

Univerzita Karlova v Praze

Přírodovědecká fakulta

Ústav pro životní prostředí

Ekologie a ochrana životního prostředí

**Východiska pro ochrannářskou interpretaci biodiverzity vyšších rostlin suchých
bazických biotopů v rámci lesního prostředí Dokeska**

-

**Basis for conservation assessment of Plant diversity of dry basic habitats
within the forest environment in the Doksy region.**



Pavel Martinec

Praha, srpen 2010

Vedoucí práce: RNDr. Jiří Sádlo, CSc.

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně s použitím citované literatury za pomoci vedoucího práce.

Dne:

.....
Pavel Martinec

Poděkování:

Děkuji především svému školiteli Jiřímu Sádlovi za jeho podnětné rady a operativní přístup při vedení této práce. Dále děkuji svým rodičům za podporu a za vytvoření příznivého prostředí při práci.

Téma: Východiska pro ochránářskou interpretaci biodiverzity vyšších rostlin suchých bazických biotopů v rámci lesního prostředí Dokeska

Abstrakt:

Předmětem práce jsou druhově bohatá území bazických biotopů v regionu Dokeska obklopená kontrastními, živinově a druhově chudými biotopy jehličnatých lesů. Tyto biotopy jsou ochránářsky velmi cenné zejména kvůli jejich vysoké α -diverzitě a výskytem vzácných druhů vyšších rostlin s omezeným výskytem v rámci flóry celé České republiky. Současně jsou suché bazické biotopy rozlohou drobné a vzájemně izolované. Cílem práce je shromáždit a zhodnotit data o těchto biotopech a jejich biodiverzitě a najít vhodné přístupy k jejich analýze a následné ochránářské interpretaci. Je známo, že aktuální stav vegetace a flóry závisí na environmentálních vlivech, biotických vztazích, evoluci a historii. Jako perspektivní přístup pro analýzu diverzity se v práci ukazuje species pool hypotéza (Taylor et al. 1990), která tyto faktory definuje a třídí.

Klíčová slova: biodiverzita, vyšší rostliny, region Dokeska, species-pool hypotéza, ochrana přírody

Abstract:

The subject of present study is high species richness of vascular plants on localities of dry basic habitats in Doksy region. These habitats are enclosed by nutrients poor habitats of coniferous forests, restricted to small areas and spatially isolated. The dry basic habitats represent high valuable areas for nature conservation due to high α -diversity and occurrence of rare plant species with scarce populations within flora of Czech Republic. The aim of study is to collect and review known data about dry basic habitats of Doksy region and their biodiversity. Consequently find optimal approaches in analysis of biodiversity and approach in interpretation for nature conservation. Actual status of flora and vegetation depend on environmental factors, biotic interaction, evolution and historic development. The perspective theoretical approach in species diversity analysis shows the species-pool hypothesis (Taylor et al. 1990) which sorts and describes these factors.

Keywords: biodiversity, vascular plants, Doksy region, species-pool hypothesis, nature conservation

OBSAH:

1. ÚVOD	6
2. CHARAKTERISTIKA DOKESKA Z HLEDISKA GEOLOGICKÉ STAVBY.....	7
2.1. Zastoupení hornin starohorního a prvohorního stáří	7
2.2. Zastoupení hornin druhohorního stáří	7
2.3. Zastoupení hornin třetihorního stáří	8
2.4. Projevy geologických procesů čtvrtohorního stáří	9
2.5. Význam geologického podloží pro vegetaci suchých bazických biotopů oblasti	10
3. PŮDNÍ TYPY SUCHÝCH BAZICKÝCH BIOTOPŮ DOKESKA	11
4. SOUČASNÝ STAV FLÓRY A VEGETACE DOKESKA	13
4.1. Charakteristika klimatu Dokeska	13
4.2. Stav vegetace	13
4.3. Hodnocení flóry z hlediska biogeografie	14
5. HOLOCÉNNÍ VÝVOJ VEGETACE DOKESKA A PROBLÉM ACIDIFIKACE EKOSYSTÉMŮ	16
5.1. Malakologické nálezy a jejich interpretace.....	16
5.2. Výsledky palynologických studií	17
5.3. Význam prehistorického a historického osídlení	19
5.4. Vztah holocenního vývoje vegetace k současnému stavu	20
6. PROCESY DISTURBANCE BIOTOPŮ DOKESKA	20
6.1. Vlivy disturbance na vývoj vegetace	21
7. TEORETICKÁ VÝCHODISKA K ANALÝZE DIVERZITY VYŠŠÍCH ROSTLIN	22
7.1. Species-pool koncept jako podpůrná teorie k vysvětlení druhového složení	22
7.1.1. Stanovení velikosti species pool	25
7.1.2. Závěrečné shrnutí významu species-pool hypotézy	26
7.2. Východiska species-pool hypotézy k analýze koexistence rostlinných druhů – teorie „null community“	26
7.3. Aplikace species-pool hypotézy pro analýzu biodiverzity	27
7.4. Další možnosti aplikace species-pool hypotézy	28
8. ZÁVĚR	30
LITERATURA	32

1. ÚVOD

Krajina Dokeska se rozprostírá mezi Českou Lípou, Mimoní, Stráží pod Dalekem, Bakovem nad Jizerou a Doksy. Vyznačuje se významnou biodiverzitou vyšších rostlin v rámci celé České republiky. V mokřadech rybníčních soustav roste několik českých endemitů (jako *Dactylorhiza bohemica* a *Pinguicula bohemica*) a další ochránářsky významné druhy rostlin. Nejenom biotopy podmáčených luk a rašelinišť představují vzácné biotopy oblasti, ale také suché a především bazické biotopy. Takové biotopy jsou vázány na písčinkové útvary a písčité půdy s proměnlivým obsahem karbonátů a na vrcholové partie vulkanických vrchů, tvořících dominanty krajiny. Ze vzácných druhů rostlin zde roste například koniklec otevřený (*Pulsatilla patens*), kuřička trsnatá (*Minuartia caespitosa*), ostřice tlapkatá velkonohá (*Carex pediformis* ssp. *macroura*). Lokality s vysokou diverzitou jsou v krajině izolované převládajícími kyselými písčitými půdami s velmi nízkým zastoupením druhů a ostře ohraničené. Vývoj vegetace a procesy probíhající na těchto biotopech jsou předmětem zájmu této práce, aby její výsledky mohly sloužit k interpretaci druhové diverzity s následnou aplikací v ochraně lokalit.

2. CHARAKTERISTIKA DOKESKA Z HLEDISKA GEOLOGICKÉ STAVBY

Území je charakterizováno s využitím geologických map pro oblasti Česká Lípa (1991), Mladá Boleslav (1993) a Mimoň (1998).

2.1. Zastoupení hornin starohorního a prvohorního stáří

Dokesko leží na území České křídové tabule. Podloží České křídové tabule se sestává z různých typů žul, rul a svorů (hornin ještědského krystalinika), v jihovýchodní části z vyvěřelin a usazených hornin permského stáří. Horniny takového stáří však na území Dokeska nedosahují k povrchu a na stav vegetace nemají vliv.

2.2. Zastoupení hornin druhohorního stáří

Druhohorní komplex sedimentárních hornin, tvořící základ České křídové tabule, je v dané oblasti zastoupen několika souvrstvími, jenž se liší z geobotanického hlediska především podílem vápenatých vložek a zvětřitelností horniny. Některé vrstvy jsou vymodelovány do četných skalních útvarů se specifickým mikroklimatem a vysokou stanovištní diverzitou pro vyšší rostliny. Souvrství obsahují stupně cenoman až santon a stratigraficky jsou členěna podle Čecha et al. (1980).

Perucko-korycanské souvrství jsou cenomanského stáří. V oblasti Dokeska je souvrství zastoupeno pouze vrstvami korycanskými. V oblasti Střáže pod Ralskem vytváří ve velkých hloubkách uranonosný horizont. Na Dokesku povrchu nedosahují. Nejbližšími skalními útvary tvořenými těmito vrstvami jsou Suché skály a Vranov u obce Malá Skála.

Jizerské souvrství je mladšího stáří odpovídající střednímu turonu a představuje nápadné rozšíření písčité facie, která zasahuje od lužického a jíloveckého zlomu přes Hřensko, Úštěk, Mimoň a Doksy až k Mělníku. Vně této písčité faciální oblasti k J a V se v celé pánvi vyskytuje monotónní facie slínovcová až slínito-písčitá, přičemž největší mocnost byla zjištěna v okolí Č. Lípy. Dokazují to lomy na slínovec, využívaný jako cihlářská surovina, a písek pro sklářský průmysl (lom u obce Provodín). Pískovce jizerského souvrství tvoří většinu skalních útvarů Dokeska (Hradčanské stěny, Vranovské skály, aj.), Kokořínska a

Dubská. Z botanického hlediska představují nejdůležitější souvrství oblasti, neboť zde tvoří podklad pro tvorbu vápnitých i živinově chudých půd. Jizerské souvrství se vyznačuje proměnlivým obsahem vápnitých tmelů.

Teplické souvrství spadá do svrchního turonu až spodního coniacu. Tuto jednotku reprezentují mělkomořské, monotónní komplexy vápnitých jílovců, slínovců až jílovitých vápenců. Snížená písčitost odlišuje teplické souvrství od obecně více písčitých souvrství jizerského v podloží a březenského v nadloží. V oblasti Dokeska je výskyt této jednotky ojedinělý, neboť je vázán na vyvýšené vulkanické vrchy (vrch Horka nedaleko obce Kuřivody). Nejbližší oblastí převážně tvořenou teplickým souvrstvím je Český ráj, kde se tato jednotka nazývá tzv. Hruboskalský kvádrový pískovec. Skalní města Českého ráje se nacházejí ve vyšší nadmořské výšce než skalní útvary Dokeska.

Březenské souvrství náležící k střednímu a svrchnímu coniacu, je charakterizováno jako mělkomořská sedimentace narušená geotektonickým neklidem. Tvoří flyšoidní a písčité sedimenty. V oblasti Dokeska chybí. Toto souvrství v oblasti Dokeska chybí, zatímco je hojně zastoupeno za zlomovou linií směřující od obce Úštěk po Českou Lípou. Významné skalní útvary jsou jím tvořeny v oblasti Lužických hor. Od teplického souvrství se odlišuje absencí karbonátů.

Na Dokesku je vyvinuto senilní stadium pseudokrasu, význačné malou rozlohou skalnatých terénů a převahou plošin a mírných svahů s písčitými zvětralinami a jejich redeponovanými akumulacemi. Rozloha sedimentárních hornin druhohorního stáří tedy na Dokesku dominuje.

2.3. Zastoupení hornin třetihorního stáří

V průběhu třetihorního vývoje docházelo k nárůstu vulkanické činnosti v oblasti. Došlo k průniku magmatu skrz sedimentární nadloží a k rozlámání ker tvořených křídovými usazeninami. Tyto procesy jsou dnes patrné podle četných izolovaných kuželovitých vrchů, jejichž vrcholovou část tvoří sopečné horniny. Distribuce vulkanických těles v krajině Dokeska není výrazně skupinovitá, ale následuje linie zlomů a poruch. Průvodním jevem vzniku vulkanických vrchů je ochrana okolní sedimentární horniny před zvýšenou erozí, jenž

dnes vytváří pískovcové skalní útvary na úpatí vulkanitů. Pravděpodobné je vytvrzení sedimentů teplotou nebo průnikem látek z vulkanického tělesa. Tvrdé vápnité pískovce v kontaktu zejména proželeznělých vulkanických žil se vyskytují na Chrastenském vrchu, Malé Bukové, Mlýnském vrchu, Klučku aj. (RNDr. Radek Mikuláš, CSc., GU AVČR, úst. sděl.). Nápadnými vulkanickými vrchy v oblasti Dokeska jsou Ralsko, Malý a Velký Bezděz, Velký a malý Jelení vrch, Borný, Pecopala, Čertova stěna. Z geobotanického hlediska představují místa s bazickým horninovým podkladem bohatým na živiny umožňující tvorbu mělkých a kamenitých, ale humózních půd.

2.4. Projevy geologických procesů čtvrtohorního stáří

Během kvartéru, v průběhu střídání dob ledových (glaciálů) a meziledových (interglaciálů), se jako krajinný modelovací prvek výrazně projevila říční činnost. Pozůstatkem jejich erozních procesů je dnešní podoba skalních pískovcových útvarů, které se následně během holocénu měnily jen velmi pomalu. To dokazuje zjištění, že při průzkumu skalních převisů byly nalézány pozůstatky z dob raného holocénu, jenž se nacházely ve vzdálenosti pouze 2 – 15 cm od stěny skály (Cílek a Žák 2007). Z doby posledního glaciálu se zachovaly sprašové překryvy tvořené eolickým, na karbonáty bohatým sedimentem dosahujícím různé mocnosti. Jejich rozšíření v oblasti Dokeska je v současnosti velmi malé. Vyšší podíl spraší je patrný v JV části oblasti u obcí Bělá pod Bezdězem, Dolní Krupá a na jih od obce Provoďín. Spraše jsou charakteristické vysokým obsahem bazických iontů a jílových minerálů, a tím představují velmi úživné podloží. V oblastech s vyšším podílem spraší došlo k výraznému rozvoji zemědělství, což je platné pro nedaleké Kokořínsko a Český ráj. V oblasti Hradčanské plošiny jsou rozsáhlé pokryvy hlinitých materiálů dnes krytých bučinami. Patrně šlo původně rovněž o spraše, jsou však silně dekalifikované. Kvartérního stáří jsou také terasy řeky Ploučnice, které obsahují i malý podíl eratického materiálu splaveného z čelní morény pevninského ledovce, který sahal až na severní okraj Dokeska do okolí Mimoně.

2.5. Význam geologického podloží pro vegetaci suchých bazických biotopů oblasti

Z botanického hlediska je pro distribuci rostlinných druhů podstatné, že zde převládají živinově chudé pískovce a jejich zvětraliny, v rámci nichž se vyskytují malé izolované plochy bazických materiálů, většinou vázaných na nápadné geomorfologické situace (kopce, údolní svahy a pseudokrasové terény), mnohdy doprovázenými vulkanickými tělesy.

Informace o geologické stavbě byly čerpány ze souhrnných publikací (Adamovič et al. 2010), (Kopecký 1987-1988), (Kühn 2006), (Mísař et al. 1983).

3. PŮDNÍ TYPY SUCHÝCH BAZICKÝCH BIOTOPŮ DOKESKA

Diverzita půd v oblasti Dokeska byla popsána podle Pedologické mapy (2005).

Různorodé geologické podloží podmínilo vznik specifické palety půdních typů. Z geobotanického pohledu se v oblasti Dokeska na většině území setkáme s půdami kyselými a na živiny chudými, těmi jsou podzol arenický (PZr), ranker podzolový (RNz), regozemě (R), kambizem arenická (KAr), vyluhovaná (KAv) a dystrická (KAd), jenž jsou vázané na křemičité pískovce druhohorních sedimentů. Nízké pH a nízký podíl živin je dán charakterem matečné horniny a vyluhováním minerálů a jílu do nižších horizontů půdy. Vegetační porost na těchto půdách je počtem druhů velmi chudý, dominuje borovice (*Pinus sylvestris*) a v podrostu borůvka (*Vaccinium vitis-idaea*) s brusinkou (*Vaccinium myrtillus*).

Z ochránářského hlediska je hodnotnější výskyt půd bazických, neboť na ně je vázána vyšší druhová diverzita (Pärtel 2002) a výskyt mnoha ohrožených druhů. Takové půdy jsou vázány na různá geologická podloží. V oblasti Dokeska mezi ně patří:

- a) Půdy na bazických vyvřelinách. Mezi takové patří litozemě (LIm modální), rankery (ranker eutrofní RNb', ranker suťový eutrofní Rnsb'), kambizemě (kambizem rankerová KAs, kambizem rankerová eutrofní KAsb').
- b) Půdy vápnitých pískovců, slínovců a opuk. K takovým patří pararendziny (pararendzina kambická PRk, pararendzina litická PRt, pararendzina arenická PRr) a rendziny (rendzina modální RZm)
- c) Půdy sprašové a vzniklé ze spraše, případně jiných hlinitých substrátů. Těmi jsou hnědozemě (hnědozem modální HNm).

Většina těchto půd má vlastnosti blízké půdám stepních oblastí. To je dáno jejich lehkostí, pórovitostí charakteristickou pro půdy na pískovcích a vysychavostí. U půd bazických vyvřelin je vyšší vlhkost, související s vyšším podílem jílu, kompenzována jejich geomorfologickou polohou a expozicí vůči slunci. Výše zmíněné půdy indikují rozšíření suchých bazických biotopů v oblasti.

S lokalizací suchých bazických biotopů v terénu je situace komplikovaná. Vzhledem k jejich drobným rozměrům unikají pozornosti a na pedologické mapě měřítka 1 : 50 000 je nenajdeme. Příkladem mohou být Hradčanské stěny, kde se nachází (podle pedologické mapy 2005) podzol arenický (PZr), kambizem arenická (KAr), ranker podzolový (RNz) a litozem modální (RNz:LIm), což jsou půdy nevápnité až s malým obsahem minerálů. To neodpovídá floristickým nálezům striktně bazofilních rostlin a takových druhů vyžadující vyšší obsah iontů v půdě, jakým je např. koniklec otevřený (*Pulsatilla patens*), kavyl Ivanův (*Stipa pennata*), ostřice ptačí nožka (*Carex ornithopoda*), ostřice tlapkatá velkonohá (*Carex pediformis* ssp. *macroura*), pýchava vápnomilná (*Sesleria caerulea*). Je tedy zřejmé, že v oblasti Hradčanských stěn se nacházejí pararendziny. (Při exkurzi jejich předpokládaný výskyt ověřil RNDr. Luděk Šefrna, CSc., z Katedry fyzické geografie a geoekologie PřF UK)

Je nutno brát v úvahu, že taková místa mohou být na koloběh vápníku velmi citlivá, například následkem disturbancí půdy. Koncentrace karbonátů je měřitelná pouze v některých horizontech, což naznačuje extrémní mozaikovitost vápnitých a nevápnitých míst. Vzhledem k převládajícímu kyselému charakteru Hradčanských stěn a velmi malé pufrční schopnosti půd lze očekávat jejich malou odolnost vůči vnějším vlivům a s tím také související ohrožení populací vzácných druhů rostlin (Sádlo et al. in prep). S obecnou platností pro oblast Dokeska lze tvrdit, že bazické biotopy jsou malých rozloh a tvoří izolované enklávy v rámci převládajících kyselých biotopů.

4. SOUČASNÝ STAV FLÓRY A VEGETACE DOKESKA

4.1. Charakteristika klimatu Dokeska

Oblast Dokeska spadá do fytogeografické oblasti 52. Ralsko-Bezděžská tabule, jenž je řazena do mezofytika (Skalický 1997). Klimaticky je oblast charakterizována průměrnými srážkovými úhrny 635 mm během roku a po dobu vegetačního období pouze 364 mm. Průměrná roční teplota byla naměřena 7,3 °C a průměrné hodnoty teplotního maxima dosahují 31,5 °C. Mezi začátkem prosince a koncem ledna se teploty pohybují pod bodem mrazu a průměrná nejnižší teplota je -20,5 °C (Tolasz et al. 2007). Mikroklimatické odlišnosti se projevují především v oblastech pískovcových skalních útvarů, kde dochází k uplatnění teplotních inverzí. Dále v oblasti kolem rybníčních soustav dochází vlivem vodních ploch ke zmírnění extrémních teplot a narůstání oceánického rázu klimatu. Celkově má přesto klima kontinentální ráz. Klimatické mapy (Tolasz et al. 2007) ukazují, že léta jsou podobně teplá, jako v okolních okrajových částech české nížiny, zatímco extrémy zimních mrazů se blíží podmínkám v okrajových pohořích Čech.

4.2. Stav vegetace

Nomenklatura uvedených taxonů je použita dle Klíče ke květeně ČR (Kubát et al. 2002) a klasifikace biotopů podle Katalogu biotopů ČR (Chytrý et al. 2001).

Na území Dokeska převládají borové lesy s dominantní borovicí lesní (*Pinus sylvestris*) a s různým zastoupením bylinného patra. V rámci kyselých stanovišť jsou nejvíce extrémní lišejníkové bory (*Dicrano-Pinion*, as. *Cladonio-Pinetum*), kde se z vyšších rostlin podrostu uplatňuje jen brusinka (*Vaccinium vitis-idea*) a vřes (*Calluna vulgaris*). Nejhojněji zastoupen je boreokontinentální bor (*Dicrano-Pinion*, as. *Leucobryo-Pinetum*) s autochtonním výskytem smrku a velmi chudým podrostem tvořeným borůvkou (*Vaccinium vitis-idea*), brusinkou (*Vaccinium myrtillus*), metličkou křivolakou (*Avenella flexuosa*) a vřesem (*Calluna vulgaris*). Regionálně typický je hojný výskyt boreokontinentálního sedmikvítku evropského (*Trientalis europaea*). Dalším typem borového lesa jsou subkontinentální borové doubravy (*Genisto germanicae-Quercion*) s poněkud bohatším podrostem se zastoupením druhů jako např. zvonek okrouhloлистý (*Campanula rotundifolia*), kostřava ovčí (*Festuca ovina*). V keřovém a stromovém patru se zde prosazuje krušina olšová (*Frangula alnus*), jeřáb ptačí (*Sorbus aucuparia*) a dub zimní (*Quercus petraea*).

Nejvyšší druhové bohatosti dosahují reliktní lesostepní bory (*Cytiso ruthenici-Pinion sylvestris*) s výskytem náročnějších keřů, jako je skalník celokrajný (*Cotoneaster integerrimus*) a z dřevin jeřáb dunajský (*Sorbus danubialis*), jalovec obecný (*Juniperus communis*) a v podrostu s často dominantní válečkou prapořitou (*Brachypodium pinnatum*) a vzácnými druhy jako medvědice lékařská (*Arctostaphylos uva-ursi*), dvojštítek hladkoplodý (*Biscutella laevigata*), koniklec otevřený (*Pulsatilla patens*) a také přítomností vstavačovitých druhů jako kruštík tmavočervený (*Epipactis atrorubens*).

Mezofilní listnaté lesy jsou soustředěny na půdy vulkanických vrchů a překryvy hlinitých materiálů. Dosti hojné jsou porosty acidofilních bučin (*Luzulo-Fagion*) a květnatých bučin (*Eu-Fagenion*). Jen okrajově jsou přítomny hercynské dubohabřiny (*Carpinion*). Četné, ale plošně omezené, jsou suťové lesy (*Tilio-Acerion*). Ve stromovém patře se vyskytují buk lesní (*Fagus sylvatica*), habr obecný (*Carpinus betulus*) a dále např. javor mléč (*Acer platanoides*), líska obecná (*Corylus avellana*), lípa srdčitá (*Tilia cordata*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*). V přirozených porostech bohatších podkladů se vyskytují v bylinném patře např. pitulník žlutý (*Galeobdolon luteum s.l.*), kyčelnice cibulkonosná (*Dentaria bulbifera*), netýkavka nedůtklivá (*Impatiens noli-tangere*), bažanka vytrvalá (*Mercurialis perennis*).

Skalnaté vrcholy terciérních vulkanitů představují biotopy pro druhy lesní (teplomilných doubrav sv. *Quercion petraeae*, as. *Sorbo torminalis-Quercetum*) a nelesní vegetace skalní (*Alysso-Festucion*) a suťové (*Galeopsidion*). Skalní výchozy hostí cennou šterbinovou vegetací silikátových skal a drolin, která obsahuje např. hvězdnicí chlumní (*Aster amellus*), kostřavu sivou (*Festuca pallens*), sleziník severní (*Asplenium septentrionale*) a vysokostébelné trávníky skalních terás s výskyty lýkovce jedovatého (*Daphne mezereum*), konvalinky vonné (*Convallaria majalis*), náprstník velkokvětý (*Digitalis grandiflora*), kokořík vonný (*Polygonatum odoratum*). Tyto vrcholové partie vulkanických vrchů jsou také zahrnuty mezi lokality suchých bazických biotopů.

4.3. Hodnocení flóry z hlediska biogeografie

Na poměrně omezeném území se zde potkávají druhy teplomilné jako koniklec otevřený (*Pulsatilla patens*), kozinec písečný (*Astragalus arenarius*), kavyl Ivanův (*Stipa pennata*)

s boreomontánními dealpínskými druhy dvojštítek hladkoplodý (*Biscutella laevigata*), zimozelen okoličnatý (*Chimaphilla umbellata*), medvědice lékařská (*Arctostaphylos uva-ursi*), a také s glaciálními relikty, za jaké jsou pokládány např. popelivka sibiřská (*Ligularia sibirica*) a dále ostřice tlapkatá velkonohá (*Carex pediformis ssp. macroura*), její nejbližší lokalitou na Urale ji od rozšíření na Dokesku dělí zhruba 2800 km . Tato druhová rozmanitost je dána vysokou stanovištní diverzitou oblasti (tedy písčivými útvary, vulkanickými vrchy a mokřady), s tím souvisí také rozdílné mikroklimatické podmínky. Pozůstatek populací z poslední doby ledové (před 10 tisíci lety) svědčí o stálosti ekosystému Dokeské oblasti, jenž se nemusí vztahovat pouze na tyto zjevné případy, ale také na populace ostatních druhů. Reliktní statut se tedy nemusí vztahovat pouze na tyto nápadné případy exklávních druhů, ale také na populace mnoha dalších druhů. Jde zejména o druhy, které jsou výskytem velmi omezené i v rámci celé České republiky a jsou tak řazeny v Červené knize vyšších rostlin (Čeřovský et al. 1999) ke kriticky a silně ohroženým druhům.

5. HOLOCÉNNÍ VÝVOJ VEGETACE DOKESKA A PROBLÉM ACIDIFIKACE EKOSYSTÉMŮ

Je na místě otázka, zda dnešní stav vegetace, tedy převaha kyselomilných a živinově nenáročných rostlinných druhů (*Vaccinium vitis-idaea*, *Pinus sylvestris*, *Spergula morisonii*) je z hlediska čtvrtohorního vývoje konstantní, anebo se nacházíme v určitém časovém úseku, jenž těmto druhům přeje. A jak je možno chápat výskyty bazofilní flóry násobně zvyšující lokální diverzitu oblasti? Jsou to rudimenty dřívější odlišné vegetace, společenstva s nově příchozími druhy, či konstantně přítomné společenstvo?

Studium vývoje vegetace v holocénu je založeno na datech z několika vědních oborů. Jsou jimi zejména paleobotanika se studiem makrozbytků v půdě a v sedimentech, palynologie jakožto součást paleobotaniky zabývající se analýzou zachovalých pylových zrn, paleozoologie se studiem především fosilizované malakofauny a archeologie s důkazy o osídlení krajiny člověkem a kvartérní geologie, která studuje vývoj reliéfu a sedimentů. Tento interdisciplinární vhled do problematiky na základě na sobě nezávislých metod a souborů dat, umožňuje vystavět poměrně komplexní obraz dřívější krajiny.

Tak komplexní průzkum krajiny Dokeska nebyl dosud uskutečněn. Pokud budeme oblast Dokeska generalizovat na základě geologie a geomorfologie na pískovcovou oblast s výskytem tercierních bazických vulkanitů v rámci České křídové tabule, můžeme využít dat z jiných pískovcových oblastí, kde již takový průzkum proběhl. Případové studie se týkají Kokořínska (Prošek et Ložek 1952), (Cílek et al. 1996), Českého ráje (Jenč 2005), Českého Švýcarska (Pokorný a Kuneš 2005). Při záměru připodobnit post-glaciální vývoj pískovcových oblastí na oblast Dokeska je nutno mít na paměti, že jakýkoliv pokus o analogii je zjednodušující, protože vývoj jednotlivých oblastí se v mnoha ohledech liší.

5.1. Malakologické nálezy a jejich interpretace

Jedním hlediskem jsou interpretace rozsáhlých malakologických nálezů v karbonátových horizontech a vápencovém horninovém podloží v rámci dlouholeté práce Vojena Ložka (Ložek 2007). Malakologická studie v pískovcové oblasti Polomených hor

v rámci CHKO Kokořínsko, konkrétně jde o lokalitu u Zátyní u Dubé (jenž je od obce Doksy vzdálena cca 12 km), ukázala významný zlom ve složení vegetace během holocénu (Ložek 1997). Na základě malakologických nálezů ze skalních převisů muselo dojít na konci doby bronzové k radikální změně vegetačních poměrů. V horizontu odpovídajícímu době zhruba před 3 tisíci lety, tedy střední době kamenné a konci doby bronzové, se v oblasti vyskytovalo přes 30 druhů malakofauny převážně troficky náročné, jenž se v mladších vrstvách již nenachází. V těch se vyskytují pouze 2-3 druhy, a to troficky nenáročné a schopné žít v oligotrofním a kyselém prostředí jehličnatého lesa (Ložek 2007), jaký v Polomených horách dominuje i v současnosti. Výsledky studie jsou interpretovány tak, že před tímto zlomem (v literatuře nazvaným jako „Lužická krize“) musely v oblasti dominovat živinově náročnější listnaté dřeviny s opadem příznivým pro půdní organismy a rozšíření vápnitých půd bylo v minulosti mnohem rozsáhlejší.

Zároveň se pod skalními převisy v Zátyní u Dubé (severní část CHKO Kokořínsko) našly předměty, jenž dokazují mezolitické osídlení a později osídlení kulturou lužickou v době bronzové (Prošek et Ložek 1952). Spolu s možnými klimatickými změnami je tedy nutné uvažovat také vliv antropogenní (kácení lesů, jejich vypalování, či zemědělská činnost). Pro hospodaření s lesy vypalováním hovoří studie zkoumající izotopové složení $\delta^{13}\text{C}$ a $\delta^{18}\text{O}$ a obsah Ca ve fosiliferním karbonátovém horizontu v porovnání se složením těchto prvků v uhlících bukového a dubového dřeva nalézajících se ve stejné vrstvě. Výsledky dokládají shodu ve složení obou materiálů (Cílek et Žák 2007), což vede k myšlence možného obhospodařování lesa člověkem zakládanými požáry.

Vzhledem k náhlému přechodu horizontů, nesoucích tyto dvě představy o dřívější krajině, se soudí o kombinaci a vzájemném posílení obou faktorů (klimatického i antropogenního), ale k tomu neexistují přímé důkazy.

5.2. Výsledky palynologických studií

Další náhled do holocénního vývoje poskytují studie palynologické. Z nedávné doby byly zkoumány profily z různých pískovcových oblastí severních Čech, konkrétně z Českosaského Švýcarska, z Polomených hor Kokořínska a Adršpašsko-teplických skal (Pokorný et Kuneš 2005). Tyto studie sledují proměnu vegetace v průběhu holocénu v souvislosti

s postupnou acidifikací. U všech třech profilů se zhruba shoduje datování, kdy okolní ekosystémy již byly acidifikovány, což je na pylových diagramech demonstrováno ústupem listnatého lesa, tvořeným druhy *Ulmus*, *Tilia*, *Corylus avellana* a nástupem dřevin jako *Pinus*, *Fagus*, *Abies alba* (Pokorný a Kuneš 2005). Tento proces je zachycen také na koncentraci Ca^{2+} a Mg^{2+} iontů vyplavených z půd do rašelinného sedimentu z profilu Tišice (ze kterého byla pylová analýza provedena). Podle odlišných koncentrací iontů v rámci profilu je vidět, kdy docházelo k největšímu uvolňování Ca^{2+} a Mg^{2+} iontů z okolních půd, tedy kdy byly tyto půdy nejvíce okyselovány. Maximální hodnoty koncentrace vyplavených Ca^{2+} a Mg^{2+} iontů dosáhla v době cca před 3 tisíci lety (Pokorný et Kuneš 2005), což odpovídá době Lužické krize (Ložek 1997). K okyselení ekosystému došlo v případě tohoto profilu relativně krátce během 1 tisíce let. Palynologické analýzy ostatních profilů z pískovcových oblastí se shodují, že acidifikace ekosystému byla završena před cca 3 tisíci lety, ale liší se v době trvání změny vegetačních poměrů. U profilů Anenského údolí (Broumovsko) a Jelenní louže (Labské pískovce) docházelo ke změně dominantních druhů dřevin postupně, v případě profilu Jelenní louže trvala asi 1800 let. Na pylovém diagramu jsou zachyceny také druhy indikující antropogenní vliv (např. *Plantago lanceolata* – druh spásaných luk, *Artemisia sp.*, *Urtica* – rod eutrofních stanovišť, *Chenopodiaceae* – čeleď taktéž rudérálních druhů doprovázející lidská osídlení). Z palynologických dat i z dat archeologických je známo, že jednotlivé pískovcové lokality se lišily mírou antropogenního vlivu. Z výše uvedených pískovcových oblastí byla nejvíce ovlivněna člověkem právě lokalita Tišice (na písčité terase u řeky Labe), kde k acidifikaci došlo nejrychleji, patrně právě vlivem lidského hospodaření. U ostatních profilů nebyl antropogenní vliv uplatněn v takové míře (Pokorný et Kuneš 2005) a nejspíše proto byl průběh acidifikace pozvolnější.

Průběh acidifikace ekosystémů s takto rozsáhlým účinkem na vegetaci je zřejmě pro pískovcové oblasti obecně specifický. V další studii opírající se rovněž o palynologická a také o paleobotanická data je profil Tišice srovnán s dalšími dvěma profily úrodných oblastí středních Čech s vyvinutými půdami a také s dlouhodobým antropogenním vlivem (Pokorný 2005). Jsou jimi profily Záhájí (oblast pokrývána spraší s převahou karbonátových černoziemních půd), Rynholec (náhorní plošina západně od Prahy, na úpatí vrchoviny Džbánu) a již zmíněné Tišice (aluvium Labe štěrkového a písčitého podkladu). Z výsledků vyplývá, že dlouhodobý antropogenní vliv pro profil Záhájí zapříčinil naopak vzrůst biodiverzity a nápor klimatických změn vrcholící v době bronzové byl rozložen do dílčích změn v mozaikovitě krajině nenesoucí tak radikální změnu vegetačních poměrů. Pro profil

Rynholec je charakteristický konzervativní průběh vegetačních změn daný výraznějším osídlením až v době laténské a s výskytem vyvinutějších hlubších půd v porovnání s profilem Tišice (Pokorný 2005). Na klimatické změny tedy reagují písčité půdy oproti humózním půdám či půdám na karbonátovém podloží citlivěji a rychleji (Pokorný 2005).

Oba výše prezentované pohledy na antropogenní vliv na vegetaci mohou být pro oblast Dokeska platné. Je možné, že pro pískovcové oblasti přinesl vliv lidského osídlení acidifikaci a oligotrofizaci ekosystému prostředí, a naopak pro území bazických humózních a hlinitých půd přichází v úvahu zvýšení druhové diverzity, zúrodnění půd zemědělstvím a s tím spojený proces eutrofizace prostředí.

5.3. Význam prehistorického a historického osídlení

Podle početných archeologických nálezů také z jiných pískovcových skalních převisů Polomených hor, Českolipska, Děčína (Svoboda 2003), Českého ráje a okolí (Jenč 2005), (Peša 2006) je zjevné, že oblast kvádrových pískovců a skalních měst byla ve středních Čechách v pravěku poměrně hustě osídlena. Tento trend se pro oblast Dokeska dokázat nepodařilo, ze skalních převisů z okolí obce Dubá (jižně od Doks), se sice přítomnost člověka ověřila, ale doklady o jeho osídlení chybějí. Je možné, že šlo převážně o lovecké skupiny bez výraznější vazby na krajinu. (Sádlo et al. 2005)

Samozřejmě nelze opomenout vliv lidského osídlení v době historické. Podle četných historických památek je možné usuzovat opakované osídlování nebo trvání stálých osad až do doby novověké a do současnosti. Vzhledem k převažujícím neúrodným půdám, nevhodným pro zemědělství, se vliv lidské činnosti omezil na lesní hospodářství a těžbu železné rudy vázané na vulkanická tělesa. V 2. pol. 20. stol. byl na velké části území zřízen vojenský prostor. V souvislosti s vojenským prostorem došlo k vysídlení obyvatelstva a krajina byla narušována testováním vojenské techniky. Z historického hlediska nebyla krajina Dokeska nikdy soustavně lidmi přetvářena, avšak lze se domnívat, že lidská činnost podporovala zastoupení nezalesněných ploch.

5.4. Vztah holocénního vývoje vegetace k současnému stavu

Na základě studií z pískovcových oblastí severních Čech lze usuzovat na podobný holocénní vývoj vegetace i v oblasti Dokeska. Významným procesem posledních několika tisíciletí bylo postupné mizení středoholocénních živinově náročných dřevin (*Corylus avellana*, *Tilia*, *Ulmus*, *Quercus*) vázaných na vápnnité sprašové půdy a půdy obohacované vápníkem z vápnnitých vložek kvádrových pískovců. Postupná acidifikace a oligotrofizace prostředí, ať už vlivem vlhčího klimatu nebo antropogenními vlivy mohly vést k převratné změně ve složení vegetace a flóry. A tento stav s různými drobnými proměnami trvá až dodnes. Intenzita těchto procesů a jejich konečný dopad na vegetaci není dostatečně podložena daty. Překvapivě podle nových paleobotanických studií se prokazuje, že zastoupení borových lesů zde trvá alespoň v omezených plochách během celého holocénu (Novák a Sádlo in prep.). Starší palynologická studie z profilu Jestřebského močálu ukazuje, že se zakládal již v raném holocénu (Firbas 1927). Spolu se současným výskytem boreálních druhů rostlin jako je popelivka sibiřská (*Ligularia Sibirica*) a ostřice tlapatá velkonohá (*Carex pediformis* ssp. *macroura*), jejichž centra rozšíření jsou v současné době situované v severní Eurasii, je pravděpodobné, že zůstala část vegetace a flóry od konce pleistocénu zachována dodnes. V současné době je prezentován názor, že oblast Dokeska představuje reliktní enklávu tajgy v rámci středoevropských opadavých lesů mírného pásma (Sádlo 2010).

6. PROCESY DISTURBANCE BIOTOPŮ DOKESKA

Velmi důležitým faktorem ovlivňujícím biotopy jsou disturbance. Disturbance představují změnu (náhlou či postupnou) v dosavadních biotických a abiotických procesech, která může spustit následnou změnu sukcesního vývoje vegetace, jenž se tak vrátí k ranějšímu stádiu. Disturbance je proces periodický, ať už její frekvenci známe či neznáme. Současná studie datovaných makrozbytků (uhlíků) v půdních profilech na Dokesku prokázala existenci lesních požárů v průběhu holocénu (Novák a Sádlo in prep.). Borový les je ke vznícení náchylný a po požáru sám rychle obnovuje, například oproti listnatým dřevinám či smrku. Mezi makrozbytky se našly v malém podílu také uhlíky listnatých dřevin jako *Sorbus* sp., *Quercus* sp., *Betula* sp. a *Corylus avellana*), jenž byly takovými požáry potlačovány. Opakované vzplanutí tak udržuje borovici v dominanci a borový les se tak může po dlouhou dobu zachovat i při mírných změnách klimatu.

Dalšími výraznějšími disturbačními procesy uplatňujícími se na území Dokeska jsou procesy denudační a akumulační. Pro situaci suchých bazických biotopů, jenž se nacházejí především na konkávních reliéfech v krajině, převládají procesy denudační. Mezi ně se řadí odlamování materiálu ze skal (na vrcholových partiích vulkanických vrchů) a exofoliace skalní kůry (na pískovcových skalních stěnách). Také proces akumulace se projevuje hromaděním materiálu u paty pískovcové skály, čímž vznikají mikrolokality pro bazofilní druhy rostlin. Obecně pro písčité podklady platí, že vzhledem k jejich propustnosti dochází k vyplavování a vyluhování částic srážkami (podzolizace), což hraje významnou roli v koloběhu živin a především vápníku v půdě (Sádlo et al. in prep).

6.1. Vlivy disturbance na vývoj vegetace

Výše zmíněné disturbanční procesy vedou k potlačování reakcí vegetace na neustálé změny klimatu. V dobách klimatického optima, tedy v období vyšší vlhkosti a teploty, kdy docházelo k expanzím listnatých dřevin, je pravděpodobné, že opakované lesní požáry a snadno acidifikovatelné písčité půdy takovým expanzím bránily. Navíc denudační procesy a vysoká propustnost písčitého podkladu zabraňovaly vzniku hlubších půd s vyvinutými horizonty.

7. TEORETICKÁ VÝCHODISKA K ANALÝZE DIVERZITY VYŠŠÍCH ROSTLIN DOKESKA

7.1. Species-pool koncept jako podpůrná teorie k vysvětlování druhového složení

Na úvod této kapitoly si dovolím upřesnit v ní používanou terminologii, kdy pod pojmy „druhov α diverzita“ a „druhov α bohatost“ (přeloženo z anglického výrazu „species richness“) je míněna α -diverzita podle Whittakera (1972).

V oblasti Dokeska se lokální vápnité biotopy v řadě ohledů shodují s okolními a plošně převládajícími biotopy živinově chudými. Rysy obou těchto biotopů písčitých půd jsou pestrá geomorfologie pseudokrasu, pravděpodobně velmi podobné mikroklima, stromové patro, struktura vegetace s řídkým zalesněním a otevřenými plochami. Přesto se velmi liší floristicky, především v bylinném a mechovém patře a druhovou diverzitou. Kontrast mezi plošně převládající druhově chudou vegetací acidofilní a vzácnou a druhově bohatou vegetací bazofilní je na Dokesku extrémně nápadný.

Tento obecný jev, že druhové složení se mění v závislosti na pH půdy, je globálně zaznamenán (Pärtel 2002). Za základní odlišností nároků rostlin na iontové složení stojí rozlišná ekofyziologie rostlin, jež je dělí na bazifyty, kalcifyty, acidofyty a kalcifóbní rostliny (Tyler 2003). Při revizi německé flóry se ukázalo, že více jak 50 % druhů se sestává z bazofilních či kalcifilních vyšších rostlin. Kvantifikaci provedl Ewald (2003) podle Ellenbergových hodnoty pro reaktivitu (Ellenberg et al. 1992). Nepoměr acidofytů a bazifytů je možno z obecného pohledu vysvětlit na základě 3 tezí:

- 1) Druhov α bohatost roste s velikostí areálu (Rosenzweig 1995). Pokud by bylo toto hledisko platné, znamenalo by, že na území Německa převažuje celková rozloha půd alkalických, a to neplatí (Ewald 2003).
- 2) Míra druhové bohatosti je výsledkem extinkce a speciace (Ricklefs 1987). Podle této teze by docházelo buď k významným větvením evolučních linií bazofilních taxonů nebo k významným extinkcím acidofilních taxonů. Na základě zjištění zhruba stejného poměru bazifytů a acidofytů v rámci druhově nejbohatších skupin

(*Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*) se došlo k závěru, že taxony acidofilních rostlin v průběhu evoluce vymíraly více než taxony bazofilní (Ewald 2003).

- 3) Nárůst druhové bohatosti v závislosti na pH je posilovaná ještě nějakým jiným environmentálním gradientem (Ewald 2003). Bazofilní druhy mají tendenci mít optimum v prostředí s vyšším množstvím dusíku a světla a s nižší půdní vlhkostí (Ewald 2003).

K řešení této otázky přispěl pohled ještě obecnější, jenž pomohl rozkrýt základní problematiku rozšíření acidofilních a bazofilních rostlinných druhů na kontinentech vůbec. Protože stav, kdy převažuje poměr bazofilních rostlinných druhů nad druhy acidofilními, neplatí pro všechny kontinenty a floristické regiony. Výše uvedený poměr, jenž platí pro flóru Německa, platí také pro flóru střední Evropy a obecně pro oblast cirkumboreální a mediteránní flóry (společně tyto oblasti zaujímají celou Evropu, sever Asie a severní část Severní Ameriky), ale již nikoliv pro flóru střední Afriky (Pärtel 2002). Pro vysvětlení takového jevu již zbývá buď zpochybnit výše zmíněné práce, nebo hledat odpověď v historickém vývoji flóry. Na tuto studii bylo použito 85 publikovaných studií z celého světa a byla nalezena závislost, že pozitivní vztah mezi druhovou bohatostí a pH je signifikantně více pravděpodobný pro floristický region s evolučním centrem situovaným na zásaditém podkladu. Negativní vztah druhové bohatosti a pH je více pravděpodobný pro regiony, kde jsou evoluční centra situovaná na kyselých půdách (Pärtel 2002). Následně vztah mezi druhovou bohatostí a pH půdy je hlavně závislý na evoluční historii (Pärtel 2002). V případě flóry střední Evropy se dá tedy rozdílný poměr bazifytů a acidofytů vysvětlit vývojem vegetace během kvartéru, kdy v době vrcholného zalednění převažovalo území bazických půd. Na prostorově omezených kyselých půdách docházelo k větší extinkci rostlinných druhů (Ewald 2003). Na příkladu této argumentace se dá jednoznačně dokázat obecnější platnost vysvětlení evolučním vývojem (Pärtel 2002) nad vysvětlením teorií Rosenzweiga (1995) – (viz výše bod 1).

Skutečnost, že pro oblast střední Evropy platí pozitivní vztah mezi druhovou bohatostí a pH, byla vyvrácena. V jedné studii byly uvažovány různé biotopy střední Evropy a vyhodnocen vztah druhové bohatosti na pH/Ca v půdě. Pozitivní korelace byla potvrzena u biotopů opadavého listnatého lesa (svaz *Quercio-Fagetea*), vegetaci suchých trávníků (*Festuco-Brometea*); vztah unimodální byl prokázán u slatinných a přechodových rašelinišť (*Scheuchzerio-Caricetea fuscae*); negativní pro rákosiny a vegetaci vysokých ostřic

(*Phragmitio-Magnocaricetea*) a pro jednoleté synantropní rostliny (*Chenopodietea*, *Secalietea*); pro luční vegetaci (*Molinio-Arrhenatheretea*) a vegetaci vytrvalých synantropních druhů (*Artemisietea vulgaris*, *Galio-Urticetea*, *Agropyretea repentis*, *Plantaginetea majoris*) nebyl vztah signifikantní (Chytrý et al. 2003). Dále byl ve studii statisticky prověřen vztah půdní reakce (pH), klasifikované podle Ellenberga et al. (1992), a druhové diverzity. Výsledkem je, že půdní reakce vysvětluje druhovou bohatost u jednotlivých biotopů z 37%, 24%, 13% a pro zbývající 4 typy biotopů méně než ze 4% (pro výpočet byl použit Bealsův index) Chytrý et al. (2003). Z takového zjištění plyne, že lokální druhová diverzita závisí ještě na dalších environmentálních faktorech jako např. na disturbanci, či produktivitě stanoviště.

V této fázi analýzy teoretických rámců pro studium příčin druhové diverzity může mít vážený čtenář pocit, že problematika se vymyká z rukou. A obecně platnou teorií by měla být zhruba taková, že veškeré možné vlivy vysvětlují stav druhové bohatosti. Taková teorie by byla sice pravdě nejbližší, ale pro uchopení problému by optimální nebyla. Zásadním zjištěním však je, že půdní reakce (pH/Ca) není hlavním ovlivňujícím faktorem, ale pouze jedním z mnoha, ovšem v určitých případech, či v určitých časoprostorových měřítkách hlavní roli hrát může.

Faktory ovlivňující především lokální diverzitu rostlin, jejich abundanci a distribuci jsou obecně faktory biotické a abiotické (disturbance, kompetice, produktivita stanoviště). Jako odpovědi na tyto environmentální faktory můžeme chápat různé evoluční adaptace a životní strategie organismů. Studie zaměřená na revizi ekologických vzorců *r/K* strategie, *C-S-R* strategie a „habitat template model“ (Southwood 1977, Greenslade 1983) ve vztahu s možnostmi predikce abundance druhů v závislosti na úživnosti prostředí. Tento ekologický vztah popisuje „hump-back“ model (Grime 1979) a vystihuje jev, kdy nejvyšší diverzita druhů odpovídá středně úživným biotopům a směrem k extrémním hodnotám se hustota druhů snižuje. Tato studie přináší alternativní hypotézu k hump-back modelu, která zároveň dovoluje vysvětlit tento průběh křivky z evolučně historického hlediska. Studie zavádí „species-pool hypotézu“, která tvrdí, že pokles druhového složení se vzrůstající mírou úživnosti prostředí v mírném klimatickém pásmu není důsledkem zvýšené kompetice, ale snížením velikosti species pool (jinak řečeno snížením počtu druhů), které jsou na vyšší úživnost prostředí adaptovány (Taylor et al. 1990). Univerzálnost a použitelnost této teorie ve vysvětlování druhové diverzity a distribuce druhů spočívá v možnosti aplikovat ji na širokou

škálu otázek. Pokud se vrátím k původnímu příkladu z oblasti Dokeska a pokusím se otázku týkající se rozdílné druhové diverzity kyselých a bazických půd ve smyslu species pool hypotézy přeformulovat, dostane otázka poněkud konkrétnější ráz: proč je na Dokesku schopno obývat bazické biotopy více rostlinných druhů než biotopy kyselé?

Species pool hypotéza není vysvětlující teorií, ale teorií udávající směr, východisko ke studiu koexistence druhů na konkrétním stanovišti. Záměr kvantifikovat species pool přinesl rozdělení na stupně species pool na „regional“ a „actual“ species pool (Pärtel et al. 1996). Regional species pool je definováno jako množina druhů vyskytujících se na větším území (stát, geologická jednotka, část kontinentu), pokud možno homogenního klimatického a geologického charakteru, a zároveň obsahuje druhy, které jsou potenciálně schopné růst na daném biotopu. Actual species pool představuje společenstvo rostlin právě rostoucích na vymezeném prostoru, daném biotopu. Velikost actual species pool nemůže být tedy nikdy větší než velikost regional species pool (Pärtel et al. 1996). Pro potřebu podrobnějšího studia druhové diverzity na různých prostorových škálách uvádí Pärtel et al. (1996) ještě „local pool“, jako další stupeň species pool zařaditelný jako podmnožinu regional pool a zároveň jako nadmnožinu actual pool. Local pool se definicí liší od regional pool pouze v rámci prostorového vymezení, které je v případě local pool užší (např. niva řeky).

7.1.1. Stanovení velikosti species pool

Stanovení velikosti regional pool je možno provést různými způsoby (Ewald 2002). Ve studii Pärtela et al. (1996) je množina druhů schopných růst za podmínek daného biotopu z většího prostorového kontextu (viz definice regional pool) stanovena na základě porovnání kvalitativního hodnocení daného biotopu a optima růstu konkrétního druhu na základě stejné metodiky, dle Ellenbergových hodnot. Jinak tomu je u Sádla et al. (2007), kde kvantifikace regional pool je utvořena na základě studia rostlinných společenstev a svazů. Biotopy byly charakterizovány možnými rostlinnými svazy, jež je obývají, a regional pool daného biotopu obsahuje rostlinné druhy s možným výskytem ve svazech daného biotopu. Takové možnosti vymezení species pools je ovšem výsadou středoevropské flóry s dlouhou botanickou historií. Pro jiné oblasti světa, kde neexistují dostatečná fytocenologická data ani hodnocení kvality biotopů (jako připravili pro vegetaci střední Evropy Ellenberg et al. 1992), je možné použít pravděpodobnostní model podle Ewald (2002) založený na Bealově indexu (Beals 1984).

Ve vzorci:

$$b_{ij} = \frac{1}{S_i} \sum_k \left(\frac{M_{jk}}{N_k} \right)$$

kde b_{ij} je hodnota pravděpodobnosti výskytu druhu j na stanovišti i , S_i představuje počet druhů vyskytujících se na stanovišti i , M_{jk} počet shodných výskytů mezi druhy j a k , N_k počet výskytů druhu k v celé matici.

Veškerá vstupní data pro tento model je možno použít z aktuálního terénního průzkumu oblasti.

7.1.2. Závěrečné shrnutí významu species-pool hypotézy

Jako nejobecnější a nejkonzistentnější teoretický základ pro řešení otázek spjatých s druhovou diverzitou na různé prostorové škále se jeví species-pool hypotéza (Taylor et al. 1990). Při aplikaci species-pool hypotézy vyvstává zásadní problém s ustavením velikostí species pools.

7.2. Východiska species-pool hypotézy k analýze koexistence rostlinných druhů – teorie „null community“

Druhovou diverzitu je možné chápat jako veličinu zachycující stav koexistence druhů na určitém stanovišti. Následně pro interpretaci druhového složení se nabízí několik teorií popisujících základní zákonitosti utvářející společenstva biotopů. Článek Zobel (1992) shrnuje sedm takových teorií, jenž ale podle něj nedostatečně uchopují komplexnost problematiky, a zavádí teorii „null community“ (Zobel 1992). Null community je definován jako ideální nereálný stav společenstva rostlin, kdy local/regional pool se úplně shoduje s actual pool. Tedy všechny druhy schopné růst na daném stanovišti o určitých environmentálních parametrech na něm rostou. Pro takové společenstvo platí, že zde neexistuje mezidruhová kompetice, jejich členové jsou výsledkem evolučních (speciace/extinkce) a historických (migrace) procesů. Takový stav dosahuje maximálního možného druhového bohatství (Zobel 1992). Podle popisu null community je vidno, že ctí a rozšiřuje species pool hypotézu (Taylor et al. 1990). Pro analýzu druhového složení se tedy

hledají a formulují faktory snižující počet druhů. Nabízí se první otázka, proč existují rozdíly mezi local/regional pools (např. mezi květenou Krkonoš a Tater)? Zobel to vysvětluje dvěma faktory. Local/regional pools se liší rozdílnou evolucí jejich členů (evoluční faktor), neboť jsou adaptovány na jiné podmínky, a také jejich rozdílnou historií (historický faktor), zahrnující migrace a disperze. Obecně se tyto faktory řadí k „large-scale“ vlivům (Zobel 1997), tedy vlivům širokého měřítka. Z toho plyne, že druhy vyskytující se na stanovišti aktuálně, jsou zároveň součástí local/regional pool (Pärtel et al. 1996). Během evoluce byly tyto druhy adaptovány na podmínky daného biotopu a jejich migrační cesty je na daný biotop zavedly, čili v těchto dvou faktorech se druhy shodují. Proč se tedy některé druhy z local/regional pool na daném stanovišti nevyskytují? Odpověď je již částečně obsažena v definici teorie null community. V reálném biotopu panují biotické interakce (např. kompetice) a vlastnosti biotopu se v průběhu času mění.

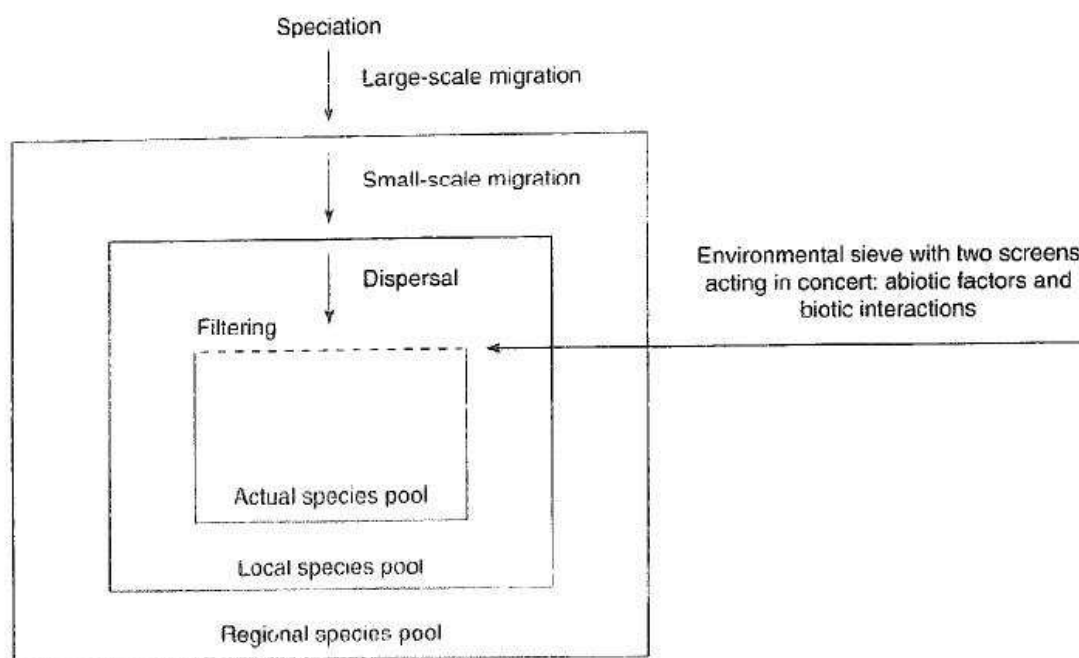
Teorie null community rozebírá a redefinuje dále tyto „small-scale“ faktory (Zobel 1997), faktory působící na malé škále. Dělí je na evoluční faktory (definováno na případu kompetice) a ekologické faktory. Kompetice je chápána jako vlastnost organismu a tedy jako jakákoli vlastnost je produktem evoluce. Podle konceptu „balanced competition“ (Aarsen 1983) připouští Zobel, že v rámci null community kompetice probíhá. Mezi jedinci navzájem působí stejnou silou, čímž nedochází k eliminaci některého konkurenčně slabšího druhu (Aarsen 1983). Působení ekologických faktorů vychází z neustálé proměny kvality biotopu samotného (např. geochemickými vlivy nebo vlivem organismů). Oba faktory jsou hnacím motorem sukcesí procesů, kdy se na stanovišti střídají jednotlivá pools (Zobel 1997).

Nastolením teorie null community (Zobel 1997) získala teorie species pool (Taylor et al. 1990) pro zkoumání distribuce druhů v krajině myšlenkový nástroj pro její interpretaci na různých úrovních.

7.3. Aplikace species-pool hypotézy pro analýzu biodivezity

Z obecného hlediska, pokud máme za cíl vysvětlit aktuální stav druhového složení (tedy velikost actual pool), je potřebné znát všechny vlivy a mít na paměti na jaké škále hrají rozhodující roli (obr. 1). Stav actual pool vychází z velikosti local pool, jenž je zmenšena o určitý počet členů vlivem disperze a faktorů environmentálních vycházejících z charakteru biotopu. Environmentální faktory (abiotické faktory a biotické interakce) tvoří pomyslné síto

(filtering) mezi actual a local pools. Pokud půjdeme o úroveň výše a uvažujeme, že velikost local pool je odvozena od velikosti regional pool vlivem small-scale migration, nebo-li migrace na malém měřítku odpovídajícím definovaným regional a local pools pro konkrétní případ. Druhy řazené v regional pool mají od ostatních druhů (vně zkoumanou množinu druhů) odlišnou speciaci, čili evoluční minulost a minulost historickou, tedy jejich migrační cesty jsou ve velkém měřítku (large-scale migration) rozlišné. Univerzálnost této teorie tkví v tom, že pro veškeré biotopy na Zemi neexistuje jednotný návod, jak „správně“ postupovat, přesněji řečeno jak nadefinovat jednotlivá pools. Dodatečně by se dala pro citlivější analýzu druhové diverzity definovat další pools, jenž by mohla zachytit rozdíly v distribuci druhů na jemnější škále.



Obr. 1. Schéma znázorňující vlivy působící na jednotlivé stupně species pool (Zobel 1997).

7.4. Další možnosti aplikace species-pool hypotézy

Možnosti uplatnění znalosti velikosti jednotlivých pools (regional, local, actual pools dle Pärtel et al. 1996) jsou široké. V souladu s tématem této práce uvedu okruhy týkající se ochrany životního prostředí. Seznam druhů v regional pool pro zkoumané biotopy může být užitečný pro ochranu lokální biodiverzity, studium invazních druhů, zejména jejich schopnosti invadovat stanoviště, pro uplatnění ekologie obnovy. Samotné zkoumání rozdílů mezi stupni species pool může sloužit jako hodnotný základ pro pochopení druhového

složení vyšších rostlin na daném biotopu. Pro takové analýzy byla vytvořena databáze druhů cévnatých rostlin v biotopech České republiky se zřetelem na zastoupení neofytních a archeofytních druhů (Sádlo et al. 2007).

8. ZÁVĚR

Pro studium bazických biotopů Dokeska pomocí species pool hypotézy by bylo možné zvolit jednotlivá pools takto:

- 1) Actual pool by zahrnovala druhy momentálně se na stanovišti vyskytující (zjištěné terénním průzkumem).
- 2) Local pool by se skládal ze druhů společných pro všechna actual pools.
- 3) Regional pool by zahrnoval všechny druhy České republiky potenciálně schopné obývat suché bazické biotopy Dokeska.

Velikosti prvních dvou pools jsou závislé na botanickém průzkumu oblasti. Pro kvantifikaci regional pool je možné využít databáze vytvořené podle studie Sádlo et al. (2007), jenž obsahuje součet druhů vyskytujících se na určitých typech stanovišť, klasifikovaných dle Katalogu biotopů ČR (Chytrý et al. 2001). Následná analýza by spočívala v porovnání jednotlivých pools.

Podle floristického průzkumu Hradčanských stěn se jeví, že velikosti actual pool a local pool se velmi podobají, a naopak local a regional pool jsou velmi odlišné. Takové shrnutí situace by se za stávajících podmínek dalo spíše nazvat hypotézou. Stanovisko, že velikosti actual a local pool jsou podobné, značí také podobné stanovištní podmínky, nízkou mezidruhovou kompetici a malá omezení pro disperzi. Taková situace se blíží ke stavu null community, což by znamenalo, že společenstva buď nejsou ohrožena nápořem diaspor z okolních biotopů, nebo jim odolávají a stagnují. Výrazně větší velikost regional pool by potvrzovala unikátnost oblasti Dokeska před okolními oblastmi, např. zemědělsky úrodným Českým rájem či Kokořínskem. Pro rozpoznání jemnějších rozdílů v druhové diverzitě suchých bazických biotopů by bylo přínosné zavést ještě více stupňů species pools než jen actual, local a regional.

Výsledky publikovaných studií a analýza druhového složení založená na teoretických základech jednoznačně naznačuje, že oblast Dokeska je unikátní svoji nedostupností pro široce rozšířené druhy rostlin a zároveň svoji schopností setrvávat v nezměněné podobě po dlouhá období. Z toho vyplývá, že i druhově chudé kyselé bory mohou představovat cenný ekosystém z hlediska jeho stabilního holocénního vývoje. Druhy rostlin suchých bazických

biotopů udržují stálé populace díky určitému podílu otevřených ploch a řídkému zakmenění lesů. Otázkou zůstává, na kolik jsou do budoucna udržitelné zásoby bazických iontů v písčitých půdách a jakou roli hraje izolovanost lokalit a jejich prostorové omezení ve vývoji druhového složení.

LITERATURA

Aarsen L. W. (1983): Ecological combining ability and competitive combining ability in plants: Toward a general evolutionary theory of coexistence in system of competition. *American Naturalist* 122: 707-731.

Adamovič J., Mikuláš R., Cílek V. (2010): Atlas pískovcových skalních měst České a Slovenské republiky. Academia. Praha

Beals E. W. (1984): Bray-Curtis-ordination: an effective strategy for analysis of multivariate ecological data. *Advances in Ecological Research* 14: 1–55.

Cílek et al. (1996): Výzkum pískovcových převisů v sz. části CHKO Kokořínsko I – III. *Ochrana přírody*, 51, 2: 43

Cílek V., Jarošová L., Ložek V., Svoboda J., Škrdla P. (1996): Výzkum pískovcových převisů v SZ. části CHKO Kokořínsko. I-III, *Ochrana přírody*, 51 č. 2-4

Cílek V., Žák K. (2007): Late Glaciál and Holocéne sedimentation under sandstone rock shelters of Northern Bohemia (Czech Republic). – In: Härtel H., Cílek V., Herben T., Jackson A. & Williams R. [eds], *Sandstone Landscapes*: 133-138, Academia, Praha.

Čech S., Klein V., Kříž J., Valečka J. (1980): Revision of Upper Cretaceous Stratigraphy of the Bohemian Cretaceous Basin. *Věstník Ústředního ústavu geologického* 55: 277-296.

Čeřovský J., Feráková V., Holub J., Maglocký Š., Procházka F. (1999): Červená kniha ohrožených a vzácných druhů rostlin a živočichů ČR a SR. Vol. 5. Vyšší rostliny.

Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W., Paulißen D. (1992): Ziegerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. Ed. 2. *Skripta Geobotanica* 18: 1-258.

Ewald J. (2002): A probabilistic approach to estimating species pools from large compositional matrices. *Journal of vegetational Science* 13: 191-198.

Ewald, J. (2003): The calcareous Riddle: Why are there so many calciphilous species in the Central European flora? *Folia Geobotanica* 38: 357-366.

Firbas F. (1927): Die Geschichte der nordböhmisches Wälder und Moore seit der letzten Eiszeit. *Beihefte zum Botanischen Centralblatt*, Dresden, 48/2: 145–219.

Greenslade, P. J. M. (1983): Adversity selection and the habitat template. *American Naturalist*, 122: 352-365.

Grime (1979): Plant strategies and vegetation processes. Wiley, New York.

Chytrý M., Kučera T., Kočí M. (2001): Katalog biotopů České republiky. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha.

Chytrý M., Tichý L., Roleček J. (2003): Local and regional patterns of species richness in central european vegetation types along the pH/kalcium gradient. *Folia Geobotanica* 38: 429-442.

Jenč, P. (2005): Historická paměť pískovcové krajiny Českého ráje. *Krkonoše – Jizerské hory* 3/2005: 22-25.

Kopecký L. (1987-1988): Mladý vulkanismus Českého masivu. *Geologie a hydrometalurgie uranu ve Stráži pod Ralskem*, 11 (3,4) a 12 (1-4).

Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun, Kaplan Z, Nirschner J., Štěpánek J. a Zázvorka J. [eds.] (2002): Klíč ke květeně České republiky. Academia, Praha

Kühn P. (2006): Geologické zajímavosti Libereckého kraje. Liberecký kraj, rezort rozvoje venkova, zemědělství, životního prostředí a informatiky.

Ložek V. (1997): Nálezy z pískovcových převisů a otázka degradace krajiny v mladším pravěku v širších souvislostech. *Ochrana přírody*, 52, 5: 146-148.

Ložek V. (2007): Zrcadlo minulosti, Česká a slovenská krajina v kvartéru. Dokořán.

Mísař Z., Dudek A., Havlena V., Weiss J. (1983): GEOLOGIE ČSSR I: Český masív. Státní pedagogické nakladatelství Praha.

Novák J., Sádlo J. (in prep): Unusual vegetation stability in lowland pine forest area (Doksy region, Czech Republic) throughout Holocene deduced from charcoal analysis.

Pärtel M. (2002): Local plant diversity patterns and evolutionary history at the regional scale. *Ecology*, 83(9): 2361-2366.

Pärtel M., Zobel M., Zobel K., Maarel E. (1996): Species pool and its relation to species richness: Evidence from Estonian plant communities. *OIKOS* 75: 111-117.

Peša V. (2006): Využívání skalních dutin v Českém ráji v mladší době bronzové až halštatské. Z *Českého ráje a Podkrkonoší – supplementum* 11: str. 107-120.

Pokorný P. (2005): Role of man in the development of Holocene vegetation in Central Bohemia. *Preslia* 77: 113-128.

Pokorný P. a Kuneš P. (2005): Holocéne acidification process recorded in three pollen profiles from Czech sandstone and river terrace environments. *Ferrantia* 44: 107-112.

Prošek F. a Ložek V. (1952): Mesolitické sídliště v Zátyní u Dubé. *Antropozoikum* II: 93-160.

Rosenzweig, M. L. (1995): Species diversity in space and time. *Cambridge University Press*, Cambridge.

Ricklefs, R. (1987): Community diversity: relative roles of local and regional processes. *Science* 235: 167-171.

Sádlo J., Petřík P., Boublík K., Rychtařík P., Šímová I. (in prep): Habitats, vegetation and flora of the Hradčanské stěny rocks: causes of diversity (Doksy area, Northern Bohemia)

Sádlo J. (2010): Biodiverzita: napřed poznat, až pak chránit - Historické příčiny druhové rozmanitosti v regionu Dokeska. *Akademický bulletin* 05/2010.

Sádlo J., Chytrý M., Pyšek P. (2007): Regional species pool of vascular plants in habitats of the Czech Republic. *Preslia* 79: 303-321.

Sádlo J., Pokorný P., Hájek P., Dreslerová D., Cílek V. (2005): Krajina a revoluce; významné Přelomy ve vývoji kulturní krajiny Českých zemí. Malá Skála, Praha.

Sádlo J., Heben T. (2007): Disturbance, denudation/accumulation dynamics and vegetation patterns in sandstone regions. – In: Härtel H., Cílek V., Herben T., Jackson A. a Williams R. [eds], *Sandstone Landscapes*: 205–212, Academia, Praha.

Skalický V. (1997): Regionálně fytogeografické členění. In: Hejný S., Slavík B. [eds] - Květena České republiky 1: str. 103-121, Academia, Praha

Southwood, T. R. E. (1977): Habitat, the templet for ecological strategie? *Journal of Animal Ecology* 46: 337-365

Svoboda J. a kol. (2003): Mezolit severních Čech. *Dolnověstonické studie*, 9: 1-328 str.

Tyler, G. (2003): Some Ecophysiological and historical approaches to species richness and calcicole/calcifuge behaviour – Contribution to a debate. *Folia Geobotanika* 38: 419-428.

Taylor D. R., Aarssen L. W., Loehle C. (1990): On the relationship between r/K selection and environmental carrying capacity: a new habitat templet for plant life history strategie. *OIKOS* 58: 239-250.

Tolasz R., Míková T., Valeriánová A., Voženílek V. [eds] (2007): Atlas podnebí Česka. ČHMÚ, Praha a UP Olomouc, 255 str.

Whittaker R.H. (1972): Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251.

Zobel M. (1992): Plant species koexistence – the role of historical, evolutionary and ecological factors. *OIKOS* 65: 314-320.

Zobel M. (1997): The relative role of species pool in determining plant species richness: An alternative explanation of species koexistence? *Trends in Ecology and Evolution* 12: 266-269.