu se tak dá říci, že současný vývoj lužních porostů je výsledkem změn disturbančního režimu, následných změn stanovištních podmínek a způsobů obhospodařování lesních porostů.

Bez pralesů nelze pochopit

Některé příklady z našich „pralesů“ ukazují, že pro řešení otázek souvisejících s dynamikou dřevin v lesních ekosystémech nebo reakcí dřevin na probíhající změny v kontextu krajiny či klimatu je dlouhodobé sledování lesních ekosystémů ponechaných samovolnému vývoji nesmírně užitečné. Data z těchto laboratorních přírodních procesů lze využít nejen pro přímé odhalování mechanismů koexistence dřevin a jejich růstu v různých prostorových měřítkách, ale také pro testování hypotéz o vývoji lesních ekosystémů pod přímým i nepřímým vlivem člověka.

Kolektiv spoluautorů: Dušan Adam, Libor Hort, Pavel Šamonil, Pavel Unar a Tomáš Vrška

Použitou literaturu uvádíme na webových stránkách Živa.

