

Reliktní vegetace na mezických stanovištích

Relict vegetation on mesic sites

Jan Roleček^{1, 2)}, Michal Hájek^{1, 2)}, Petr Karlík³⁾ & Jan Novák⁴⁾

¹⁾ Oddělení vegetační ekologie, Botanický ústav AV ČR, Lidická 25/27, 602 00, Brno; e-mail: honza.rolecek@centrum.cz

²⁾ Ústav botaniky a zoologie, Přírodovědecká fakulta Masarykovy univerzity, Kotlářská 2, 611 37, Brno

³⁾ Katedra ekologie lesa, Fakulta lesnická a dřevařská, Česká zemědělská univerzita v Praze, Kamýcká 1176, 165 21, Praha 6-Suchdol

⁴⁾ LAPE, Přírodovědecká fakulta Jihočeské univerzity, Branišovská 31, 370 05, České Budějovice

Abstract

Vegetation is a dynamic system of interacting plant populations. In spite of this dynamism, different vegetation types exhibit a variable amount of inertia in species composition. For this reason, the current vegetation of Central Europe is a heterogeneous mixture of plant communities of different age, depending not only on site conditions, but also on the history of vegetation development. We use the term “relict vegetation” for vegetation with an extraordinarily high proportion of species or species combinations which used to be more abundant in the past and may thus be considered as remnants of their wider past distribution. Although there is an almost infinite number of unique local histories of plant populations and their sites, within which a number of milestones might be identified, only two kinds of vegetation relicts are frequently distinguished in Czech botanical literature: 1) Glacial and Early Holocene relicts, i.e. remnants of plant communities widespread during the last Glacial period or the subsequent period of the Early Holocene but retreated mostly due to the spread of shady forests during the mid-Holocene; and 2) cultural relicts, i.e. vegetation types shaped by human activities which used to be more common in the past but have recently been abandoned.

In this study we focus on relict vegetation on mesic sites at lower altitudes of the Czech Republic. Here, natural vegetation is represented mostly by oak-hornbeam and beech forests (*Carpinton*, *Fagion*) and semi-natural vegetation mostly consists of nutrient-rich mesic grasslands (*Arrhenatherion*) and relatively species-poor types of semi-dry grasslands (*Bromion erecti*). Although mesic lowland and upland sites were predominantly intensively managed in the past, we suggest that in some places ancient vegetation types were preserved both in forest and non-forest habitats. We assume that most relict vegetation types of mesic sites are derived from communities which used to be widespread before the mid-Holocene. Based on palaeoecological evidence, these were open-canopy forests dominated mainly by *Betula* and *Pinus*, whose total species composition is unknown but may be approximated using recent analogues from continental regions of Eurasia. Hemiboreal *Brachypodio pinnati-Betuletea pendulae* forests, distributed from the Southern Urals to southern Siberia, include many central European species which we suggest are characteristic of relict communities of both forest and non-forest vegetation in central European lowlands and uplands. These

communities mostly include extensively managed species-rich mesic, dry-mesic and wet-mesic grasslands on base-rich to moderately rich but nutrient-poor to moderately rich soils (*Cirsio-Brachypodium*, *Molinion* and mesotrophic variants of *Arrhenatherion*) and open-canopy mesic to dry-mesic oak forests on base-rich to moderately rich soils. Characteristic species include *Betonica officinalis*, *Brachypodium pinnatum*, *Potentilla alba*, *Galium boreale*, *Viola hirta*, *Carex montana*, *Inula salicina*, *Peucedanum cervaria* and *Primula veris*. Many sites of these communities harbour some rare species with disjunct distribution ranges, which we interpret as another indication of relict origin of this vegetation.

Besides hemiboreal forests we discuss several other vegetation types whose historical analogues could be ancestors of recent relict communities on mesic sites: continental forest meadows (*Carici macrouae-Crepidetalia sibiricae*), steppe meadows (*Galietales veri*), and also some types of alluvial and fen grasslands. Open-canopy forests of the Southern Urals (*Lathyro-Quercion roboris*), whose understorey is almost identical to that of hemiboreal *Brachypodio-Betuletea* forests, represent a hypothetical analogue of mid-Holocene mixed oak forests (*Quercetum mixtum*) from which the current subcontinental oak forests (*Potentillo-Quercetum sensu lato*) in Central Europe have been derived. We also provide detailed characteristics of several vegetation types occurring in the Czech Republic which we consider as vegetation relicts. We identified several factors possibly important for their preservation: long history of human influence, which was relatively intensive in the more distant history (and thus could have facilitated the survival of heliophilous communities at the expense of shady forests) and relatively low-intensive in recent history (and thus could have prevented the spread of competitive species or complete destruction by human activities). This vegetation frequently survives at remote and poorly manageable sites, yet with a long history of human influence.

Key words: forest meadows, Glacial, grasslands, hemiboreal forests, Holocene, management, meadow steppe, oak forests, species composition, vegetation history

Nomenklatura: Kubát et al. (2002) – cévnaté rostliny ČR, Čerepanov (1995) – ostatní cévnaté rostliny, Moravec et al. (1995) – rostlinná společenstva

Úvod

Dynamičnost a setrvačnost vegetace

Vegetace je dynamický systém interagujících rostlinných populací. V čase se mění v reakci na změny vnějších podmínek (tomu nás učí např. paleoekologie), ale podléhá i zákonitému vnitřnímu vývoji (ten studuje například ekologie sukcese) a svou roli v ní hrají i stochastické změny jako jsou náhodné kolonizace a extinkce. Některé typy vegetace jsou v čase velmi nestabilní a závislé na pravidelných vnějších zásazích – např. vegetace obnažených rybníčních den (Šumberová et al. 2005). Dobře zdokumentovaným vývojem však prochází i dlouhodobě mnohem stabilnější vegetace lesů (Šamonil & Vrška 2007) nebo luk (Herben et al. 1993).

Navzdory této dynamičnosti vykazují některé typy vegetace značnou setrvačnost v druhovém složení. Tato rezistence vůči změnám může mít více příčin, které lze rozdělit (Von Holle et al. 2003) na environmentální (stanovištní podmínky jsou vhodnější pro dru-

hy přítomné než pro druhy, které je mohou nahradit), biotické (sem patří zejména kompetice ze strany přítomných druhů), demografické (přítomné druhy mají větší populace a bohatší produkci diaspor) a biologické (sem patří přežívání dlouhověkých druhů v podmínkách, za kterých už by se znovu neuchytily).

V důsledku vzájemné hry dynamizujících a zpomalujících mechanismů a kvůli stále se zrychlujícímu vývoji prostředí v období od posledního glaciálního maxima je dnes středoevropská vegetace prostorově heterogenní směsí společenstev různého stáří. Příčinou této její pestrosti tedy nejsou pouze specifické podmínky různých stanovišť, ale zejména rozmanitost jejich lokálních historií.

Reliktní vegetace

Za reliktní zde označujeme vegetaci, v jejímž druhovém složení se ve zvýšené míře uplatňují druhy nebo kombinace druhů, které mohly být více rozšířeny v (různě vzdalené) minulosti a jejíž dnešní výskyty lze považovat za pozůstatky (relikty) dřívějšího rozšíření. Vegetační relikty je oproti svému předchůdci čili ancestrálnímu společenstvu zpravidla ochuzen o vymřelé populace (které to jsou, obvykle nedokážeme odhadnout) a zároveň bývá obohacen o některé modernější imigranty. Míra obohacení je velmi různá a končí až u moderních společenstev, ale i ta mohou obsahovat některé reliktní druhy. Reliktnost tedy neimplikuje dlouhodobou neměnnost vegetace na konkrétní lokalitě (byť i ta je principiálně možná, například na extrémních stanovištích skal a sutí). Spočívá spíše v relativně větší kontinuitě vývoje v určitém (nevelkém) území ve srovnání s tím, co je běžné. Prostorovým aspektům reliktnosti na úrovni druhových populací se podrobněji věnoval Sádlo (1998).

Typy reliktnosti

V naší botanické literatuře je jako reliktní nejčastěji označována vegetace některých nalesních společenstev, jež byla podle názoru řady autorů na našem území rozšířena v poslední době ledové nebo v navazujícím období staršího holocénu a ustoupila většinou v důsledku rozšíření stinných lesů ve středním holocénu. O vegetačních typech s podobnou historií se obvykle hovoří jako o (post)glaciálních nebo staroholocenních reliktech. Mezi často uváděné příklady patří drnové stepi a další typy suchých trávníků (Chytrý, Hoffmann & Novák in Chytrý 2007: 371–470), vegetace skal a sutí (Sádlo & Chytrý in Chytrý 2009: 406–434), slatiniště (Rybníček 1966, Hájek & Hájková in Chytrý 2011: 614–704) nebo vysokohorská vegetace různých typů. Někdy je jako reliktní označována i vegetace světlých lesů, v níž mohly světlomilné druhy přežít po celý holocén – zejména přirozené bory (Chytrý in Chytrý 2013: 366–371, Zelený in Chytrý 2013: 389–404).

Druhým často uvažovaným typem reliktnosti je reliktnost kulturní. Ta bývá spojována s vegetací výrazněji ovlivněnou člověkem, která je vázána na v minulosti častější a nyní

vzácné typy managementu (ať už záměrného nebo bezděčného). Jako kulturní relikty bývají označovány různé typy extenzivně obhospodařovaných luk (Blažková 1979, Krahulec in Chytrý 2007: 283–288) nebo některé typy ruderalní vegetace, například intenzivně narušované porosty živinami bohatých půd (svaz *Malvion neglectae*; Lososová in Chytrý 2009: 175–186). V poněkud odlišném smyslu je toto označení používáno pro zplanělé populace v minulosti pěstovaných rostlin, například *Chaerophyllum bulbosum* (Lániková & Šumberová in Chytrý 2009: 360–363, Celka 2011).

Ve skutečnosti existuje celá škála unikátních historií jednotlivých druhových populací a jejich lokalit, ve kterých by bylo možné při neomezené dostupnosti historických dat rozlišit větší či menší počet významných mezníků. Ty by zřejmě odpovídaly hlavním přelomům ve vývoji středoevropské krajiny, jak nám je podávají paleoekologie, archeologie a historie (např. Sádlo et al. 2005, Ložek 2007, 2011, Pokorný 2011). Při pokusech o generalizaci je však důležité vzít v úvahu, že jednotlivé vrstvy reliktnosti mohou být ve zpětném pohledu obtížně rozlišitelné a mohou se do různé míry prolínat. Například světlomilné rašeliništní druhy, které se rozšířily na konci doby ledové a na začátku holocénu, zažily značné omezení areálu ve středním holocénu, kdy řadu jejich lokalit zarostly olšové lesy (Hájková et al. 2015). Kromě extrémních biotopů se tyto druhy uchýlily na člověkem vytvořené rašelinné a slatinné louky (Pouličková et al. 2005), kde přežily do moderní doby, některé z nich jako druhy relativně běžné. V posledních desetiletích pak často zažily druhou vlnu úbytku v souvislosti se zánikem živinami chudých obhospodařovaných rašelinných luk v důsledku velkoplošného odvodňování a eutrofizace. Jedná se tedy o relikty jak glaciální/staroholocenní, tak kulturní.

Jinou ilustrací komplexní povahy otázky reliktnosti budiž historie kulturních luk svazu *Arrhenatherion*, jejichž jednotlivé typy jsou obvykle spjaty s určitým historickým obdobím a pro něj typickým způsobem obhospodařování, avšak se změnami hospodaření na konkrétních lokalitách se mohou rychle měnit jeden v druhý. Například vegetace květnatých kostřavových luk asociace *Potentillo albae-Festucetum rubrae*, která je považována za relikty předintenzivního hospodaření, může být hnojením rychle změněna v modernější vegetaci eutrofních ovsíkových luk asociace *Arrhenatheretum elatioris* (Blažková 1979). Avšak i tu lze v dnešní krajině chápat jako kulturní relikty, neboť největšího rozšíření dosáhla zřejmě během první poloviny 20. století a dnes byla na většině lokalit nahrazena druhově chudou vegetací průmyslově obhospodařovaných luk, zušlechťovaných například tzv. bezorební obnovou spočívající v aplikaci širokospektrálních herbicidů a dosevu.

Z výše uvedených důvodů je vždy užitečné pátrat po absolutním časování jednotlivých vrstev reliktnosti – byť stále riskujeme neúspěch vzhledem k omezené dostupnosti historických dat.

Mezická stanoviště

V této studii se zaměřujeme na reliktnost vegetace na mezických stanovištích, rozšířených převážně v nižších polohách s hlubšími půdami, alespoň středně minerálně bohatými, mí-

ně kyselými až mírně alkalickými a se středními hodnotami vlhkosti. Ve střední Evropě jsou mezická stanoviště hojná, ba mnohde převažují. Teoreticky nevyžadují zvláštní adaptace (je tu nejméně stresu ze sucha a zamokření), ze stejného důvodu je tu ale teoreticky největší konkurence, zvláště pokud je zde dostatek základních živin (N, P) a dvoumocných kationtů (Ca, Mg). Atraktorem sukcese na mezických stanovištích jsou v současnosti v nižších polohách dubohabřiny (svaz *Carpinion*), ve středních polohách květnaté bučiny (svaz *Fagion*). V nich nejčastěji dominují konkurenčně silné dřeviny habr a buk, jež dnes v přírodě blízkých porostech převládají (habr často spolu s dubem) a udávají charakter stanoviště velmi stinnými porosty. Mezofilní nelesní vegetace se diferencuje zejména podle dostupnosti bází, základních živin a způsobu obhospodařování. Převažují zde eutrofní ovsíkové louky (svaz *Arrhenatherion*) s dominancí konkurenčně silných mezofilních trav (zejména *Arrhenatherum elatius* a *Dactylis glomerata*), případně ochuzené formy mírně suchých trávníků (svaz *Bromion erecti*), často s dominancí expanzivního *Bromus erectus*.

Pro reliktnost na mezických stanovištích z výše uvedeného vyplývají dvě protichůdné tendence: 1) ve srovnání s jinými typy stanovišť zde dochází k relativně rychlé eliminaci starších typů vegetace v důsledku snadného šíření moderních konkurenčně silných druhů; 2) mohou se zde izolovat reliktní typy vegetace v případě specifického lokálního vývoje, např. v důsledku rozdílů v obhospodařování v různých obdobích historie nebo omezené možnosti šíření konkurenčně silných druhů (např. na odlehlých lokalitách). Lidské hospodaření ovlivnilo mezická stanoviště zvláště výrazně, neboť jsou většinou potenciálně produktivní a vhodná pro zemědělské a lesnické využití. Zároveň jsou často dobře dostupná (roviny, plošiny, mírné svahy) a rozšířená v nižších polohách s větší hustotou a dlouhou historií lidského osídlení. Možnost, že by se na takových stanovištích mohla vyskytovat výrazněji reliktní vegetace, byla proto dříve zpochybnována (Sádlo & Bufková 2002). Podle našeho názoru se zde však můžeme setkat s vegetací skutečně starobyklou – a to jak v lesích, tak v bezlesí.

Vegetace mezických stanovišť ve starším holocénu

Domníváme se, že reliktní společenstva mezických stanovišť nižších poloh jsou nejčastěji odvozena od vegetace z doby před nejvýraznější holocenní vývojovou diskontinuitou – rozšířením stinných listnatých lesů ve středním holocénu (Sádlo et al. 2005). Na počátku holocénu na takových místech podle současných paleoekologických zjištění převládaly světlé březoborové lesy (Pokorný et al. 2015a, 2015b). Jejich přesnou podobu, včetně druhového složení bylinného patra, však neznáme, neboť pyloanalytické studie nám neposkytují dostatečné taxonomické a prostorové rozlišení (Birks & Birks 2000, Roberts 2002). Můžeme se však opřít o dobrou znalost druhového složení hypotetické moderní analogie těchto zaniklých společenstev, kterou jsou hemiboreální lesy třídy *Brachypodio pinna-ti-Betuletea pendulae*, vyskytující se na Jižním Uralu a jižní Sibiři (Ermakov et al. 1991,

2000, Roleček 2007, Chytrý et al. 2008, 2010). Pro možnou analogičnost vegetace tohoto vzdáleného území svědčí klimatické podmínky, jež jsou podobné těm, které mohly panovat ve střední Evropě na počátku holocénu (Davis et al. 2003), i složení lesní flóry, jež vykazuje překvapivě blízké vztahy k flóře evropských temperátních lesů (Kleopov 1990, Nimis et al. 1994). Hlavní rozdíl v holocenním vývoji vegetace ve střední Evropě a za Uralem spočívá ve výskytu náročnějších dřevin, které ve střední Evropě na konci staršího holocénu vytlačily břízu a borovici z mezických stanovišť (zejména líska, lípa, javor a dub; Pokorný 2011). Tyto druhy za Uralem vzhledem k nepříznivým klimatickým podmínkám (zejména tuhým zimám) chybějí, nebo zde dosahují hranice svého souvislého rozšíření (Meusel et al. 1965–1992).

Analýza snímkového materiálu hemiboreálních lesů třídy *Brachypodio-Betuletea* (Ermačov et al. 1991) ukazuje, že v jejich druhovém složení se významně uplatňují charakteristické druhy středoevropských společenstev mírně suchých až mírně vlhkých stanovišť nižších poloh (Tab. 1). Jde přitom o směs druhů lesních a nelesních, neboť dominantní dřeviny (bříza, borovice, osika, případně modřín sibiřský) propouštějí do lesního interiéru dostatek světla pro výskyt nelesních a lemových druhů. Naši hypotézou je, že druhové složení podobné hemiboreálním lesům třídy *Brachypodio-Betuletea* může být jedním z typických rysů reliktní lesní i nelesní vegetace mezických stanovišť nižších poloh ve střední Evropě.

Cíle studie

Naším cílem je představit vybrané typy polopřirozené a přírodě blízké luční a lesní vegetace, jež rostou na mezických stanovištích v nižších polohách České republiky a jež mají podle našeho názoru výrazně reliktní charakter. Současně chceme ukázat, jaké druhy jsou pro reliktní vegetaci mezických stanovišť charakteristické a pokusit se identifikovat příčiny jejího přežívání na některých lokalitách.

Metodika

Předkládaná studie představuje konsensus autorů ve studované oblasti. Prezentované názory opírá o výsledky dílčích analýz, avšak tak jako v jiných historických studiích ani zde nelze dobře oddělit data a interpretace, a tedy výsledky a diskusi.

Pro analýzy české vegetace jsme použili data ze stratifikovaného výběru z České národní fytoecologické databáze (ČNFD), připraveného pro potřeby projektu Vegetace České republiky (Chytrý 2009, 2011, 2013). Tento výběr na začátku obsahoval 43 814 fytoecologických snímků, pokrývajících naprostou většinu vegetačních typů České republiky. Pro potřeby analýzy jsme snímky rozdělili do 637 asociací na základě údajů v databázovém poli *Syntaxon code*. ČNFD pracuje se seznamem syntaxonů přibližně odpovídajícím klasifikaci Moravce a kolektivu (Moravec 1995), kterou jsme proto v naší

Tab. 1. – Frekvence a průměrná pokryvnost 40 nejčastějších druhů hemiboreálních lesů třídy *Brachypodio-Betuletea*. Výsledky jsou založeny na analýze publikovaného snímkového materiálu z jižní Sibíře (Ermakov et al. 1991). Diagnostické druhy třídy (Ermakov et al. 2000) jsou vyznačeny tučně. *Pleurospermum uralense* je geografický vikariant *P. austriacum*. *Lilium pilosiusculum* je geografický vikariant *L. martagon*. *Bupleurum longifolium* se vyskytuje v geograficky vikarizujícím poddruhu *B. l.* subsp. *aureum*.

Tab. 1. – Frequency and mean percentage cover of the 40 most frequent species of hemiboreal forests of the *Brachypodio-Betuletea* class. Results are based on an analysis of published relevés from southern Siberia (Ermakov et al. 1991). Diagnostic species of the class (Ermakov et al. 2000) are in bold. *Pleurospermum uralense* and *Lilium pilosiusculum* are geographical vicariants of *Pleurospermum austriacum* and *Lilium martagon*, respectively. *Bupleurum longifolium* is represented by vicariant subspecies *B. l.* subsp. *aureum*.

Druh	Frekvence (%)	Prům. pokrývnost (%)	Druh	Frekvence (%)	Prům. pokrývnost (%)
<i>Rubus saxatilis</i>	96	5,7	<i>Trollius asiaticus</i>	47	2,4
<i>Betula pendula</i>	96	19,6	<i>Lathyrus humilis</i>	47	3,9
<i>Galium boreale</i>	82	2,2	<i>Vicia unijuga</i>	47	2,3
<i>Thalictrum minus</i>	80	2,2	<i>Melica nutans</i>	44	2,1
<i>Brachypodium pinnatum</i>	79	12,4	<i>Vicia cracca</i>	43	2,3
<i>Iris ruthenica</i>	74	4,6	<i>Lilium pilosiusculum</i>	43	1,9
<i>Pinus sylvestris</i>	74	35,2	<i>Lathyrus gmelinii</i>	43	2,4
<i>Carex pediformis</i> subsp. <i>macroua</i>	71	12,2	<i>Bupleurum longifolium</i>	43	2,2
<i>Pulmonaria mollis</i>	71	2,1	<i>Pteridium aquilinum</i>	42	7,2
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	68	9,7	<i>Populus tremula</i>	41	16,2
<i>Pleurospermum uralense</i>	63	2,0	<i>Serratula coronata</i>	40	2,0
<i>Hieracium umbellatum</i>	60	2,0	<i>Filipendula ulmaria</i>	40	2,8
<i>Rosa acicularis</i>	60	3,4	<i>Lathyrus pisiformis</i>	39	2,0
<i>Vicia sepium</i>	58	2,2	<i>Lathyrus pratensis</i>	37	2,1
<i>Sanguisorba officinalis</i>	57	2,0	<i>Geranium pseudosibiricum</i>	36	2,2
<i>Lupinaster pentaphyllus</i>	57	2,2	<i>Heracleum dissectum</i>	35	2,3
<i>Angelica sylvestris</i>	53	2,2	<i>Fragaria vesca</i>	34	2,0
<i>Crepis sibirica</i>	51	2,6	<i>Lathyrus vernus</i>	34	2,8
<i>Maianthemum bifolium</i>	51	2,3	<i>Polygonatum odoratum</i>	33	2,0
<i>Viola uniflora</i>	51	2,1	<i>Achillea millefolium</i>	33	2,0

práci následovali. Toto syntaxonomické pojetí je pro naše účely výhodné i proto, že Moravcova klasifikace zdůrazňuje úzce vymezené lokální vegetační typy (Chytrý 2007), což odpovídá naší v zásadě lokální perspektivě. Snímky nezařazené do asociací jsme z datového souboru vyloučili. Abychom zajistili reprezentativnost a zároveň srovnatelnost jednotlivých asociací, náhodně jsme z každé asociace vybrali maximálně 15 snímků (velké množství asociací je v ČNFD zastoupeno poměrně malým počtem snímků) a vyloučili jsme asociace, které byly zastoupeny méně než 10 snímky. Výsledný datový soubor tak čítal 6177 snímků zařazených do 428 asociací.

Pro analýzy skladby jihosibiřských hemiboreálních lesů jsme použili fytoecologické snímky vegetace třídy *Brachypodio-Betuletea* publikované v práci autorů Ermakov et al. (1991). Výchozí datový soubor obsahoval 185 snímků klasifikovaných do 17 asociací. Pro zvýšení srovnatelnosti jsme z každé asociace vybrali po osmi snímcích, což byl počet snímků v nejméně zastoupené asociaci. Výsledný datový soubor tak čítal 136 snímků zařazených do 17 asociací.

Pro analýzu podobnosti druhového složení české vegetace a jihosibiřských hemiboreálních lesů jsme zvolili dva komplementární přístupy. Jednak jsme počítali průměrnou podobnost snímků jednotlivých vegetačních typů české a jihosibiřské vegetace, přičemž jako míru podobnosti jsme zvolili Sørensenův index a abundance druhů (odvozené z odhadů pokryvnosti převedených na procentuální škálu) jsme logaritmičsky transformovali. Protože podobnost v celkovém druhovém složení může být ovlivněna různými nechtěnými efekty, jako alternativní vyjádření podobnosti jsme zvolili průměrný počet diagnostických druhů hemiboreálních lesů na jeden snímek v dané asociaci české vegetace.

Diagnostické druhy třídy *Brachypodio-Betuletea* a podřízených řádů (celkem 32 druhů) byly převzaty z publikace Ermakova a kolektivu (Ermakov et al. 2000). V obou případech jsme z analýzy vyloučili údaje o stromech a vyšších keřích (včetně údajů o jejich výskytu v bylinném patře) a srovnávali pouze složení bylinného patra. Blízce příbuzné geograficky vikarizující druhy (např. *Cimicifuga europaea* a *C. foetida*) jsme před analýzou sloučili.

Zastoupení expanzivních druhů v českých asociacích bylo stanoveno pomocí hodnoty hemerobie v databázi BioFlor (Klotz et al. 2002). Za expanzivní byly považovány druhy euhemerobní a polyhemerobní a za zvýšené bylo považováno také jejich zastoupení, které převyšovalo průměrné zastoupení v analyzovaných snímcích sibiřských hemiboreálních lesů.

Charakteristické (diagnostické) druhy skupiny českých snímků klasifikovaných do asociací, které byly podle jednoho nebo druhého kritéria vyhodnoceny jako nejpodobnější jihosibiřským hemiboreálním lesům, byly stanoveny pomocí koeficientu Φ standardizovaného na velikost skupiny odpovídající pěti procentům datového souboru (Tichý & Chytrý 2006).

Odpovědi druhů na gradient vlhkosti byly analyzovány pomocí Huisman-Olff-Fresco modelů (HOF; Huisman et al. 1993) v programu R 2.9 (R Development Core Team 2008) propojeném s programem Juice 6.5 (Tichý 2002, Zelený & Tichý in www1). Pro analýzu byl opět použit stratifikovaný výběr z ČNFD. Vlhkost stanoviště byla vyjádřena pomocí průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro vlhkost (Ellenberg et al. 1992) spočítané z celkového druhového složení analyzovaných fytoecologických snímků.

Nomenklatura druhových skupin neuvedených v použitých zdrojích je následující: *Anthoxanthum odoratum* agg. (*A. alpinum*, *A. odoratum*), *Poa pratensis* agg. (*P. angustifolia*, *P. humilis*, *P. pratensis*), *Pulmonaria officinalis* agg. (*P. obscura*, *P. officinalis*). *Carex derelicta* = *C. derelicta* Štěpánková.

Výsledky a diskuse

Analýza podobnosti českých vegetačních typů s jihosibiřskými hemiboreálními lesy

Mezi našimi vegetačními typy s druhovým složením nejpodobnějším jihosibiřským hemiboreálním lesům nalézáme vesměs druhově bohatá mezofilní, xeromezofilní a hygromezofilní společenstva (Tab. 2), rostoucí na minerálně bohatých a středně bohatých půdách, které jsou obvykle dobře vyvinuté, poměrně hluboké a (potenciálně) produktivní. Z tohoto ekologického rámce nevybočuje ani vegetace horských vysokostébelných trávníků asociace *Bupleuro longifoliae-Calamagrostietum arundinaceae*, jejíž celkové druhové složení se od ostatních společenstev značně liší. I zde se však vyskytuje, byť v některých případech vzácně, množství druhů společných s nížinnými společenstvy (např. *Calamagrostis arundinacea*, *Carex montana*, *Convallaria majalis*, *Digitalis grandiflora*, *Galium boreale*, *Lilium martagon* a *Potentilla erecta*).

Z hlediska hypotézy o reliktnosti těchto vegetačních typů je podle našeho názoru významné, že na řadě jejich lokalit, a nezdědka přímo v této vegetaci, se vyskytují vzácné druhy, jejichž rozšíření má ve střední Evropě disjunktivní charakter (viz podrobnou charakteristiku vybraných vegetačních typů níže). Domníváme se, že výskyty těchto druhů lze v mnoha případech interpretovat jako reliktní, což může být významná indicie reliktnosti celého vegetačního typu, v němž rostou – a to zejména v případech, kdy se takových druhů vyskytuje větší počet pohromadě, případně jde přímo o druhy jihosibiřských hemiboreálních lesů (Tab. 3). Mezi vegetační typy a území, kde k těmto zvláště nápadným koincencím dochází, patří například *Brachypodio-Molinietum* v jihozápadní části Bílých Karpat, babinské louky v centrální části Českého středohoří, *Potentillo-Brachypodietum* na Čejčsku a Dunajovických kopcích, *Carici fritschii-Quercetum* v Důbravě u Hodonína a *Bupleuro-Calamagrostietum* a jemu blízké vegetační typy ve Velké Kotlině v Hrubém Jeseníku (Ambrozek 1989, Roleček 2007, Hájková et al. 2011, Bureš 2013).

Tab. 2. – Asociace české vegetace nejpodobnější jihosibiřským hemiboreálním lesům podle dvou různých kritérií. Asociace jsou seřazeny podle míry podobnosti hemiboreálním lesům. Hvězdičkou jsou označeny asociace se zvýšeným zastoupením expanzivních druhů.

Tab. 2. – List of associations of Czech vegetation showing highest similarity to south Siberian hemiborealforests based on two different criteria. Associations are ordered according to their similarity to hemiboreal forests. Asterisks indicate associations with a relatively high representation of expansive species.

Nejpodobnější celkové druhové složení	Nejvíce diagnostických druhů
<i>Gentiano pneumonanthis-Molinietum</i>	<i>Brachypodio-Molinietum</i>
<i>Bupleuro-Calamagrostietum arundinaceae</i>	<i>Carici fritschii-Quercetum roboris</i>
<i>Brachypodio-Molinietum</i>	spol. <i>Brachypodium pinnatum-Quercus</i>
<i>Potentillo albae-Brachypodietum pinnati</i>	<i>Bupleuro-Calamagrostietum arundinaceae</i>
spol. <i>Brachypodium pinnatum-Quercus</i>	<i>Potentillo albae-Festucetum rubrae*</i>
<i>Potentillo albae-Festucetum rubrae*</i>	<i>Gentiano pneumonanthis-Molinietum</i>
<i>Trollio altissimi- Filipenduletum*</i>	<i>Corno-Quercetum</i>
<i>Sanguisorbo-Festucetum pratensis*</i>	<i>Potentillo albae-Brachypodietum pinnati</i>
<i>Serratulo-Festucetum commutatae*</i>	<i>Lathyro versicoloris-Quercetum</i>
<i>Carici fritschii-Quercetum roboris</i>	<i>Sanguisorbo-Festucetum pratensis*</i>
<i>Peucedanetum cervariae</i>	<i>Serratulo-Festucetum commutatae*</i>
<i>Geranio-Anemonetum sylvestris</i>	<i>Trifolio medii-Agrimonetum</i>
<i>Pruno mahaleb-Quercetum pubescentis</i>	<i>Peucedanetum cervariae</i>
<i>Trifolio medii-Agrimonetum</i>	<i>Seslerio albicantis-Tilietum cordatae</i>
<i>Polygono-Trollietum altissimi*</i>	<i>Cardaminopsio halleri-Agrostietum*</i>
<i>Ononido spinosae-Cirsietum acaulis</i>	<i>Potentillo albae-Quercetum</i>
<i>Corno-Quercetum</i>	<i>Geranio-Anemonetum sylvestris</i>
<i>Scabioso ochroleucae-Brachypodietum</i>	<i>Trifolio medii-Melampyretum nemorosi*</i>
<i>Potentillo albae-Quercetum</i>	<i>Trollio altissimi- Filipenduletum*</i>
<i>Verbasco austriaci-Imuletum ensifoliae</i>	<i>Scirpo-Cirsietum cani*</i>

Charakteristické druhy reliktní vegetace mezických stanovišť

Jedním z poměrně robustních výsledků naší analýzy je identifikace charakteristických druhů studovaných společenstev (Tab. 4). Jde o ekologicky vyhraněnou skupinu druhů

Tab. 3. – Příklady vzácných druhů s disjunktivním rozšířením v České republice vyskytujících se v analyzovaných porostech hemiboreálních lesů jižní Sibíře. Domníváme se, že na našem území představuje většina z nich glaciální nebo staroholocenní relikty a jejich výskyt (zejména společný) může indikovat reliktní původ vegetace, v níž rostou. V případě *Pulmonaria mollis* máme na mysli zejména výskyty v Čechách. V případě *Libanotis pyrenaica* neuvažujeme zjevně synantropní výskyty na hradních zříceninách, podél vodních toků a komunikací. V případě *Thalictrum simplex* se ve střední Evropě vyskytuje i nominální poddruh.

Tab. 3. – Examples of rare species with a disjunct distribution in the Czech Republic occurring in the analysed stands of hemiboreal forests in southern Siberia. We suggest that most of these species are Glacial or Early Holocene relicts in Central Europe and that their occurrence (particularly if multiple) may indicate relict origin of vegetation in which they participate. In case of *Pulmonaria mollis* mainly Bohemian sites are considered. In case of *Libanotis pyrenaica*, synanthropic sites (castle ruins, river banks and roadsides) are not considered. In case of *Thalictrum simplex*, nominal subspecies *T. s.* subsp. *simplex* is also present in Central Europe.

Druh	Středoevropský vikariant
<i>Adenophora liliifolia</i>	
<i>Bupleurum longifolium</i> subsp. <i>aureum</i>	<i>B. l.</i> subsp. <i>longifolium</i> & subsp. <i>vapicense</i>
<i>Carex pediformis</i> subsp. <i>macroura</i>	
<i>Carex obtusata</i>	
<i>Cimicifuga foetida</i>	<i>C. europaea</i>
<i>Conioselinum tataricum</i>	
<i>Cotoneaster melanocarpus</i>	
<i>Crepis sibirica</i>	
<i>Lathyrus pisiformis</i>	
<i>Libanotis pyrenaica</i>	
<i>Pleurospermum uralense</i>	<i>P. austriacum</i>
<i>Pseudolysimachion spurium</i>	
<i>Pulmonaria mollis</i>	
<i>Rosa majalis</i>	
<i>Thalictrum simplex</i> subsp. <i>simplex</i>	<i>T. simplex</i> subsp. <i>galioides</i>
<i>Veratrum nigrum</i>	

s velkou mírou společného výskytu na rozsáhlém území a ve větším počtu vegetačních typů. Jejím jádrem je sociologická skupina *Serratula tinctoria*, zahrnující druhy *Betonica officinalis*, *Galium boreale* subsp. *boreale*, *Potentilla alba* a *Serratula tinctoria* (Chytrý 2007). Tyto druhy bývají pokládány za indikátory těžkých, střídavě vlhkých půd, případně za typické druhy bezkolencových luk. Taková označení však mohou být zavádějící, neboť jde o druhy rostoucí na půdách různé zrnitosti (jílovitých i písčítých), s optimem výskytu

Tab. 4. – Charakteristické (diagnostické) a konstantní druhy českých vegetačních typů vykazujících největší podobnost k hemiboreálním lesům jižní Sibiře. Hvězdičkou jsou označeny druhy vyskytující se i v analyzovaných snímčích hemiboreálních lesů. Dvěma hvězdičkami jsou označeny druhy, které jsou zároveň diagnostické pro třídu *Brachypodio-Betuletea* a podřízené řády, případně druhy jim blíže příbuzné a geograficky vikarizující (*Primula veris*, *P. macrocalyx*). *Betonica officinalis* je diagnostickým druhem řádu *Chamaecyisto ruthenici-Pinetalia sylvestris*, výskytem omezeného na Jižní Ural, který však v analyzovaných datech nebyl zastoupen.

Tab. 4. – List of characteristic (diagnostic) and constant species of Czech vegetation types showing highest similarity to the hemiboreal forests of southern Siberia. Asterisks indicate species present in the analysed relevés of hemiboreal forests. Double asterisks indicate diagnostic species of the *Brachypodio-Betuletea* class and subordinate orders or species closely related and geographically vicariant (*Primula veris*, *P. macrocalyx*). *Betonica officinalis* is a diagnostic species of *Chamaecyisto ruthenici-Pinetalia sylvestris* order that is restricted to Southern Urals, and therefore was not represented in the analysed data.

Charakteristické druhy	Konstantní druhy
<i>Betonica officinalis</i>	<i>Achillea millefolium</i> agg.*
<i>Brachypodium pinnatum</i> **	<i>Poa pratensis</i> agg.**
<i>Potentilla alba</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i> **
<i>Galium boreale</i> *	<i>Veronica chamaedrys</i> agg.**
<i>Viola hirta</i> *	<i>Dactylis glomerata</i> *
<i>Carex montana</i>	<i>Euphorbia cyparissias</i>
<i>Inula salicina</i> *	<i>Festuca rubra</i> agg.*
<i>Peucedanum cervaria</i>	<i>Galium verum</i> agg.*
<i>Primula veris</i> **	<i>Rumex acetosa</i>
<i>Bromus erectus</i>	<i>Festuca rupicola</i>
<i>Filipendula vulgaris</i> *	<i>Pimpinella saxifraga</i> *
<i>Pyrethrum corymbosum</i>	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Ranunculus polyanthemos</i> *	<i>Anthoxanthum odoratum</i> agg.
<i>Avenula pubescens</i> *	<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Serratula tinctoria</i>	<i>Arrhenatherum elatius</i>
<i>Poa pratensis</i> agg.	<i>Taraxacum</i> sp.*
<i>Geranium sanguineum</i>	<i>Knautia arvensis</i> agg.
<i>Bupleurum falcatum</i>	<i>Briza media</i>
<i>Veronica chamaedrys</i> agg.**	<i>Viola hirta</i>
<i>Knautia arvensis</i> agg.*	<i>Ranunculus acris</i>

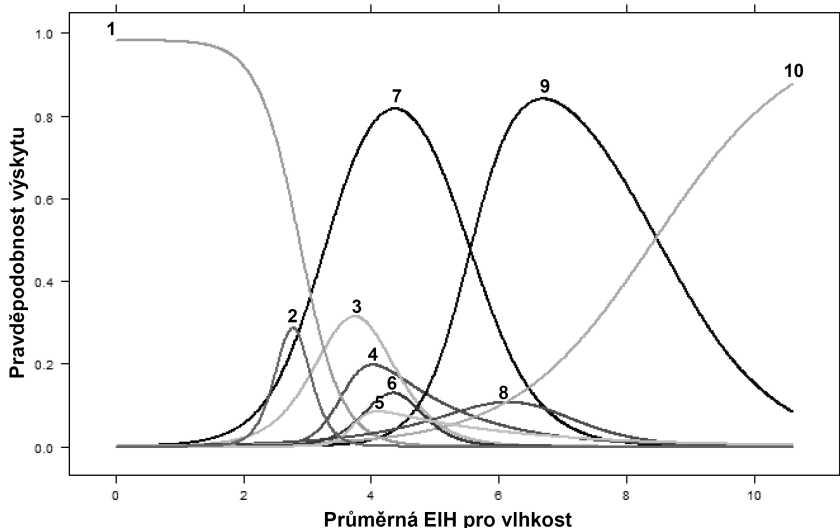
na víceméně středně vlhkých (tedy mezických) stanovištích (Obr. 1) a zastoupené v paletě vegetačních typů sahající od aluviálních a bezkolencových luk po širokolisté suché trávníky a teplomilné doubravy (k chladu tolerantní *Galium boreale* zasahuje i do některých vysokohorských společenstev). Faktory podmiňující výskyt těchto druhů nejsou podle nás dosud dostatečně prozkoumané (Roleček 2007), kloníme se však k názoru, že spíše než specifický vlhkostní režim je pro ně nezbytná omezená dostupnost živin, dostatek bázi v půdě, v případě lesní vegetace dostatek světla, a samozřejmě jejich přítomnost v regionálním *species poolu*, který je dán historickým vývojem květeny v daném území (podle našich zkušeností patří např. *Serratula tinctoria* k druhům, které v některých územích nápadně chybějí).

Reliktní status skupiny druhů z tab. 4 podporují i další okolnosti. Některé z námi identifikovaných charakteristických druhů, které ve srovnávané vegetaci na jižní Sibíři chybějí, jsou běžné už v blízkých typech lesů na Jižním Uralu. Nejvýraznějšími příklady jsou *Betonica officinalis*, která je dokonce diagnostickým druhem hemiboreálních lesů řádu *Chamaecytiso ruthenici-Pinetalia sylvestris*, výskytem omezených na Jižní Ural, a *Pyrethrum corymbosum*, význačný druh téže vegetace (např. asociace *Pyrethrum corymbosi-Pinetum sylvestris*) a druhovým složením blízkých jihuurských dubových lesů svazu *Lathyro-Quercion roboris* (Martynenko 2009, Bajševa et al. 2011). Kromě toho je vegetace obsahující uvedenou skupinu druhů výrazně refugiální: je celkově vzácná a zároveň je druhově velmi bohatá, s mnoha ekologickými specialisty (Fajmonová et al. 2013); časté jsou druhy s disjunktivním rozšířením. Lze to vysvětlit tak, že jde o maloplošné pozůstatky někdejší velké diverzity navazující na starobylé ekosystémy pleistocenní (Roleček et al. 2014). Velká druhová bohatost je ostatně charakteristická i pro současné hemiboreální lesy jižní Sibíře (Chytrý et al. 2012). Evoluční původ alespoň části charakteristických druhů této vegetace přitom spatřují někteří autoři dokonce ve světlých březových a jehličnatých lesích mladších třetihor (Kleopov 1990).

Další možné ancestrální typy reliktní vegetace mezických stanovišť

Vedle březoborových lesů staršího holocénu můžeme uvažovat o dalších historických vegetačních typech, od kterých jsou dnešní reliktní společenstva mezických stanovišť odvozena. Vypomůžeme si opět analogiemi z jižní Sibíře a zaměříme se na vegetační typy druhovým složením nejbližší hemiboreálním lesům třídy *Brachypodio-Betuletea*.

Samotné lesy třídy *Brachypodio-Betuletea* jsou značně variabilní. Zahrnují porosty mírně suchých stanovišť s druhy subxerofilních trávníků a lesních lemů (např. svaz *Peucedano morisonii-Betulion pendulae*), porosty mírně vlhkých stanovišť s druhy vlhkých luk a vysokobylinných niv (např. svaz *Lathyro gmelinii-Pinion sylvestris*), ale i porosty mírně zasolených stanovišť s druhy zaplavovaných a slaných luk (např. svaz *Calamagrostio epigei-Betulion pendulae*) (Ermakov et al. 2000).



Obr. 1. – Odpovědi druhů (HOF model) ze sociologické skupiny *Serratula tinctoria* (Chytrý 2007) a několika dalších ekologicky význačných druhů na gradient vlhkosti vyjádřený pomocí průměrné Ellenbergovy indikační hodnoty pro vlhkost. Křivky jednotlivých druhů jsou označeny číslem umístěným nad optimem a odpovídajícím pořadím od nejsuchomilnějšího po nejlhkomilnější druh. Výšky optim a ose Y jsou ovlivněny počty výskytů analyzovaných druhů v datovém souboru. Kódy druhů: 1 – *Festuca pallens*, 2 – *Stipa pennata*, 3 – *Bromus erectus*, 4 – *Betonica officinalis*, 5 – *Serratula tinctoria*, 6 – *Potentilla alba*, 7 – *Arrhenatherum elatius*, 8 – *Galium boreale* subsp. *boreale*, 9 – *Deschampsia cespitosa*, 10 – *Poa palustris*.

Fig. 1. – Response curves (HOF model) of species from the *Serratula tinctoria* sociological group (Chytrý 2007) and several other ecologically distinct species along the moisture gradient approximated using Ellenberg indicator values. Individual curves are marked with numbers indicating moisture-demands of the species from the most drought-tolerant (1) to the most hygrophilous (9). Different heights of optima reflect different numbers of species' occurrences in the analysed dataset. Species codes: 1 – *Festuca pallens*, 2 – *Stipa pennata*, 3 – *Bromus erectus*, 4 – *Betonica officinalis*, 5 – *Serratula tinctoria*, 6 – *Potentilla alba*, 7 – *Arrhenatherum elatius*, 8 – *Galium boreale* subsp. *boreale*, 9 – *Deschampsia cespitosa*, 10 – *Poa palustris*.

Na suchých stanovištích jsou březoborové lesy nahrazovány hemiboreálními lesy třídy *Rhytidio rugosi-Laricetea sibiricae*, jejichž střeoevropskou obdobou jsou bazifilní bory tříd *Erico-Pinetea* a *Pulsatillo-Pinetea* (Ermakov 1998–2000). Podobné jehličnaté lesy byly na počátku holocénu ve střední Evropě nejspíš časté, avšak jejich druhové složení a stanovištní podmínky byly zřejmě už výrazně odlišné od zde pojednávaných společenstev mezických stanovišť.

Přirozenou nebo polopřirozenou nelesní vegetaci na stanovištích hemiboreálních lesů třídy *Brachypodio-Betuletea* tvoří tzv. lesní louky (*lesnyje luga*) řádu *Carici macrourae-Crepidetalia sibiricae* (Ermakov et al. 1999, Laščinskij & Tiščenko 2011). Jejich dru-

hové složení je velmi podobné podrostu jihosibiřských hemiboreálních lesů a také jejich variabilita je podobně velká – zahrnují jak vlhčí porosty s druhy horských vysokobylinných niv (např. *Cirsium helenioides*, *Veratrum album* subsp. *lobelianum*), tak porosty s převahou relativně suchomilných druhů (např. *Galium verum*, *Libanotis pyrenaica*, *Hypochaeris maculata*). Celkově jde o značně produktivní vegetaci, rozšířenou zejména ve vlhčích částech jižní Sibiře; intenzivnějším obhospodařováním se mění v běžné typy mezofilních luk (Ermakov et al. 1999). Ruští fytoecologové řadí tuto vegetaci do třídy *Molinio-Arrhenatheretea*, byť má ze středoevropského hlediska zřetelný vztah k lemovým společenstvům třídy *Trifolio-Geranietea* a někdy je považována za jejich sibiřského vikarianta (Jamalov 2011). Tato vegetace se obvykle vyvíjí po přirozených i antropogenních disturbancích hemiboreálních lesů (Ermakov et al. 1999) a je pravděpodobné, že její obdoby byly ve střední Evropě staršího holocénu široce rozšířené.

Na ještě sušších stanovištích se vyskytují stepní louky (*ostěpněnyje luga*) řádu *Galietalia veri*, které jsou sice také obvykle řazeny do třídy *Molinio-Arrhenatheretea*, ale ze středoevropského hlediska mají ekologicky i druhovým složením blízko k suchým trávníkům třídy *Festuco-Brometea* (Kuzemko et al. 2014), zejména k širokolistým mírně suchým trávníkům svazu *Cirsio-Brachypodion pinnati*. Často jde o polydominantní porosty (*raznotravje*), kde obvykle převažují mezofilní nebo mírně suchomilné trávy (např. *Avenula pubescens*, *Poa angustifolia*, *P. sibirica*, *Phleum phleoides*), ale významně se uplatňují i byliny (např. *Artemisia tanacetifolia*, *Filipendula vulgaris*, *Fragaria viridis*, *Galium verum*, *Plantago media* subsp. *longifolia*, *Sanguisorba officinalis*, *Schizonepeta multifida*). Řadou autorů jsou stepní louky, podobně jako lesní louky, považovány za přirozenou vegetaci mírně suchých stanovišť lesostepní mozaiky jižní Sibiře (např. Koroljuk & Makunina 2001, Laščinskij & Tiščenko 2011), byť mnohé porosty zřejmě vznikly pod vlivem člověka. Příkladem přirozených stanovišť jsou prudké výslunné svahy v srážkově relativně bohatých oblastech s převahou hemiboreálních lesů a lesních luk. Domníváme se, že obdobná společenstva mohla ve starším holocénu existovat i na mírně suchých stanovištích ve střední Evropě.

Posledním jihoruským typem vegetace, který chceme v této souvislosti zmínit, jsou světlé doubravy svazu *Lathyro-Quercion roboris*, rozšířené v oblasti Jižního Uralu (Martynenko 2009). Jde o nejvýchodnější zasahující typ teplomilných doubrav třídy *Quercetea pubescentis*, východně omezený hranicí areálu *Quercus robur*. Na Jižním Uralu jde o ekotonové společenstvo lesostepní mozaiky tvořené vegetací sahající od suché stepi po stinné mezofilní listnaté lesy. Vedle sklonu či orientace svahu mají na jejich výskyt vliv zřejmě i požáry (Chytrý et al. 2010, Roleček & Losík 2012). Druhové složení jejich podrostu se prakticky neliší od hemiboreálních lesů třídy *Brachypodio-Betuletea* rozšířených v této oblasti (Chytrý et al. 2010) a je podobné středoevropským subkontinentálním doubravám. Domníváme se, že obdobná vegetace se ve střední Evropě ustavila po rozšíření dubu během staršího holocénu (v boreálu) a na vhodných místech se mohla dlouhodobě udržet i po nárůstu oceaničnosti klimatu a rozšíření konkurenčně silných širokolistých dřevin zejmé-

na díky lidskému hospodaření. Pro výraznou historickou kontinuitu této vegetace na některých lokalitách svědčí zejména koincidence výskytu dnešních subkontinentálních doubrav a vzácných druhů s disjunktivním rozšířením (např. *Adenophora liliifolia*, *Centaurea stenolepis*, *Festuca amethystina*, *Lathyrus pisiformis*, *Thalictrum simplex* subsp. *galioides*), z nichž část je typická i pro jihosibiřské hemiboreální lesy (Roleček 2007).

Předchůdci naší dnešní mezofilní luční vegetace zřejmě mohli nacházet vhodná stanoviště i na dalších stanovištích, například v říčních nivách (Sádlo & Bufková 2002, Černý in Chytrý 2007: 223–226) nebo na sušších okrajích přirozených vápnitých slatin, kde se dnes často vyskytují charakteristické druhy reliktní vegetace mezických stanovišť i některé vzácné druhy s disjunktivním rozšířením.

Příklady mezofilní nelesní vegetace

Příklady uváděné v této a následující kapitole nejsou a nemohou být vyčerpávajícím katalogem mezofilních vegetačních reliktní. Jak bylo vysvětleno výše, soustředíme se na vegetaci nižších poloh s druhovým složením blízkým sibiřským hemiboreálním lesům. Reliktnost ostatních typů vegetace (např. podhorských trávníků Českého masivu) zasluhuje podle našeho názoru samostatné pojednání. Níže uvedené popisy se vzájemně liší svým rozsahem, a to i kvůli různé míře prozkoumanosti popisovaných vegetačních typů. Různé je také jejich vymezení, protože některé vegetační typy jsou roztroušeny po velkém území, takže je nelze snadno vymezit geograficky, kdežto jiné mají úzce regionální ráz, ale pak zase nemusí být jednoznačná jejich fytoecologická klasifikace.

Bělokarpatské louky asociace *Brachypodio-Molinietum*

Struktura, ekologie, rozšíření, management: Jako bělokarpatské louky označujeme vegetaci asociace *Brachypodio pinnati-Molinietum arundinaceae*, představující mírně suchomilné až mezofilní trávníky tradičně řazené do třídy *Festuco-Brometea* v rámci svazů *Cirsio-Brachypodium pinnati* nebo *Bromion erecti* (Klika 1939, Tlusták 1975, Chytrý in Chytrý 2007: 447–449, Škodová et al. in Jongepierová 2008: 128–177). V jejich druhovém složení se uplatňují trávy (zejména *Avenula pubescens*, *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Festuca rupicola*, *Molinia arundinacea*), ostřice (zejména *Carex caryophylla*, *C. michelii* a *C. montana*) a množství bylin, včetně řady orchidejí (Jongepierová et al. in Jongepierová 2008: 101–127). Tyto louky jsou ve srovnání s jinými typy suchých trávníků značně produktivní (Merunková et al. 2012) a mimořádně druhově bohaté: počet druhů cévnatých rostlin může přesáhnout 80 na 1 m² a 100 na 16 m² (Wilson et al. 2012 a vlastní data). Rozšířeny jsou na velkých plochách v jihozápadní části Bílých Karpat, kde v podloží převažují vápnitá souvrství karpatského flyše. Roztroušené lokality jsou známy i z jiných částí Bílých Karpat (Hájková et al. 2011) a v širším pojetí je asociace udávána i z dalších částí jižní Moravy (Chytrý in Chytrý 2007: 447–449), Slovenska (Hegedušová

Vantarová & Škodová 2014) a jihozápadní Ukrajiny (Roleček et al. 2014). Tato vegetace se obvykle obhospodařuje jako nehnojené jednosečné louky (Futák et al. in Jongepierová 2008: 38–45). Po pohnojení na jejich stanovištích mohou růst ovsíkové louky svazu *Arrhenatherion* nebo druhově chudší typy suchých trávníků svazu *Bromion*.

Reliktní rysy: V zastoupení reliktních prvků nemají bělokarpatské louky v rámci vegetace mezických stanovišť v České republice obdobu. Hojně se zde vyskytují víceméně všechny druhy identifikované jako charakteristické pro česká reliktní společenstva (Tab. 4), včetně druhů ze sociologické skupiny *Serratula tinctoria*. V území jsou, nebo dříve byly, početně zastoupeny vzácné druhy s disjunktivním rozšířením, mezi nimi řada druhů společných s jihosibiřskými hemiboreálními lesy (např. *Bupleurum longifolium*, *Libanotis pyrenaica*, *Pleurospermum austriacum*, *Pseudolysimachion spurium*, *Pulmonaria mollis*, *Thalictrum simplex* a *Veratrum nigrum*). Další příklady uvádějí Hájková et al. (2011), přičemž ze středoevropského hlediska jde o neobvyklou směs prvků (leso)stepních až (vysoko)horských. Zvláštní pozornost zasluhuje *Pedicularis exaltata*, tedy druh, který má v NPR Porážky jedinou lokalitu v Západních Karpatech, vzdálenou přes 500 km od zbývajících lokalit na Ukrajině a v Rumunsku (Hendrych & Hendrychová 1989 a vlastní data). Z interpretačního hlediska je důležité, že na všech známých lokalitách se tento druh vyskytuje v podobné vegetaci: mezofilních vysokostébelných a vysokobylinných porostech s proměnlivou účastí (leso)stepních, mezofilních a horských druhů a druhovým složením blízkým vlhčím typům bělokarpatských luk. Zároveň jde o vegetaci druhovým složením i strukturou blízkou jihosibiřským lesním loukám řádu *Carici-Crepidetalia*. Domníváme se, že vegetace s *Pedicularis exaltata* je (východo-)středoevropskou analogií těchto luk a že mezi těmito společenstvy a bělokarpatskými loukami existují blízké vývojové vztahy.

Na druhou stranu jsou na bělokarpatských loukách významně zastoupeny i relativně suchomilné (lesostepní) prvky (např. *Dorycnium germanicum*, *Echium maculatum*, *Iris variegata*, *Linum flavum*, *Pulsatilla grandis*, *Scorzonera purpurea*), společně s vegetací suchých trávníků a teplomilných doubrav, rozšířených v navazujících teplejších a sušších nížinách a pahorkatinách jižní Moravy a jihozápadního Slovenska. V tomto ohledu představují sušší typy bělokarpatských luk „směsné“ nebo „přechodové“ společenstvo (Sillinger 1929) obdobné stepním loukám ruských autorů. Na jejich archaický charakter a vztah k jihoruským lučním stepím opakovaně upozorňoval J. Podpěra (např. Podpěra 1930).

Možné příčiny reliktnosti: Příčiny tak výrazné reliktnosti bělokarpatských luk nejsou dostatečně jasné. Hájková et al. (2011) ve své podrobné analýze ukazují, že jihozápadní část Bílých Karpat s výskytem luk asociace *Brachypodio-Molinietum* a většiny vzácných druhů s disjunktivním rozšířením je součástí starosidelní oblasti a hlavním faktorem udržujícím zde bezlesí v obdobích kritických pro přežívání paleochorních světlomilných druhů (střední holocén) tak mohl být jednoduše člověk. Při souběhu se značnou srážkovou bohatostí této návětrné oblasti (umožňující přežívání i relativně vlhkomilných druhů) a výskytem silně vápnatých půd, které se výrazněji neodvápňují ani při dlouhodobě vys-

kých srážkách a poskytují tak refugium velkému středoevropskému *species poolu* bazilifilních druhů (Ewald 2003, Chytrý et al. 2003), tu máme vzácnou kombinaci faktorů, která může vysvětlit mimořádné druhové složení bělokarpatských luk.

Zároveň jsou tyto louky nepřehlédnutelným kulturním reliktem. K jejich zachování jistě přispěla poloha území na moravsko-slovenském pomezí, daleko od správních center, a zároveň obtížná obhospodařovatelnost (členitý terén, odlehlost od obcí). Už v 11.–13. století, kdy byly nížiny a pahorkatiny jihovýchodní Moravy a jihozápadního Slovenska intenzivně využívány, byla oblast mezi řekami Moravou, Váhem a Olšavou řídko osídleným „územím nikoho“ – konfiniem, oblastí nejasné hranice mezi českým a uherským státem (Válka 1991). Oba státy si na území činily nárok a podnikaly zde válečné operace, případně preventivně ničily místní sídla v případě hrozícího vpádu z druhé strany. Některé lokality, osídlené víceméně trvale od neolitu nebo eneolitu, byly v tomto období definitivně opuštěny (např. Vojšice v oblasti dnešní NPR Čertoryje; Hájková et al. 2011). Z hustě osídleného území západně od Moravy a severně od Olšavy přesto kvůli populačnímu tlaku stále docházelo ke kolonizačním průnikům (Mitáček 2011). Lukařské hospodaření v tomto území ve středověku dokládá mimo jiné itinerář panských dvorů na Strážnicku, který pro dvůr ve Velké nad Veličkou uvádí „sena na deset vozův“ (Pajer 2013). Existenci Vojšických luk v 17. století dokládá mapa z roku 1650 (Futák et al. in Jongepierová 2008: 38–45). I mnohem později, v období socialistické intenzifikace, přispěla značná vzdálenost komplexů bělokarpatských luk od sídel zemědělských družstev k jejich relativně extenzivnímu obhospodařování, a tedy k zachování jejich reliktního charakteru. V historickém ohledu je příznačná koincidence kulturní reliktnosti zdejších luk s mimořádnou etnografickou reliktností jihozápadní části Bílých Karpat, které z větší části spadají pod region Hornácka (Frolec et al. 1966, Pajer 2013). Na slovenské straně Bílých Karpat, která nevykazuje tolik reliktních rysů, byl historický vývoj odlišný. Etnograficky jde o oblast Kopanic a právě intenzivnější kopaničářské hospodaření v okolí rozptýlených chalup mohlo přispět k zániku starších typů vegetace (pokud se tu ovšem tyto starší typy vegetace do té doby zachovaly – řada dnešních kopaničářských obcí byla založena až v novověku).

Nemůžeme vyloučit, že na zvýšené kontinuitě vývoje bělokarpatských luk se podílely i další faktory zmiňované v literatuře, např. pastva velkých býložravců a specifický předholocenní vývoj nebo četný výskyt sesuvů a pramenišť (Ambrozek 1989, Ložek 2007, Grulich in Jongepierová 2008: 81–88). V souvislosti s poslední uvedenou hypotézou stojí za pozornost, že výrazné projevy svahových pohybů a na ně navázaná katéna mokřadních až xerothermních biotopů je známa i z lokalit analogické vegetace na jihozápadní Ukrajině a v rumunské Transylvánii (Roleček et al. 2014) nebo na bílých stráních v Polabí a Českém středohoří (Studnička 1980). Na druhou stranu jsou svahové pohyby a vznik pramenišť výraznější ve střední a severní části Bílých Karpat, kde vegetace nevykazuje tolik reliktních rysů.

Dynamika: Stejně jako další typy luční vegetace i bělokarpatské louky snadno zarůstají křovinami a postupně se mění v les. V naprosté většině přitom nikoli v porosty světlých

doubrav, ale v dubohabřiny a sušové lesy, které jsou obvykle dosti stinné a v podrostu umožňují přežívat jen omezenému počtu heliosciovilních druhů. Druhové složení bělokarpatských luk také obvyklým způsobem reaguje na změny hospodaření: hnojení minerálními hnojivy je mění v druhově výrazně ochuzené porosty, jejichž složení často stojí na pomezí svazů *Bromion* a *Arrhenatherion*, případně *Molinion* a *Arrhenatherion* (Škodová et al. in Jongepierová 2008: 128–177). Podobně ochuzené druhové složení nacházíme na bělokarpatských loukách, které byly v minulosti rozorány. Oproti historickým údajům (Sillinger 1929, Staněk et al. 1996) došlo v posledních desetiletích na bělokarpatských loukách k rozšíření některých druhů (zejména *Bromus erectus*) a naopak k ústupu některých jiných druhů (např. *Stipa tirsia*, *Danthonia alpina* a *Linum flavum*). Příčiny těchto změn nejsou známe, určitou roli snad může hrát přechod na strojní sečení (Klimeš & Klimešová 2002), vyloučení pastvy a přepásání otav, opuštění méně produktivních trávníků nebo zvětšení biomasy dominantních trav kvůli dřívějšímu hnojení nebo atmosférické depozici dusíku.

Louky chladnějších oblastí moravských Karpat asociace *Anthoxantho-Agrostietum*

Struktura, ekologie, rozšíření, management: Jako asociace *Anthoxantho-Agrostietum* se někdy označují extrémně druhově bohaté trávníky severovýchodní části Bílých Karpat a Vsetínska, které se podobají bělokarpatským loukám. Oproti těm se zde více uplatňují mírné acidofyty (např. *Carex pilulifera*, *C. pallescens*, *Danthonia decumbens*, *Polygala vulgaris*, *Viola canina*) a luční mezofyty náročnější na živiny, které se vyskytují jen v nejproduktivnějších typech bělokarpatských luk (např. *Heracleum sphondylium*, *Chaerophyllum aromaticum*, *Stellaria graminea*, *Medicago lupulina*, *Cynosurus cristatus*). Menší zastoupení mají druhy střeoevropské lesostepi (např. *Clematis recta*, *Iris graminea*, *I. variegata*, *Linum flavum*, *Pulsatilla grandis*, *Scorzonera purpurea*, *Trifolium rubens*) a charakteristické druhy reliktní vegetace mezických stanovišť (ty se zde vyskytují vzácně a tvoří kostru vegetace jako v případech bělokarpatských luk). Mezi dominantami se významně uplatňují mezofilní trávy *Agrostis capillaris* a *Anthoxanthum odoratum*, naopak vzácný je *Bromus erectus* (byť v některých oblastech se recentně šíří). Některé porosty se však svým druhovým složením nebo druhovou bohatostí blíží bělokarpatským loukám asociace *Brachypodio-Molinietum*.

Zpravidla se jedná o jednosečné louky, jejichž otavy byly na podzim přepásány malými stády dobytka nebo jednotlivými zvířaty při tzv. kůlové pastvě. Pěkné ukázky se vyskytují v intravilánech kopanických obcí Žitková a Vápenice a na Valašskokloboucku. U nás zpravidla rostou na bazickém flyši. Ve srovnání s asociací *Brachypodio-Molinietum* se obecně vyskytují ve větších nadmořských výškách.

Reliktní rysy: Zastoupení charakteristických druhů reliktních společenstev, včetně druhů ze sociologické skupiny *Serratula tinctoria* a vzácných druhů s disjunktivním rozšířením,

je zde menší než na bělokarpatských loukách. Přesto je druhové složení luk asociace *Anthoxantho-Agrostietum* velmi pestré a zastoupena je řada prvků v moderních loukách vzácných, jako jsou lesní a lemové druhy, nízké ostřice (*Carex montana*), ustupující druhy s přizemními listovými růžicemi (*Hypochaeris maculata*, *Crepis praemorsa*) nebo orchideje. Podobně jako na bělokarpatských loukách se zde kombinují různé ekologické skupiny, například výše zmíněné acidofyty koexistují s bazifyty (*Orchis militaris*, *Brachypodium pinnatum*, *Anthyllis vulneraria*, *Polygala comosa*, *Dianthus carthusianorum*, *Dorycnium herbaceum*). Hojně jsou zastoupeny byliny a naopak málo expanzivní trávy jako *Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens* a *Bromus erectus*.

Výrazným rysem luk asociace *Anthoxantho-Agrostietum* je velká druhová bohatost, a to zejména na menších plochách, kde se zřejmě více uplatňuje vliv lokálních podmínek a managementu než vliv *species poolu*. Porosty v PR Hutě ve střední části Bílých Karpat se mohou co do maximálního počtu druhů na ploše 1 m² rovnat s loukami asociace *Brachypodio-Molinietum* (60–70 druhů), na ploše 16 m² zaostávají jen mírně (často přes 80 druhů).

Menší zastoupení reliktních prvků je v soulahu s mladší, často až novověkou kolonizační oblastí výskytu těchto luk člověkem. Hranice starosídelní oblasti jsou však nedaleko (Hostýnské vrchy, západní okraj Vsetínských vrchů, severozápadní okraj Bílých Karpat), případně se poblíž vyskytují vápencové výchozy bradlového pásma (východní část moravských Kopanic, Horná Súča, Nedašovsko), kde světlo milné druhy mohly také dlouhodobě přežívat. Celkově lze říct, že tyto louky vykazují spíše rysy kulturní reliktnosti a ojedinělé výskyt druhů s disjunktivním rozšířením lze přisoudit jejich nedávnému rozšíření.

Možné příčiny reliktnosti: Předindustriální druhové složení těchto luk je udržováno kontinuou hospodaření. Odlehlost území, členitost terénu a výrazná konzervativnost obyvatelstva (Moravské Kopanice, Valašsko) přispěly k udržení historických způsobů managementu (zejména pravidelné ruční sečení kosou) až do současnosti, byť nejzachovalejší porosty jsou dnes zpravidla koseny v režii státní ochrany přírody. Drobné individuální hospodaření a silná majetková vazba na pozemky také neumožnily spojování dobytka do velkých stád, takže přepásání otav zůstalo extenzivní.

Dynamika: Po pohnojení nebo ukončení exportu živin kosením expandují kompetičně zdatné mezofilní trávy (*Arrhenatherum elatius*, *Trisetum flavescens*, *Calamagrostis epigejos*) a byliny (*Chaerophyllum aromaticum*, *Anthriscus sylvestris*). Na některých lokalitách je v současnosti pozorována expanze *Bromus erectus*, přičemž není zřejmé, zda jde o vliv kosení výše nad zemí (lišťové sekačky a nezkušení sekáči při ochrannářském managementu), jak naznačuje rozdíl v alokaci zásobních látek mezi sveřepem a původními dominantami (*Carex montana*, *Brachypodium pinnatum*; Klimeš & Klimešová 2002), vliv zvýšené dostupnosti živin, klimatických změn nebo jen imigrace nezávislé na místních podmínkách. Některé lokální změny v travních dominantách mohou souviset se změnami ve způsobu pastvy (upuštění od pastvy a/nebo přepásání otav nebo naopak zavedení pas-

tvu velkými stády zvířat), exaktní data však chybějí. Při ukončení hospodaření zarůstají louky mezofilními keři (hloh, trnka, ostružiník) a třtinou křovištní, v dalších fázích pak přecházejí v lesy s dominantním jasanem, habrem a nakonec bukem.

Syntaxonomická poznámka: Z důvodu nekonzistentnosti s originálním popisem i klasifikací luk na Slovensku (Hegedúsová Vantarová & Škodová 2014) bude vhodné tyto louky vyčlenit z široce pojaté asociace *Anthoxantho-Agrostietum* a klasifikovat je jako samostatnou jednotku (Rozbrojová et al. 2010, Cachovanová et al. 2012). Floristicky stojí blízko asociaci *Anthyllido-Trifolietum montani*, popsané z polských Pienin.

Babinské louky v Českém středohoří

Struktura, ekologie, rozšíření, management: Fenomén babinských luk je netriviální českou analogií fenoménu bělokarpatských luk. Jako babinské louky se v botanické literatuře tradičně označují extenzivně obhospodařované mezofilní, místy vlhké, místy subxerofilní květnaté „pralouky“ (Domin 1904), v minulosti rozšířené především v centrální části Českého středohoří po obou březích Labe. Jméno dostaly podle zaniklé obce Babiny I, nacházející se na vysoko položené plošině (550–670 m n. m.) v pravobřeží řeky. V širším okolí Babin se v minulosti vyskytovaly rozsáhlé porosty této vegetace, zasahující k blízkým obcím Čeřeniště, Tašov, Němčí a Vimperk. Dodnes se zachovaly jen ve fragmentech, byť mnohdy floristicky cenných. Odlehlou lokalitou podobné, ale acidofilnější vegetace je louka na druhém nejvyšším vrcholu Českého středohoří – Hradišťanech. Další do různé míry podobné louky se vyskytovaly nebo dosud vyskytují na vrcholové plošině Březiny, u Medvědic pod Lipskou horou a na úpatí Milešovky na Milešovsku, u Předních Nezlů, Třebušína a Doubravic na Litoměřicku, na úpatí Ronova na Českolipsku (Sádlo 1996) a na Bohyňských ladech u obcí Stará a Nová Bohyně a v okolí Jílového a Modré na Děčínsku.

Pro druhové složení těchto luk je charakteristický malý podíl na živiny náročných konkurenčně silných travinných dominant svazu *Arrhenatherion* a kodominance na živiny méně náročných druhů mezických trávníků (např. *Agrostis capillaris*, *Avenula pubescens*, *Briza media*, *Festuca rubra*), druhů suchých trávníků (např. *Brachypodium pinnatum*, *Bromus erectus*, *Carex montana*, na Hradišťanech i *Avenula pratensis*) a druhů vlhkých a vlhkosuchých luk (*Molinia arundinacea*), v případě acidofilnějších typů i druhů krátkostébelných acidofilních trávníků (*Avenella flexuosa*, *Festuca ovina*, *Nardus stricta*). Značné zastoupení mají byliny, včetně některých podhorských druhů (např. *Arnica montana*, *Centaurea pseudophrygia*, *Cirsium heterophyllum*, *Crepis mollis* subsp. *hieracioides*, *Geranium sylvaticum*, *Hypericum maculatum*), lesních druhů a druhů lesních okrajů (např. *Anemone nemorosa*, *Astrantia major*, *Convallaria majalis*, *Maianthemum bifolium*), ale i (mírně) teplomilných druhů (např. *Anthericum ramosum*, *Cirsium acaule*, *Helianthemum grandiflorum* subsp. *obscurum*, *Lathyrus heterophyllus*, *Laserpitium latifolium*, *Pulsatilla patens*, *Primula veris*, *Trifolium montanum*). Porosty jsou vzhledem

ke značné účasti mezofilních lučních druhů obvykle řazeny k asociaci *Potentillo albae-Festucetum rubrae* ze svazu *Arrhenatherion*, zřetelný je však i vztah vlhčích porostů k trávnickům svazu *Molinion* a sušších porostů k trávnickům třídy *Festuco-Brometea*. Na některých lokalitách se v blízkém okolí vyskytují fragmenty dubových porostů blízkých asociaci *Potentillo albae-Quercetum*, přestože je tento typ doubrav dnes v těchto částech Českého středohoří vzácný.

Reliktní rysy: Významnou součástí vegetace babinských luk jsou charakteristické druhy reliktní vegetace mezických stanovišť, včetně všech druhů sociologické druhy *Serratula tinctoria*. *Potentilla alba* bývá jednou z dominant květnatých porostů. Početné zastoupeny jsou vzácné druhy s disjunktivním rozšířením, především *Adenophora liliifolia* (Babiny, nejbohatší populace u nás), *Festuca amethystina* (Hradišťany, dosud?), *Pleurospermum austriacum* (Babiny) a *Tephrosieris aurantiaca* (Hradišťany, vyhynul na konci 20. století). Svěbytný charakter těchto luk v minulosti podtrhoval hojný výskyt orchidejí (např. *Orchis mascula*, *O. morio*, *Dactylorhiza sambucina*, *Traunsteinera globosa*, *Coeloglossum viride*, *Gymnadenia conopsea*), z nichž jen některé přežily v menších populacích změny hospodaření ve 20. století (viz níže).

Možné příčiny reliktnosti: Podobně jako v jihozápadní části Bílých Karpat je zde koincidence relativně vlhkého klimatu (výše položené nebo oceaničtější laděné části Českého středohoří), minerálně bohatého podloží (vápnité křídové sedimenty, čedič), polohy na periferii staré sídelní oblasti s dobře vyvinutou lesostepní vegetací a výskytu na lokalitách s tradicí extenzivního obhospodařování, odlehklých od moderních civilizačních center. Některé lokality babinských luk byly bezprostředně ovlivněny pravěkým osídlením – například Hradišťanská louka se nachází přímo na hradišti knovízské kultury z doby před asi 3200 lety (Čtverák et al. 2003). Nalezeny zde byly i dvě neolitické kamenné sekerky, takže nelze vyloučit ještě starší osídlení (Roleček 2007). Na blízký vztah babinských luk ke stepním loukám ruských autorů upozornil již dříve Martinovský (1967).

Dynamika: Druhová skladba babinských luk citlivě reaguje na změny obhospodařování a po ukončení hospodaření se postupně mění v druhově chudé porosty s převahou statných, konkurenčně silných druhů. Snadno také zarůstají křovinami a postupně se mění v les. Většinou přitom nejde o teplomilné či střídavě vlhké doubravy, ale stinné a eutrofní dubohabřiny a suťové lesy.

S využitím historických popisů (zejména Domin 1904 a Šimr 1927, 1929, 1939) lze do značné míry rekonstruovat vývoj vegetace babinských luk v posledních 100–150 letech (Roleček 2007). Hradišťanská louka byla v polovině 19. století porostlá starými borovicemi (Čtverák et al. 2003), nicméně podle údajů na starých mapách měla převážně luční charakter. Na počátku 20. století zde Domin (1904) mluví o typické vegetaci babinských luk, přičemž tato měla nepochybně výrazně oligotrofnější charakter než v současnosti: jak si poprvé všimnula D. Blažková (in verb.), ve dvacátých letech (Šimr 1929) a ještě na počátku padesátých let 20. století (Toman 1988) zde byla významnou dominantou luční vegetace *Festuca ovina*, později nahrazená na živiny náročnější *F. rubra*. Tato změna byla

zřejmě způsobena minerálním hnojením a zavedením dvojí seče počínaje rokem 1927 (Šimr 1929). Následné vegetační změny, probíhající po celou druhou polovinu 20. století, měly za následek vyhynutí řady konkurenčně slabých druhů, včetně několika druhů orchidejí, *Pulsatilla patens* a *Tephrosieris aurantiaca*.

Původně rozsáhlé květnaté louky v okolí obce Babiny I byly z větší části opuštěny po II. světové válce následkem vysídlení německého obyvatelstva. Poté byly z části využívány jako vojenské cvičiště. Další části byly intenzifikovány, nebo naopak zarostly dřevinami a konkurenčně silnými vysokými travami a bylinami. Nejcennější porosty se zastoupením konkurenčně slabých druhů (kromě již jmenovaných například *Crepis praemorsa*, *Laserpitium prutenicum*, *Polygala amarella*, *Thesium bavarum*) se dodnes udržely téměř výhradně na místech, jež jsou v posledních desetiletích chráněna v PP Babinské louky a na několika dalších plochách obhospodařovaných místními dobrovolníky za účelem ochrany biodiverzity.

Louky nižších poloh Českého masivu asociace *Potentillo-Festucetum*

Struktura, ekologie, rozšíření, management: Tento vegetační typ zahrnuje květnaté mezofilní trávníky řazené do svazu *Arrhenatherion*, lišící se od ostatních podobných porostů menším zastoupením druhů adaptovaných na intenzivní obhospodařování (zejména hnojení), takže je autorka popisu asociace *Potentillo albae-Festucetum rubrae* (Blažková 1979) považuje za reliktní z období předintenzivního hospodaření. Druhovým složením se blíží vegetaci babinských luk, liší se však mimo jiné větším rozšířením a malým zastoupením vzácných druhů s disjunktivním rozšířením. Tvoří druhově bohaté porosty. Výrazné jsou přechody ke svazu *Molinion*, na sušších a kyselejších stanovištích ke svazu *Koelerio-Phleion*. Pokud se vyskytuje v nivách s výrazněji členitým mikrorelieffem, pak často stojí na kontaktu s vegetací svazu *Alopecurion*.

Z hlediska vývoje vegetace (cenogeneze) mají tyto louky evidentní vztah k vegetaci světlých doubrav asociace *Potentillo albae-Quercetum*. Poblíž značné části popisovaných luk se tato lesní vegetace skutečně aktuálně vyskytuje. Někdy roste *Potentillo-Festucetum* přímo na potenciálních stanovištích mochnových doubrav, častěji, zejména v případech výskytů v aktivních nivách, jsou však prostorově odděleny. Vývojové vztahy stejně jako v případě ostatních typů reliktních luk nejsou triviálně jednosměrné od lesa k louce; vývoj mohl vést i od louky k lesu (Marková 2007).

Větší množství lokalit těchto luk se nachází v povodí Berounky (Křivoklátsko a dílčí povodí zdrojnic Berounky nad Plzní; Blažková 1979, Kučera 1991, Blažková & Kučera in Kolbek et al. 1999). Několik porostů je známo i z Dobříšska (Karlík 2001, 2011a). Pokud pomineme babinské louky popsané v předchozí kapitole, vyskytuje se *Potentillo-Festucetum* spíše jednotlivě na řídkce roztroušených lokalitách. Bylo zaznamenáno v Podkrušnohoří (Blažková 1979, 1991), ve středním Polabí u Poděbrad (Blažková 1998) a

fragmentárně u Kozel u Tišic (Karlík 2011b), na východním okraji Prahy u Újezda nad Lesy (Řezáč & Špryňar 1999), u Kačáku u Družce (Karlík, nepubl.) a v nivě Velké Hané u Vyškova (Roleček, nepubl.). Ojedinelými fytoocenologickými snímky je doloženo i ze středního Povltaví u Týna nad Vltavou a středního Podyjí u Podmolí (Blažková in Chytrý et al. 2007: 178–181). Většina lokalit se tedy nachází v mezofytiku, což je zřejmě jedna z příčin menšího zastoupení teplomilných druhů oproti některým obdobným vegetačním typům. Analogická vegetace je známa i z jiných částí střední Evropy, například z Bavorska (Fränkische Alb u Kallmünz; Karlík, nepubl.), Dolních Rakous (Flysch-Wienerwald nedaleko Sankt Andrä-Wördern; Karlík, nepubl.) nebo severomaďarského pohoří Mátra (Máthé & Kovács 1960). Většinou však jde o porosty s větším zastoupením teplomilných druhů, zařaditelné do třídy *Festuco-Brometea*.

Většina výskytů tohoto vegetačního typu v České republice je vázána na vyvýšená místa niv vodních toků. Nachází se však i mimo nivní sedimenty na zpevněných horninách, např. na břidlicích, a to někdy i na dosti mělké půdě (Dobříšsko). Tyto louky tedy pokrývají poměrně široký gradient vlhkosti, což se odráží v jejich variabilitě, kterou popisují dvě subsociace (Blažková 1979, Blažková in Chytrý 2007: 178–181).

Reliktní rysy: Ve vegetaci asociace *Potentillo-Festucetum* se významně uplatňuje několik charakteristických druhů reliktních společenstev, především *Potentilla alba* (která je nezfídka kodominantou porostů) a *Betonica officinalis*. Vzácné druhy s disjunktivním rozšířením se v naprosté většině porostů nevyskytují, s výjimkou *Pulmonaria mollis* na lokalitě Andělské schody na Dobříšsku (Štěpánek in Hrouda & Skalický 1988). *Pulmonaria mollis* je v Čechách mimořádně vzácným druhem, mimo uvedenou lokalitu byla nalezena jen na několika roztroušených lokalitách ve středním Povltaví. Pozornost zasluhuje i výskyt *Potentilla thuringiaca* na těžce lokalitě – tento vzácný druh má na našem území nepravidelné rozšíření s koncentrací výskytů na Křivoklátsku, může se však šířit na člověkem ovlivněných stanovištích, například podél cest. Porosty *Potentillo-Festucetum* jsou často květnaté, s bohatým zastoupením konkurenčně slabých druhů. Na Andělských schodech jsou to například *Dianthus sylvaticus*, *Gentiana pneumonanthe* a *Iris sibirica* (v okolí i *Dianthus superbus* a *Laserpitium prutenicum*; Skalický 1985), na sušších vyvýšených místech s mělkou půdou i *Campanula glomerata*, *Centaurea triumfettii*, *Peucedanum cervaria* nebo *Thesium alpinum*. Kulturně reliktní charakter porostů podtrhuje výskyt dnes vzácných lučních orchidejí – na Andělských schodech *Orchis morio*, na druhé, níže podrobněji popsané lokalitě u Kouřimecké rybnáry *O. ustulata*.

Možné příčiny reliktnosti: Locus classicus a zároveň jedna z nejlépe zachovalých lokalit *Potentillo-Festucetum* se nachází v nivě Berounky u Kouřimecké rybnáry na Křivoklátsku. Tato dopravně špatně dostupná lokalita je reliktem v řadě ohledů – co se týče jejího genia loci, architektury i přírody. Přestože celá zdejší luční enkláva má zhruba stejné stanovištní podmínky, *Potentillo-Festucetum* se vyskytuje jen v její jižní části. V severní části roste typické *Arrhenatheretum elatioris* s hojným výskytem na živiny náročných konkurenčně silných druhů jako jsou *Geranium pratense* a vysoké trávy. Vysvětlení leží v historii obhospodařování. Zatímco jižní část byla panská (po Fürstenbercích obhospoda-

řovaly louku státní lesy), severní část byla rustikální – patřila hospodáři z Rybárny. Ten zde choval různý dobytek včetně hovězího, hnůj využil na (v současnosti zatrávněném) poli a občas zbylo jistě i na přilehlou louku. Někdy snad louku také přepásal. Zatímco pro panského vlastníka byla enkláva extrémně odlehlá, což vylučovalo její intenzifikaci, pro místního hospodáře naopak přinášely bezprostředně přilehlé pozemky možnost plného využití produkčního potenciálu místa.

Pro ilustraci reliktního charakteru mochnových luk provedeme sondu do historie i druhé výše podrobněji pojednané lokality – lesních luk v prostoru Andělských schodů mezi obcemi Voznice a Chouzavá na Dobříšsku. Územím v minulosti procházela Zlatá stezka – komunikace nadregionálního významu, na níž bylo z povahy věci jistě vázáno bezlesí nebo řídkolesí (například v důsledku mýcení lesa podél stezky jako prevence proti lapkům za vlády Vladislava Jagellonského; Čáka 1986). Oblast je zemědělsky nepřiznivá, z většíny zalesněná. Vesnice Chouzavá je středověkého původu, zanikla za třicetileté války, přičemž její bezlesí zůstalo zachováno. Na jeho části během minulého půlstoletí vyrostla nynější chatová osada a suburbie. Voznice je vsí pozdně barokní vlny kolonizace (založena 1788), typické pro málo úrodné partie Dobříšska. Svou polohou a funkcí je vázána na Zlatou stezku. Podle vzpomínek pamětníka byly louky na Andělských schodech v první polovině 20. století panské, přičemž se před senosečí rozkolíkovaly a díly připadly ke kosení jednotlivým rodinám z vesnice. Kosení probíhalo ručně a obvykle dvakrát ročně (Karlík 2001, 2011a). Luční vegetace zde tedy byla pod dlouhodobým lidským vlivem, který však byl alespoň v posledních několika stovkách let jen extenzivní a charakteristický nízkým importem živin do porostů (lesní louky vzdálené od aktivních zemědělských sídel).

Dynamika: Domníváme se, že dynamika porostů je podobná jako u babinských luk, takže i zde lze najít porosty jak reliktnější, tak modernější, s větším podílem na živiny náročnějších lučních druhů. To ukazuje i naše analýza zastoupení expanzivních druhů v reliktních vegetačních typech (Tab. 2), která řadí *Potentillo-Festucetum* do skupiny společenstev s relativně velkým zastoupením těchto druhů. Vesměs jde o společenstva, která mohla být v minulosti mírně obohacována živinami, ať už v důsledku občasného záměrného přihnojování nebo přeplavování v říčních nivách. V těchto vegetačních typech se také jen zřídka vyskytují vzácné druhy s disjunktivním rozšířením, což je další indikací jejich modernějšího charakteru. Na druhou stranu tato společenstva spojuje jejich relativně vlhkomilný charakter (ve srovnání s vegetací řazenou do třídy *Festuco-Brometea*), který nepochybně přispívá k přirozeně vyššímu zastoupení mezofilních prvků. Silnější eutrofizace vede k rychlé změně v asociaci *Arrhenatheretum elatioris* (Blažková 1979, Karlík 2001, 2011a).

Jihomoravské suché trávníky asociace *Potentillo-Brachypodiumietum*

Blízkou analogií bělokarpatských luk v teplé a suché části jižní Moravy jsou trávníky asociace *Potentillo albae-Brachypodiumietum pinnati* (svaz *Cirsio-Brachypodiumietum pinnati*), které

se vzácně vyskytují v Kyjovské pahorkatině a Dunajovických kopcích (Vicherek & Unar 1971, Ambrozek 1989). Bělokarpatským loukám jsou natolik podobné, že v nejnovějším přehledu vegetace ČR (Chytrý 2007) byly zařazeny k asociaci *Brachypodio-Molinietum*. Zřetelný je nicméně jejich poněkud xerofilnější charakter, přechodný k trávníkům asociace *Polygalo majoris-Brachypodietum pinnati*.

Protože v Bílých Karpatech téměř chybějí stepní trávníky svazu *Festucion valesiacaе*, usnadňuje výskyt této asociace pochopení vztahu luk bělokarpatského typu k suchomilné stepní vegetaci. Například mezi Čejčí a Čejkovicemi se *Potentillo-Brachypodietum* vyskytuje na takzvaných špidlácích, jež patří k nejvýznamnějším refugiím xerothermní flóry a vegetace na jižní Moravě. Špidláky jsou nevysoké pahorky s prudkými svahy, tvořené neogenními vápnitými sedimenty místy překrytými spraší. Rozkládají se na březích a v blízkém okolí zaniklého slaného Čejčského jezera, v oblasti s ročními srážkovými úhrny pohybujícími se jen kolem 500–550 mm (oproti zhruba 630–840 mm v jihozápadní části Bílých Karpat). Na výslunných svazích špidláků rostou různé typy xerothermních trávníků svazu *Festucion valesiacaе*, zatímco *Potentillo-Brachypodietum* obsazuje mezická stanoviště na severních svazích a svahových úpatích. Tato stanoviště mají hluboké půdy, jsou relativně produktivní a v minulosti byla využívána jako jedno- nebo dvousečné louky (Ambrozek 1989). Na podobných stanovištích se tato vegetace vyskytuje i na dalších lokalitách v okolí (např. Hovoranské louky) a na Dunajovických kopcích (Vicherek & Unar 1971, Ambrozek 1989).

V asociaci *Potentillo-Brachypodietum* se početně vyskytují charakteristické druhy reliktní vegetace mezických stanovišť, především ty poněkud xerofilnější (např. *Potentilla alba* a *Galium boreale* subsp. *exoletum*). Lokality výskytu a jejich blízké okolí jsou také známy výskytem řady druhů s disjunktivním rozšířením typických pro jihomoravskou lesostepní oblast (např. *Artemisia paniculata*, *Mercurialis ovata* a *Serratula lycopifolia*). K přežití těchto druhů v území svou činností bezpochyby přispěl člověk – přímo na jednom z pahorků (Špidlák, 214 m n. m.) byly nalezeny pozůstatky hradišť kultury únětické (stáří asi 4000 let) a horákovské (stáří asi 2600 let; Čizmář 2004). Čejčské jezero a špidláky na jeho březích byly jistě významným místem pravěké kulturní krajiny jižní Moravy.

Moravanské lúky ve Chřibech

Obdobou bělokarpatských luk v oblasti Středomoravských Karpat jsou Moravanské lúky ve Chřibech. Nacházejí se na odlehlejších lučních enklávě na jinak zalesněné vrcholové plošině jižního okraje Chřibů v nadmořské výšce kolem 460 m. Zdejší luční vegetace má větší podíl mezofilních druhů než bělokarpatské louky asociace *Brachypodio-Molinietum*, čímž poněkud připomíná louky asociace *Anthoxantho-Agrostietum*. Zároveň zde však chybějí acidofyty a díky poloze na okraji teplé a suché části jižní Moravy zde jsou zastoupeny některé významné lesostepní druhy (např. *Euphorbia epithymoides* a *Iris graminea*).

Historie této vegetace je nepochybně odlišná od bělokarpatských luk, přesto může být značně bohatá. V blízkém okolí – na samotném hřebetu jižních Chřibů – je známo několik

lokalit starého lidského osídlení. Jen 1,5 km východně se nacházejí pozůstatky velkomoravského hradiště svatého Klimenta s hojnými doklady chovu domácích zvířat (krav, ovcí/koz a vepřů; Hrubý 1959), pro které mohly být Moravanské lúky krmivovou základnou. Hlavní hřbet Chřibů byl přitom osídlen už v mladším pravěku – například 3 km jihozápadně (v sedle mezi Velkou a Malou Ostrou) se nachází největší pohřebiště středodunajské mohylové kultury (stáří asi 3500 let) na našem území (Machová 2012).

Podrobněji rekonstruovat lze stav území v druhé půli 18. a první polovině 19. století, který dobře dokumentují staré vojenské a katastrální mapy. Vrcholové partie Chřibů byly odlesněny výrazně více než dnes. Moravanské lúky spadají do katastru šest kilometrů vzdálených Moravan, ležících v předpolí Chřibů v odlesněné krajině Kyjovské pahorkatiny. Okolí obce bylo převážně zorněno, s hojným zastoupením vinohradů a malým zastoupením luk, proto se nabízelo získávat seno na výše položeném plateau. Vzdálenost ani převýšení (více než 200 m) nebyly limitujícím problémem – ostatní zemědělské činnosti byly pracnější, náročnější na transport nebo vyžadovaly častější přítomnost lidí – zato takřka jistě vedly k eliminaci hnojení. Držba byla dle stabilního katastru z roku 1827 rozdrobena mezi větší počet poddanských hospodářů z Moravan. Již z prvního vojenského mapování je patrné, že se zde vyskytovaly kosené louky s roztroušenými stromy, nikoli pastviny. Pastva přesto mohla mít na vegetaci jistý vliv – na nedaleké enklávě Vršava, ležící na sousedním katastru Koryčan, je k roku 1827 dokumentován panský ovčín s přílehlými pastvinami. Nelze vyloučit, že tento ovčín navazuje na starší a rozšířenější tradici pastvy na hlavním hřbetu Chřibů.

Dlouhá historie tak může být spolu s odlehlou polohou, podporující v novější historii extenzivní obhospodařování, jednou z příčin reliktního charakteru Moravanských luk, stejně jako výskytu některých regionálně vzácnějších druhů, jako jsou *Euphorbia angulata* a už zmíněný *Iris graminea*. Absence vzácných druhů s disjunktivním rozšířením, typických pro jinak podobné bělokarpatské louky, však podle nás svědčí pro mladší původ luk ve Chřibech. Srovnání s Bílými Karpaty a dalšími oblastmi také ukazuje, že botanicky nejcennější jsou porosty, které byly alespoň v posledních 250 letech spíše koseny než paseny.

Louky asociace *Gentiano-Molinietum* na hrúdech při soutoku Moravy a Dyje

Význačným biotopem oblasti soutoku Moravy a Dyje jsou tzv. hrúdy – protáhlé písčité elevace při povodních zaplavované nanejvýš zřídka. Hrúdy jsou tvořené oligotrofními terasovými štěrkopísky nebo vátými písky, zatímco v jejich okolí převažují na živiny a minerály bohaté nivní půdy vytvořené na podkladu povodňových hlín (Havlíček 2000, 2006, Vicherek 2000). Na suchých vyvýšených místech odlesněných hrúdů roste vegetace polo-přirozených suchých trávníků svazu *Koelerio-Phleion* (Vicherek 2000) s přechody k vegetaci písčinych stepí se *Stipa borysthenica*. Ve vlhčích sníženinách hrúdů se pak na

několika lokalitách nachází vegetace bezkolencových luk, řazená některými autory do asociace *Gentiano pneumonanthis-Molinietum litoralis*, popsané ze severovýchodního Chorvatska (Balátová-Tuláčková 1993). V této vegetaci se významně uplatňují druhy ze skupiny *Serratula tinctoria* (kromě *Potentilla alba*) a některé další vzácné oligotrofní druhy (například *Gentiana pneumonanthe* a *Scirpoides holoschoenus*); v blízkém okolí se pak nachází i několik vzácných druhů s disjunktivním rozšířením (například *Carex fritschii* a *Hierochloë repens*). Na rozdíl od většiny ostatních porostů svazu *Molinion* se v této vegetaci ve zvýšené míře uplatňují některé expanzivní, na živiny náročné druhy, což může být způsobeno občasným obohacením o živiny vlivem povodní a šířením druhů z okolních kontinentálních zaplavovaných luk svazu *Cnidion venosi* (*mass effect*). Zároveň jsou významně zastoupeny druhy suchých trávníků (například *Bromus erectus*, *Carex praecox* a *Festuca rupicola*), přesahující z kontaktních společenstev na vyvýšených částech hrudů, a také některé bazifilní druhy (například *Carex flacca* a *C. tomentosa*), které na vyvýšených částech hrudů chybějí a zřejmě jsou závislé na minerálech rozpuštěných v podzemní vodě. *Gentiano-Molinietum* je druhově nejbohatší společenstvo v oblasti Soutoku (až 70 druhů cévnatých rostlin na 25 m²; Vicherek 2000). Pro úplnost je třeba zmínit, že do této asociace jsou někdy řazeny i bezkolencové louky v Bílých Karpatech (Balátová-Tuláčková & Hájek 1998), druhovým složením blízké asociaci *Brachypodio-Molinietum*; ty však byly v námi analyzovaných datech (Tab. 2) zastoupeny jediným snímkem.

Nivy všech našich větších vodních toků prošly v průběhu holocénu dynamickým vývojem, který byl v hrubých rysech určován klimaticky řízenými změnami erozní akumulární činnosti řek (Ložek 2003a, 2003b, Křížek 2007). Ještě ve středním holocénu měly nivy dolních toků Moravy a Dyje na našem území převážně šterkovitý a písčitý charakter (Havlíček 2000). Domníváme se, že takové přírodní podmínky mohly být na mezických nelesních stanovištích příznivé pro výskyt oligotrofních společenstev typu *Gentiano-Molinietum*. K udržení nelesního charakteru starých niv svou činností jistě přispíval člověk, o jehož působení v tomto území svědčí nálezy mezolitických, eneolitických i mladších pravěkých artefaktů na hrúdech, které byly nepochybně strategickými místy této poříční kulturní krajiny (Havlíček 2006). Vrchol lidského působení v nivách dolní Moravy a Dyje nastal v období Velké Moravy (9. století n. l.), kdy existovaly rozsáhlé sídlištní areály u Mikulčic, na Pohansku u Břeclavi, u Nejdku a zřejmě i na rakouské straně u Hohenau (Dresler & Macháček 2008). K plošnému zániku oligotrofních společenstev mimo hrúdy zřejmě vedla sedimentace povodňových hlín, která začala zhruba ve druhém tisíciletí př. n. l. a ve zvýšené míře pokračovala od konce 1. tisíciletí našeho letopočtu (Macháček et al. 2007). V současné době dosahují povodňové hlíny v tomto území mocnosti 2–4 metry (Havlíček 2006). Změna sedimentace nepochybně souvisela s pokračujícím odlesňováním povodí obou řek a snad i s klimatickými změnami a na nelesních stanovištích přispěla nejen k zániku velkomoravského osídlení (Macháček et al. 2007), ale zřejmě i k rozšíření společenstev kontinentálních zaplavovaných luk na úkor vegetace blízké asociaci *Gentiano-Molinietum*. Pokud tomu tak opravdu bylo, představuje *Gentiano-Molinietum* zvláštní

druh reliktní vegetace, jejíž přežívání i zánik byly v průběhu holocénu určovány netriviálními interakcemi přírodních a kulturních procesů.

Stanoviště podobná hrudům v oblasti soutoku Moravy a Dyje se vyskytují i v nivách dalších vodních toků a ve svých mezických partiích často hostí do jisté míry podobnou vegetaci: z Kelštic na Labi u Mělníka je udávána asociace *Serratulo-Festucetum commutatae* (Blažková 1993), od Kouřimského přívozu na Berounce výše charakterizovaná asociace *Potentillo albae-Festucetum rubrae*. V jižním Německu jsou tato stanoviště označována výrazem *Brennen* a vykazují enormní druhovou diverzitu (Karlík 2008).

Oligotrofní trávníky na mezických stanovištích české křídý

Na vápnatých křídových sedimentech České tabule se na oligotrofních nelesních stanovištích mnohde (především v Polabí, dolním Poohří a Českém středohoří) vytvořila charakteristická vegetace, představující přechod mezi suchými trávníky svazů *Bromion* nebo *Cirsio-Brachypodion* a vlhkomilnějšími společenstvy, tvořenými obvykle do různé míry vyvinutou vegetací svazů *Molinion* nebo *Caricion davallianae*, případně iniciálními subhalofilními společenstvy řazenými nejčastěji do asociací *Potentillo reptantis-Caricetum flacca* (Studnička 1980) a *Plantagini maritimae-Caricetum flacca* (Novák in Chytrý 2007: 435–436). Tato vegetace se asi nejčastěji vyskytuje na méně vysychavých místech bílých strání (mírné svahy, terénní deprese a úpatí, stinné severní a západní svahy), ale lze ji nalézt i na okrajích lesů, lesních loukách nebo na sušších okrajích a vyvýšených místech v komplexech slatinných a bezkolencových luk.

Pro tuto vegetaci je typické mísení druhů s různými nároky na vlhkost. Dále se často vyskytují charakteristické druhy reliktní vegetace mezických stanovišť (zejména druhy ze skupiny *Serratula tinctoria*) a na řadě lokalit i vzácné druhy s disjunktivním rozšířením. K významným lokalitám patří například (v závorce jsou uvedeny druhy s disjunktivním rozšířením vyskytující se zde nebo v blízkém okolí) bílé stráně u Evaně (*Carlina acaulis* subsp. *caulescens*, *Hippocrepis comosa*) a Budyně nad Ohří (*Festuca amethystina*, *Iris aphylla*) v dolním Poohří, u Pokratic a Žitenic (*Rosa spinosissima*) na Litoměřicku a u Žehuně (*Trinia ucrainica*) ve středním Polabí nebo bezkolencové a slatinné louky ve Džbáně (*Adenophora liliifolia*, *Festuca amethystina*, *Veratrum nigrum*, *Thalictrum simplex*, *Thesium rostratum*), u Velenky (*Carex buxbaumii*, *Gladiolus palustris*, *Hierochloë odorata*, *Thesium ebracteatum*) a Dománovic (*Adenophora liliifolia*, *Carex buxbaumii*, *Centaurea stenolepis*, *Thalictrum simplex*) ve středním Polabí.

Byť se takto podaný přehled lokalit může jevit jako heterogenní (na první pohled jde o komplexy slatinných luk a bílých strání), domníváme se, že spojuje lokality, kde se na mezických stanovištích vyskytuje vegetace s podobným druhovým složením, podobnými stanovištními nároky a podobně dlouhou historií. Faktorem podmiňujícím reliktnost těchto společenstev byla zřejmě souhra extrémních stanovištních podmínek (svahové pohyby na bílých stráních, vlhko a oligotrofní podmínky na slatinách) a dlouhodobého lidského

působení ve starosídelní oblasti. Význam mohly mít i další faktory, například pozdější nástup buku v holocenním vývoji lesní vegetace, neboť ten se v teplých a suchých českých nížinách uplatnil na vhodných stanovištích až v průběhu doby bronzové, kdy byl lidský vliv na okolní vegetaci již poměrně výrazný a sekundární bezlesí mělo větší zastoupení. V tomto směru je třeba zmínit, že tato vegetace se na lokalitách často vyskytuje spolu s podobně reliktní vegetací lesní (zejména *Potentillo albae-Quercetum*, v komplexech bílých strání i *Seslerio-Tilietum* nebo lesostepní bory). Domníváme se, že mozaika těchto biotopů mohla být součástí (pre)historických krajín formovaných zejména (lesní) pastvou.

Vysokohorské trávníky asociace *Bupleuro-Calamagrostietum*

Od ostatních pojednávaných společenstev se výrazně liší vysokohorské vysokostébelné trávníky asociace *Bupleuro longifoliae-Calamagrostietum arundinaceae* ze třídy *Mulgedio-Aconitetea*. Jde o vegetaci relativně teplých, suchých a minerálně a živinami bohatých závětrných stanovišť v níže položených částech subalpínského stupně (1100–1300 m n. m.) nejvyšších sudetských pohoří (Krkonose, Hrubý Jeseník, v ochuzené podobě Králický Sněžník). Nejčastěji roste na úpatí svahů, bázích skalních výchozů, ale také na lavinových drahách, v naprosté většině situovaných v ledovcových karech. Na takových místech je půda v zimě kryta dostatečnou vrstvou sněhu, takže nepromrzá, na jaře však sníh poměrně brzy odtává, takže vegetační období je dosti dlouhé (Jeník 1961, Kočí in Chytrý 2007: 106–108).

Bupleuro-Calamagrostietum obsahuje řadu vysokohorských druhů, které je odlišují od ostatních dosud charakterizovaných reliktních vegetačních typů, zároveň je však v kontextu našich nejvyšších pohoří mimořádně teplomilné a bazifilní. Jde také o druhově nejbohatší společenstvo subalpínského stupně sudetských pohoří (Kočí in Chytrý 2007: 106–108). Zastoupeny jsou zde i náročné lesní druhy (například *Convallaria majalis*, *Mercurialis perennis* a *Paris quadrifolia*), druhy přirozených a polopřirozených produktivních lesních i nelesních stanovišť (například *Lilium martagon*, *Phyteuma spicatum* a *Pimpinella major*) a – zejména ve Velké Kotlině v Hrubém Jeseníku – řada druhů společných s vegetací suchých trávníků a teplomilných lesů (například *Carex montana*, *Digitalis grandiflora*, *Galium boreale* a *Prunella grandiflora*).

Reliktní původ této vegetace je podle našeho názoru zřejmý. Přimo v ní nebo v kontaktních biotopech se vyskytuje množství vzácných druhů s disjunktivním rozšířením – k nejvýznamnějším patří kontinentální prvky *Crepis sibirica* a *Conioselinum tataricum*, dosahující u nás západní areálové hranice a hojně zastoupené v hemiboreálních lesích na jižní Sibíři; z dalších jsou to například *Allium schoenoprasum*, *Bupleurum longifolium* subsp. *vapincense*, *Carex buxbaumii*, *Dianthus superbus* subsp. *alpestris*, *Helianthemum grandiflorum* subsp. *grandiflorum*, *Laserpitium archangelica*, *Pleurospermum austriacum* a *Poa alpina*. Rostou tu však i úzce rozšířené endemity různé taxonomické hodnoty,

například *Carex derelicta*, *Dianthus carthusianorum* subsp. *sudeticus*, *Galium sudeticum*, *Knautia arvensis* subsp. *pseudolongifolia*, *Minuartia corcontica*, *Plantago atrata* subsp. *sudetica*, *Poa rhiphaea* a *Sorbus sudetica* (Kaplan 2012, Bureš 2013). Známý jsou i příčiny této reliktnosti, která je zřejmě plně podmíněna přírodními faktory – polohou nad horní hranicí lesa nebo blízko ní, výskytem extrémních biotopů (skály, sutě, prameniště) v blízkém okolí, kombinací vysokohorského klimatu a specifického mikroklimatu, mimořádnými sněhovými podmínkami a pravidelným padáním lavin. Tento komplex faktorů, začlenitelný do širšího geoeologického rámce anemo-orografických systémů (Jeník 1961), zde na jedné straně podporuje dlouhodobou existenci bezlesí na úkor lesa, na druhou stranu umožňuje výskyt klimaticky a živinově náročných druhů v drsných vysokohorských podmínkách.

Z hlediska naší hypotézy o povaze reliktních společenstev na mezických stanovištích jsou *Bupleuro-Calamagrostietum* a okolnosti jeho výskytu zvlášť významné. O výrazné reliktním charakteru této vegetace asi pochybuje málokdo. Současně je zde zřetelná podobnost druhového složení mezi tímto vysokohorským společenstvem a reliktní vegetací mezických stanovišť nižších poloh: v jistém – a pro nás zásadním – ohledu je *Bupleuro-Calamagrostietum* analogií například trávníků asociace *Potentillo-Brachypodietum* z jihomoravských špidláků, ležící na opačném konci komplexního gradientu nadmořské výšky. Stojí za pozornost, že podobnost s reliktními společenstvy mezických stanovišť nižších poloh je natolik výrazná, že se projevuje i při kvantitativní analýze fytoocenologických snímků (Box 1).

Asociace *Bupleuro-Calamagrostietum* je doprovázena několika dalšími společenstvy, vykazujícími výrazné reliktní rysy, včetně podobnosti druhového složení s jihosibiřskými hemiboreálními lesy. Jsou to zejména *Laserpitio-Dactylidetum glomeratae*, *Hedysaro hedysaroidis-Molinietum*, *Salici silesiacae-Betuletum carpaticae* a *Daphno mezerei-Aceretum pseudoplatani*. Vzhledem k malému počtu snímků těchto vegetačních typů v analyzovaném datovém souboru jsme je však nezařadili do naší analýzy.

Reliktní louky na východním okraji Českého masivu

Další dva typy reliktních luk se vyskytují ve vojenských prostorech na východním okraji Českého masivu. Patří také do pojednávaného okruhu společenstev, avšak dosud nebyly dostatečně prostudovány. Louky ve Vojenském újezdu Březina na Dražanské vrchovině jsou druhovým složením blízké suššímu křídlu svazu *Molinion* a roste v nich větší počet vzácných konkurenčně slabých druhů (např. *Daphne cneorum*, *Euphorbia angulata* a *Pulmonaria angustifolia*), včetně význačného druhu s disjunktivním rozšířením *Festuca amethystina* (Řepka & Roleček in Hadinec et al. 2002: 78–79, Roleček 2007). Druhým typem jsou louky řazené do asociace *Phyteumato-Festucetum*, vyskytující se ve Vojenském újezdu Libavá v Oderských vrších (Sádlo et al. 1991). V nich vzácné druhy s disjunktivním rozšířením chybějí, ale uplatňují se některé charakteristické druhy reliktní vegetace mezických stanovišť (například všechny druhy ze skupiny *Serratula tinctoria* s výjimkou

Box 1. Srovnáme-li první níže uvedený snímek asociace *Bupleuro-Calamagrostietum* z Velké Kotliny (ČNFD č. 4663, autor M. Kočí, 2005) s ostatními 43 813 snímky z výběru z ČNFD (popsán v kapitole Metodika) pomocí Sørensenova indexu, zjistíme, že mezi 70 nejpodobnějšími snímky je 69 snímků horské vegetace z Hrubého Jeseníku (převážně z Velké a Malé Kotliny) a Krkonoš (převážně z Kotelních jam a karů v závěru Obřího dolu) a 70. nejpodobnějším snímkem je druhý níže uvedený snímek subkontinentální doubravy asociace *Potentillo albae-Quercetum* z vrchu Hradišťany v Českém středohoří – ČNFD č. 437311, autor A. Zlatník, 1927 (Zlatník 1928). Sdílené taxony jsou vyznačeny tučně. Stojí za pozornost, že v obou snímcích se (v různých poddruzích) vyskytuje i vzácný druh s disjunktivním rozšířením *Bupleurum longifolium*, který je zároveň společný s vegetací jihosibiřských hemiboreálních lesů (tam v poddruhu *aureum*).

Snímek 1: *Calamagrostis arundinacea* 3, *Molinia caerulea* 3, *Carex montana* 2, *Bupleurum longifolium* subsp. *vapincense* 1, *Cirsium heterophyllum* 1, *Convallaria majalis* 1, *Digitalis grandiflora* 1, *Geranium sylvaticum* 1, *Laserpitium archangelica* 1, *Lilium martagon* 1, *Mercurialis perennis* 1, *Pleurospermum austriacum* 1, *Rosa pendulina* 1, *Achillea millefolium* agg. +, *Aconitum plicatum* +, *Angelica sylvestris* +, *Aranuncus vulgaris* +, *Athyrium filix-femina* +, *Avenula planiculmis* +, *Calluna vulgaris* +, *Carex pallescens* +, *Carlina acaulis* +, *Crepis mollis* +, ***Galium boreale* subsp. *boreale*** +, *Helianthemum grandiflorum* subsp. *grandiflorum* +, *Leontodon hispidus* +, *Phyteuma orbiculare* +, ***Phyteuma spicatum*** +, *Pimpinella saxifraga* +, *Polygala comosa* +, ***Polygonatum verticillatum*** +, *Potentilla erecta* +, *Prunella grandiflora* +, ***Ranunculus nemorosus*** +, ***Senecio nemorensis* agg.** +, *Thymus pulcherrimus* subsp. *sudeticus* +, *Traunsteinera globosa* +, *Vaccinium myrtillus* +, *Veratrum album* subsp. *lobelianum* +, *Vicia cracca* agg. +.

Snímek 2: *Quercus* sp. 5, *Carpinus betulus* 3, *Tilia cordata* 2, *Convallaria majalis* 2, *Dactylis glomerata* 2, *Festuca gigantea* 2, ***Galium boreale* subsp. *boreale*** 2, *Galium odoratum* 2, *Hepatica nobilis* 2, *Larix decidua* 2, *Lathyrus vernus* 2, *Melica nutans* 2, *Aegopodium podagraria* 1, *Crataegus laevigata* 1, *Fragaria vesca* 1, *Hierochloë australis* 1, *Poa nemoralis* 1, *Pyrethrum corymbosum* 1, ***Ranunculus nemorosus*** 1, *Veronica chamaedrys* agg. 1, *Anemone nemorosa* +, *Asarum europaeum* +, *Betonica officinalis* +, *Bupleurum longifolium* subsp. *longifolium* +, ***Calamagrostis arundinacea*** +, ***Carex montana*** +, *Coryllus avellana* +, *Festuca heterophylla* +, *Galium sylvaticum* +, ***Geranium sylvaticum*** +, *Hieracium lachenalii* +, *Hieracium murorum* +, *Knautia arvensis* agg., ***Lilium martagon*** +, *Lonicera xylosteum* +, *Luzula luzuloides* +, *Melampyrum nemorosum* +, *Mellitis melissophyllum* +, ***Mercurialis perennis*** +, *Paris quadrifolia* +, ***Phyteuma spicatum*** +, ***Polygonatum verticillatum*** +, *Potentilla alba* +, *Primula veris* +, *Pulmonaria officinalis* agg. +, *Ranunculus acris* +, *Ranunculus auricomus* agg. +, *Sanicula europaea* +, ***Senecio nemorensis* agg.** +, *Stellaria holostea* +, *Trifolium alpestre* +, *Viola reichenbachiana* +.

Potentilla alba) a další vzácné a ustupující druhy (např. *Phyteuma orbiculare*, *Hypochaeris maculata*, *Scorzonera humilis*, *Gladiolus imbricatus* a *Iris sibirica*).

Jako na řadě dalších lokalit reliktních luk, i zde došlo ke konzervaci vývojově starších typů vegetace díky nestandardnímu využití území, v tomto případě využití vojenskému. Zatímco louky na Libavé jsou podle našeho názoru kulturním reliktem poměrně mladého

původu, louky na Březině (stejně jako flóra celé východní části Dražanské vrchoviny; Podhorný & Komárek 2006) nesou archaičtější rysy.

Reliktní typy lesní vegetace mezických stanovišť

Některé charakteristiky výše popsaných nelesních společenstev lze vztáhnout i k několika typům lesní vegetace. Tyto polopřirozené světlé lesy jsou většinou sukcesně nestabilní, avšak díky lidskému působení nebo jiným vnějším vlivům zřejmě existovaly historicky dlouhodobě. Kromě tří široce rozšířených typů tzv. subkontinentálních doubrav, jejichž reliktnost byla už široce diskutována (Roleček 2007) je to společenstvo *Brachypodium pinnatum-Quercus robur* z předšumavských vápenců, které zde pojednáme detailněji. Také v případě poněkud vzdálenější analogie vápnomilných stepních borů české křídly odkazujeme na již publikované texty (Novák & Sádlo 2005, Sádlo & Chytrý in Chytrý 2013: 385–389).

Světlé lesy předšumavských vápenců společenstva *Brachypodium-Quercus*

Struktura, ekologie, rozšíření, management: Tento vegetační typ zde pojímáme úzce jako vegetaci světlých subxerofilních lesů předšumavských vápenců (Chytrý in Moravec 2000: 238–239). Ve stromovém patře těchto porostů nejčastěji převažuje *Pinus sylvestris* (z větší části zřejmě vysazená), méně často *Quercus robur* a další druhy (v české botanické literatuře se trochu paradoxně používá název společenstva obsahující méně často zastoupenou a jen hypoteticky hlavní dominantu stromového patra). V keřovém patře, pokud je vyvinuté, se nejčastěji uplatňuje mezofilní *Corylus avellana*. Bylinné patro bývá druhově bohaté, s dominancí *Brachypodium pinnatum* a velkým zastoupením široce rozšířených subxerofilních až mezofilních světlomilných druhů, například *Viola collina*, *Securigera varia*, *Campanula rapunculooides*, *Fragaria vesca*, *Knautia arvensis* a *Galium verum*. Pravidelně jsou zastoupeny také lesní druhy (např. *Hepatica nobilis*, *Carex digitata* a *Melica nutans*), ale i druhy oligotrofních trávníků (např. *Festuca ovina*, *Koeleria pyramidata*, *Galium pumilum*, *Thymus pulegioides*, *Sanguisorba minor* a *Helianthemum grandiflorum* subsp. *obscurum*). Význačný je výskyt ostrůvkovitě se vyskytující světlomilné kalcifilní orchideje *Epipactis atrorubens*.

Společenstvo *Brachypodium pinnatum-Quercus robur* je doloženo z řady lokalit krystalických vápenců v Předšumaví, zejména ze sušicko-horažďovických, strakonických a českokrumlovských vápenců. Celá tato oblast je ovlivněna srážkovým stínem a fénovým prouděním, jež jsou podmíněné blízkostí Šumavy, takže klima je relativně teplé a suché (Strakonice 7,5 °C, 583 mm; Český Krumlov 6,9 °C, 624 mm; Vesecký 1961).

Reliktní rysy: Ve společenstvu *Brachypodium-Quercus* se vyskytuje omezený počet charakteristických druhů reliktních společenstev mezických stanovišť. K nejvýznamnějším

patří *Carex montana*, *Inula salicina* a *Pyrethrum corymbosum*, zatímco druhy ze sociologické skupiny *Serratula tinctoria* téměř chybějí. Přesto tento vegetační typ vykazuje největší podobnost k hemiboreálním lesům mezi našimi lesními společenstvy (Tab. 2), a to zřejmě díky většímu zastoupení mezofilních světломilných druhů oproti vegetaci subkontinentálních doubrav. I přes polohu odlehlou od oblastí teplomilné květeny roste na předšumavských vápencích značný počet teplomilných a světломilných druhů, z nichž mnohé zde mají výrazně izolovaná naleziště (např. *Oxytropis pilosa*, *Carex michelii*, *C. ornithopoda*, *Erysimum odoratum*, *Laserpitium latifolium*, *Prunus fruticosa* a *Teucrium chamaedrys*). Výskyty těchto druhů podle našeho názoru svědčí o starobylosti bezlesí nebo řídkolesí v tomto území, přičemž na Vyšenských kopcích u Českého Krumlova ukazují paleoekologická data na jeho kontinuitu během celého holocénu (Ložek 2007).

Možné příčiny reliktnosti a dynamika: Společenstvo *Brachypodium-Quercus* se poněkud vymyká z rámce studovaných společenstev specifícností svých přírodních podmínek a jejich krajinným kontextem. Většinu lokalit této vegetace představují kopce tvořené krystalickými vápenci, spočívající v matrix tvrdých kyselých hornin, která je nevhodná pro výskyt většiny charakteristických druhů společenstva. V rámci Předšumaví je tedy jeho výskyt a výskyt řady vzácných druhů s disjunktivním rozšířením zřejmě podmíněn izolovaným výskytem vápnitých hornin a extrémními přírodními podmínkami vápencových kopců (prudké výslunné svahy, někdy skalnaté). Není však dostatečně jasné, jaká je potenciální přirozená vegetace těchto stanovišť a nakolik do historie porostů a přežívání vzácných světломilných druhů zasáhly dynamické faktory, především lidská činnost. Na severních svazích jsou rekonstruovány převážně vápnomilné bučiny, na jižních svazích někdy teplomilné doubravy, někdy lesostepní bory. Uváděn je i potenciální výskyt reliktních lískových křovin (Culek et al. 2013). Dnes převažující obhospodařované borové porosty s proměnlivou příměsí dubu nebo stínomilných mezofilních dřevin, často v mozaice s lískovými křovinami (někdy řazenými do asociace *Antherico-Coryletum*) a světlinami, jsou však zjevně ovlivněny minulou činností člověka. Některé porosty (např. na Pučance u Horažďovic) jsou sukcesně nestabilní a postupně se mění ve vegetaci stinných mezofilních lesů. Ve zbývajících světlých porostech jsou často ve zvýšené míře zastoupeny pastervní druhy (např. *Carlina acaulis*, *Koeleria pyramidata* a *Thymus pulegioides*), což podporuje představu původu takových porostů v pastervně využívaném bezlesí nebo řídkolesí (Chytrý in Moravec 2000: 238–239).

V tomto ohledu je pozoruhodné, že Předšumaví má i přes podhorskou polohu dlouhou historii lidského osídlení. Většina oblasti byla osídlena v době bronzové (Pokorný 2011), z některých území (např. ze středního Pootaví) je však známo i eneolitické osídlení (asi 3000 let př. n. l.) a jednotlivé lokality (např. údolí Vltavy v Českém Krumlově) byly osídleny již v neolitu (Menšík 2010). Zůstává však otázkou, zdali byl lidský vliv natolik intenzivní, abychom mohli počítat s významnější rolí člověka v přežívání světломilných druhů v kritických obdobích holocénu, nebo zda je společenstvo *Brachypodium-Quercus* relativně moderním (středověkým až novověkým) produktem lidského pastervního a lesnické-

ho hospodaření a jeho *species pool* sestává z druhů zčásti přeživších na extrémních stanovištích, zčásti se v nedávné době rozšířivších.

Panonské doubravy na písku asociace *Carici fritschii-Quercetum*

Tento typ subkontinentálních doubrav se vyskytuje jen na nevelkém území v Dolnomoravském úvalu (les Důbrava u Hodonína) a v přilehlé části Borské nížiny (okolí obce Gbely), řadu rysů však sdílí s dalšími porosty doubrav na písku v severní části Panonské nížiny (Chytrý & Horák 1997, Roleček in Chytrý 2013: 320–323). Porosty v Důbravě u Hodonína jsou charakteristické velkou druhovou bohatostí a výskytem řady vzácných druhů s disjunktivním rozšířením (např. *Carex fritschii*, *Festuca amethystina*, *Thalictrum simplex*, *Centaurea stenolepis*, *Gladiolus palustris*). Další takové druhy rostou v kontaktních společenstvech, jež jsou součástí jemnozrné mozaiky podmíněné zvlněným reliéfem vátých písků – zejména ve vegetaci vlhkých sníženin, místně zvaných mlaky (např. *Carex buxbaumii*, *C. lasiocarpa*, *Spiraea salicifolia*). Celé území tak vykazuje zřetelné znaky refugia archaické světlo milné flóry a vegetace. Současný sukcesní vývoj (Roleček 2007, Řepka 2009) i výsledky paleoekologických analýz (Jamrichová et al. 2013) přitom shodně ukazují, že území má potenciál pro výskyt mezofilních stínomilných dřevin. Vhodné podmínky pro dlouhodobé přežívání světlo milných druhů zde proto zřejmě byly vytvářeny buď heterogenitou stanovištních podmínek ve zvlněném terénu vátých písků, nebo dynamikou podmíněnou pravidelnými disturbancemi (případně kombinací oběho). O možných příčinách této dynamiky zatím nevíme dost, ale svou roli snad mohlo sehrát dlouhodobé lidské působení v nitru starosidelní oblasti. Člověk každopádně významně přispěl k formování současné podoby tohoto společenstva, o čemž svědčí historické doklady lesní pasivy, lukaření, pařezinového hospodaření a úmyslné podpory dubu jako hospodářské dřeviny (Šmarda 1961, Szabó 2010, Jamrichová et al. 2013).

Panonské doubravy na spraši asociace *Quercetum pubescenti-roboris*

Tento vegetační typ je analogií předchozího na těžších bazických půdách, u nás nejčastěji vyvinutých na vápnitém karpatském flyši nebo neogenních sedimentech s překryvem spraší. Výskyt u nás je vázán na moravskou Panonii, přičemž dodnes se zachoval jen malý počet porostů a je doložen ústup společenstva na více místech v posledních desetiletích (Roleček in Chytrý 2013: 316–319). Porosty na některých lokalitách (například Čertoryje v Bílých Karpatech nebo Kovářův žleb v Hlucké pahorkatině) mají přechodný charakter k následující asociaci, ojedinele se vyskytují i přechody k předchozí asociaci (Důbrava u Hodonína). V mezofilnějších porostech jsou početně zastoupeny charakteristické druhy reliktních společenstev mezických stanovišť, zatímco suchomilnější porosty vytvářejí

přechody ke xerothermním doubravám asociace *Pruno mahaleb-Quercetum pubescentis* se zastoupením stepních druhů (např. na Pouzdřanské stepi a Milovické stráni). K vzácným druhům s disjunktivním rozšířením vyskytujícím se v současnosti nebo v minulosti na lokalitách těchto doubrav patří *Centaurea stenolepis* (Horní Kapánsko u Starého Poddvorova, Milovický les), *Mercurialis ovata* a *Potentilla sterilis* (Rajnska u Valtic) nebo vyhynulá *Trinia ucrainica* (Horní Kapánsko); v severovýchodním Rakousku a na jihozápadním Slovensku i *Euphorbia salicifolia*. Tyto doubravy podle našeho názoru představují relikty archaické lesostepní vegetace černozemních půd Panonské nížiny a přilehlých pahorkatin. Za současných podmínek vhodných pro konkurenčně silné stínomilné dřeviny (zejména *Acer campestre*) byly zřejmě udržovány v prosvětleném stavu především díky lidskému hospodaření (pařeziny, lesní pastva; Hédl et al. 2010).

Středoevropské světlé doubravy asociace *Potentillo albae-Quercetum*

U nás nejrozšířenější typ subkontinentálních doubrav, vyskytující se v teplejších oblastech Čech a Moravy. Většinou se nachází na plošinách a mírných svazích s hlubšími hlinitými půdami, ale může růst i na písčitých půdách, pokud jsou tyto dostatečně vlhké a minerálně bohaté. Půdní pH může mít dosti velký rozsah, nedosahuje však silně kyselých hodnot (Roleček in Chytrý 2013: 332–337). V druhovém složení se oproti předchozím dvěma společenstvům významněji uplatňují druhy středoevropských listnatých lesů a subboreální druhy (např. *Luzula pilosa* a *Maianthemum bifolium*). Druhy ze skupiny *Serratula tinctoria* jsou hlavní diagnostickou skupinou tohoto společenstva. Vzácné druhy s disjunktivním rozšířením jsou (nebo v minulosti byly) zastoupeny jen na malé části lokalit, ale velmi charakteristicky – například *Adenophora liliifolia* a *Centaurea stenolepis* u Žehuň a Dománovic v Polabí, *Thesium rostratum* a *Festuca amethystina* na vrchu Zlín u Dolních Lukavic na Plzeňsku, *Adenophora liliifolia* a *Festuca amethystina* v NPR Karlštejn v Českém krasu nebo *Festuca amethystina* na lokalitě Buchtelka ve Vojenském újezdu Březina na Drahanské vrchovině. Na nejteplejší jižní Moravě vytváří tato vegetace přechody k předchozím dvěma typům subkontinentálních doubrav a k submediteránním cerovým doubravám (Boří les u Valtic). Při sukcesi se tato vegetace snadno mění ve stinné dubohabřiny (Kwiatkowska & Wyszomirski 1988, Jakubowska-Gabara 1993, Roleček 2007).

Domníváme se, že stejně jako předchozí dva typy subkontinentálních doubrav se vegetace blízká asociaci *Potentillo-Quercetum* ustavila při rozšíření dubu na stanovištích světlých březoborových lesů ve starším holocénu a mohla být významnou součástí vegetační mozaiky smíšených doubrav (*Quercetum mixtum*) a nelesních společenstev ve středním holocénu. Mezi faktory podporující zastoupení dubu na úkor konkurenčně silných stínomilných a stín vytvářejících dřevin, šířících se ve stejnou dobu (lípa, javor, jasan), mohly patřit oheň (Chytrý et al. 2010), lesní pastva divokých i domestikovaných velkých býložravců nebo výmladkové hospodaření (Roleček 2007).

Shrnující úvaha

Ve střední Evropě se na mezických stanovištích místy dosud vyskytují reliktní lesní i nelesní vegetační typy, jejichž druhové složení je do značné míry podobné jihosibiřským hemiboreálním lesům a přirozeným trávníkům. Jejich předchůdci se mohli ve středoevropské krajině hojně vyskytovat v příznivějších obdobích posledního glaciálu a ve starším holocénu. Tyto ancestrální vegetační typy nemohly být na celém území střední Evropy homogenní, z čehož zřejmě částečně vyplývají floristické a ekologické rozdíly mezi současnými reliktními společenstvy. V humidních horských oblastech se mohly vyskytovat vlhké a produktivní hemiboreální lesy a světlé tajgové lesy analogické těm, které se dnes vyskytují v hyperhumidních oblastech severního okraje jihosibiřských hor (severní Altaj, Kuzněcký Alatau, Salairskij krjaž; Laščinskij 2009, Novák et al. 2014). Ty se vyznačují velkou biomasou vysokých trav (*Calamagrostis* spp.) a kapradin a hostí bohaté populace druhů, které ve střední Evropě považujeme za glaciální nebo staroholocenní relikty (např. *Conioselinum tataricum*, *Crepis sibirica* a *Bupleurum longifolium*). Takové lesy se mohly vyskytovat například ve východních Sudetech (viz pylový záznam v práci Dudová et al. 2014) a druhové složení současných reliktních biotopů ve Velké Kotlině v Hrubém Jeseníku může být zčásti jejich pozůstatkem. Velmi pravděpodobně se u nás vyskytovaly i sušší typy hemiboreálních lesů, například v nižších polohách Karpat (Jankovská & Pokorný 2008, Hájková et al. 2013). Od nich a jejich lesních luk pak může být odvozeno druhové složení bělokarpatských a jim podobných polydominantních luk a vysokobylinných porostů, jejichž pozůstatky se do dnešní doby zachovaly jen ojediněle. To se týká především relativně vlhkomilných porostů produktivnějších stanovišť náchylných k zarůstání stínomilnými dřevinami. Deriváty této vegetace dnes podle našeho názoru představují mezofilní všivcové louky v rumunských a ukrajinských Východních Karpatech (Roleček et al. 2014, M. Hájek a P. Novák, nepubl.) a v rumunské Transylvánii (*Pediculari-Caricetum montanae*; Gergely 1969, P. Novák, nepubl.), jejichž středoevropskou obdobou jsou vlhčí typy bělokarpatských luk, například ty s *Pedicularis exaltata* v NPR Porážky. V nejnižších a tedy nejsušších polohách přecházely v interstadiálech a na začátku holocénu hemiboreální lesy do lučních stepí, případně polydominantních lučních porostů, ve kterých předpokládáme velké zastoupení druhů reliktních mezických stanovišť. Dnes již téměř zaniklé kosené nebo pasené luční stepi asociace *Stipetum tirsae*, dříve rozšířené například v podhůří Bílých Karpat (Chytrý in Chytrý 2007: 421–423), považujeme za moderní pokračovatele těchto staroholocenních přirozených lučních stepí.

Ústup ancestrálních typů dnešní reliktní vegetace mezických stanovišť započal na konci staršího holocénu v souvislosti s rozmachem stinných listnatých lesů. V tomto období však měly staroholocenní druhy šanci přežít ve světlých smíšených dubových lesích (*Quercetum mixtum*), jejichž světliny mohla udržovat například pastva velkých býložravců, činnost mezolitiků nebo přirozené požáry. Dále mohly přežít na okrajích mokřadů nebo tam, kde půdní vlastnosti neumožnily husté zapojení lesa. Paleoekologické záznamy

naznačují, že rozvoj lesa pokračoval postupně a že v období příchodu prvních zemědělců v neolitu mohla existovat řada bezlesých enkláv – začátek neolitu se zpravidla neprojevuje výraznou změnou poměru lesa a bezlesí v krajině. Navíc zatímco vliv člověka na udržení a následné rozšíření bezlesých enkláv v neolitu byl dlouho považován za jev omezený na nejnižší polohy s převahou relativně teplomilné a suchomilné vegetace, nová archeologická data ukazují, že neolitické osídlení zasáhlo i oblasti s převahou mezofilní vegetace (například vlhčí oblasti Bílých Karpat; Hájková et al. 2011) a mohlo tak napomoci k přežití velkého počtu staroholocenních mezofilních druhů hemiboreálních lesů a lesních luk. Tyto nemusely vždy přežívat ve vegetaci obdobné dnešním společenstvům – k jejich udržení v krajině mohla postačovat i lesní pastva, prosvětlování lesa těžbou dřeva a vytváření více či méně bezlesých sídelních enkláv. Dalším výrazným faktorem považovaným za příčinu vymizení staroholocenních druhů byla expanze buku a habru v mladším holocénu. Ta se však kryje s rozvojem osídlení vyšších a vlhčích poloh v době bronzové, někde dokonce už v eneolitu (například opět v Bílých Karpatech; Hájková et al. 2011). Od mladší doby železné se pak předpokládá vznik kosených luk, které už mohly být velmi podobné současným reliktním loukám mezických stanovišť (Hodgson et al. 1999, Hájková et al. 2013).

V historické době se druhové složení jednotlivých porostů proměňovalo se změnami hospodaření a vývojem *species poolů* v důsledku šíření moderních prvků a vymírání paleochoorních druhů. V této souvislosti je významné, že podle některých názorů se běžné travinné dominanty moderních lučních porostů na mezických a mírně suchých stanovištích – *Arrhenatherum elatius*, *Dactylis glomerata* a *Bromus erectus* – vyskytují v českých biotopech relativně krátkou dobu a samo jejich šíření může být jednou z příčin ústupu starobylější vegetace. Alopolyloidní srha říznačka je druh vzniklý zřejmě teprve v období zemědělského pravěku (Wetschnig 1983, Poschlod et al. 2009), v případě ovsíku a sverepu lze uvažovat o jejich nejen expanzivním, ale v některých regionech i invazním charakteru výskytu (Poschlod et al. 2009, Pyšek et al. 2012, Hejcman et al. 2013, Karlík & Poschlod 2014).

Pro přežití staroholocenních prvků byla dále jistě kritická období intenzifikace hospodaření (rozorávání, intenzivní pastva, častá seč, hnojení) ve středověku a především v novověku (ve zvýšené míře zřejmě až od 18. století). Významné bylo zejména zavádění pícnin a s tím spojená zvýšená fixace dusíku v půdě. Dostatek pícnin také umožnil stájový chov dobytka, který vedl ke zvýšené produkci hnoje, který přestal být nedostatkový, a tak mohl být, alespoň občasně, aplikován i na louky. Další intenzifikaci znamenal objev syntetických hnojiv v půli 19. století; ta začala být masově využívána po kolektivizaci zemědělství v 50. letech 20. století (např. Poschlod et al. 2009).

Překážky intenzifikace, které umožnily přetrvání starších vegetačních typů, byly různého charakteru. Zdá se, že k nejlepší konzervaci staroholocenního *species poolu* došlo alespoň ve vlhčích oblastech tam, kde byla od pravěku po novověk lidská činnost kontinuální, ale neintenzivní – v pravěku tedy výraznější než v ostatních oblastech, v novověku naopak extenzivnější. V případě luk byla proto důležitá odlehlá poloha. Pokosit odlehlé

pozemky představuje v podstatě jednorázový, byť fyzicky jistě náročný a v závislosti na velikosti luk i zdoluhavý proces. Pravidelné docházení na vzdálené pozemky však není zapotřebí. Produkt v podobě usušeného sena má oproti jiným plodinám relativně malou hmotnost a jeho přivezení i ze vzdálených míst je stále efektivní. Často jsou reliktní trávníky dopravně špatně dostupné i kvůli převýšení (Hradišťany, Babiny, Moravské lúky, část bělokarpatských luk). Transportovat těžký hnůj po špatných cestách do kopce (případně z prudkého kopce) je přitom neefektivní až riskantní. Důležitý je také charakter držby. Podle kontextu byla pro uchování reliktní vegetace někdy příhodnější rozdrobená selská držba (Bílé Karpaty, Moravské lúky), jindy panská držba (neefektivně vykonávaná robotní povinností, extenzivní hospodaření v důsledku dostatku pozemků, v případě pachtu nezájem pachtýřů porosty hnojit; viz *Potentillo-Festucetum* na lokalitách Kouřimská rybárna a Andělské schody). Velmi často se reliktní vegetace mezických stanovišť nalézala na lučních enklávách v lesích (Dobříšsko, Hradišťany, Moravské lúky). Lesní louky jsou mnohdy nejen odlehlé, případně situované v obtížném terénu, ale současně izolované od okolní kulturní krajiny, a tedy méně exponované vůči šíření expanzivních a invazních druhů, disturbancím spojeným s lidskou činností a některým formám znečištění.

Jak jsme uvedli už v úvodu tohoto příspěvku a jak je patrné z výše popsanych faktů, reliktní charakter vegetace v našem pojetí neznamená její neměnnost. Popsané změny prostě jen nepřinesly zásadní transformaci druhového složení archaických společenstev, k čemuž zřejmě napomohly i podobné stanovištní nároky jejich charakteristických druhů, v případě těchto druhů společně přežívajících v různých typech bezlesí (louky, lada, lesní lemy) i ve světlých lesích. Z těchto a dalších důvodů se tudíž domníváme, že i na mezických stanovištích nižších poloh se u nás lze setkat s vegetací skutečně starobyloou.

Poděkování

V první řadě děkujeme Milanovi Štechovi za to, že nás k sepsání tohoto už více než 10 let zamýšleného článku pohnul. Naše vřelá díky patří i neanonymním recenzentům Jiřímu Sádlovi a Františku Krahulcovi za zevrubné pročtení rukopisu a četné připomínky, které přispěly k zjednodušení a doplnění našeho textu. Druhému z nich také za upozornění na práci J. O. Martinovského, který, aniž bychom to tušili, došel před půl stoletím k řadě podobných závěrů. Dále děkujeme Milanovi Chytrému za rozšíření našich obzorů za Ural, Denise Blažkové za konzultace a poskytnutí nepublikovaných údajů o Hradišťanské louce, Pavlu Novákoví za poskytnutí nepublikovaných údajů o vegetaci s *Pedicularis exaltata* a *P. comosa* v Rumunsku, Karlu Fajmonovi za konzultace k literatuře a Petře Hájkové a Danovi Dítě za připomínky k první verzi textu. Michal Hájek děkuje projektu GAČR GAP504/11/0454 za možnost zkoumat ancestrální typy naší luční vegetace na jižní Sibiři. Příprava příspěvku byla podpořena z prostředků na dlouhodobý koncepční rozvoj výzkumné organizace RVO 67985939. Dokončení příspěvku bylo podpořeno projektem MUNI/M/1790/2014.

Literatura

Ambrozek L. (1989): Vybrané komplexy xerotermní vegetace na jižní Moravě. – Ms. [Diplomová práce; depon. in: PpF UK, Praha]

- Bajševa E. Z., Martynenko V. B. & Širokích P. S. (2011): K flore machoobraznych dubovych lesov Respubliki Baškortostan. – Izv. Samarsk. Nauč. Centra RAN 13: 36–41.
- Balátová-Tuláčková E. (1993): Das Gentiano pneumonanthis-Molinietum litoralis Ilijanić 1968 in Süd-Mähren und der Slowakei. – Tuxenia 13: 193–201.
- Balátová-Tuláčková E. & Hájek M. (1998): Feuchtwiesengesellschaften des südlichen Teiles des Landschaftsschutzgebietes Bílé Karpaty (Südost-Mähren). – Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich 135: 1–40.
- Birks H. H. & Birks H. J. B. (2000): Future uses of pollen analysis must include plant macrofossils. – J. Biogeogr. 27: 31–35.
- Blažková D. (1979): Das Potentillo albae-Festucetum rubrae – eine Reliktgesellschaft der vorintensiven Landwirtschaft. – Preslia 51: 47–69.
- Blažková D. (1991): Vegetation der Frischwiesen des böhmischen Erzgebirges und der angrenzenden Gebiete. 1. Naturverhältnisse, Trockenrasen, Weiden und Wiesen des Gebirgsraums. – Folia Mus. Rer. Natur. Bohem. Occid., Plzeň, Botanica, 33: 1–46.
- Blažková D. (1993): Vegetace polabských nívních luk území Kelštica u Mělníka. – Muz. Součas., ser. natur., 7: 35–64.
- Blažková D. (1998): Aluviální polopřirozené louky u Poděbrad. – Muz. Součas., ser. natur., 12: 91–94.
- Bureš L. (2013): Chráněné a ohrožené rostliny Chráněné krajinné oblasti Jeseniky. – Rubico, Olomouc.
- Cachovanová L., Hájek M., Fajmonová Z. & Marrs R. (2012): Species richness, community specialization and soil-vegetation relationships of managed grasslands in a geologically heterogeneous landscape. – Folia Geobot. 47: 349–371.
- Celka Z. (2011): Relics of cultivation in the vascular flora of medieval West Slavic settlements and castles. – Biodiv. Res. Conserv. 22: 1–110.
- Culek M., Grulich V., Laštůvka Z. & Divíšek J. (2013): Biogeografické regiony České republiky. – Masarykova univerzita, Brno.
- Čáka J. (1986): Toulání po Brdech. Všestranný průvodce. – Mladá fronta, Praha.
- Čižmář M. (2004): Encyklopedie hradišť na Moravě a ve Slezsku. – Libri, Praha.
- Čerepanov S. K. (1995): Sosudistye rastenija Rossii i sopredel'nyh gosudarstv. – Mir i sem'ja-95, Sankt-Peterburg.
- Čtverák V., Lutovský M., Slabina M. & Smejtek L. (2003): Encyklopedie hradišť v Čechách. – Libri, Praha.
- Davis B. A. S., Brewer S., Stevenson A. C., Guiot J. & Data Contributors (2003): The temperature of Europe during the Holocene reconstructed from pollen data. – Quatern. Sci. Rev. 22: 1701–1716.
- Domin K. (1904): České Středohoří. Studie fyto geografická. – Královská česká společnost nauk, Praha.
- Dresler P. & Macháček J. (2008). Hospodářské zázemí raně středověkého centra na Pohansku u Břeclavi. – In: Macháček J. [ed.], Počítačová podpora v archeologii II, p. 165–205. Masarykova univerzita, Brno.
- Dudová L., Hájková P., Opravilová V. & Hájek M. (2014): Holocene history and environmental reconstruction of a Hercynian mire and surrounding mountain landscape based on multiple proxies. – Quatern. Res. 82: 107–120.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth W., Werner W. & Paulißen D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. 2. ed. – Scr. Geobot. 18: 1–258.
- Ermakov N. B. (1998–2000): Rhytidio rugosi-Laricetea sibiricae. – In: Elektronnyj atlas „Bioraznoobrazie životnogo i rastitel'nogo mira Sibiri“. – SORAN, Novosibirsk.
- Ermakov N. B., Koroljuk A. Ju. & Laščinskij N. N. jun. (1991): Florističeskaja klassifikacija mezofilnyh travjanyh lesov južnoj Sibiri. – Central'nyj sibirskij botaničeskij sad, Novosibirsk.
- Ermakov N., Maltseva T. & Makunina N. (1999): Classification of meadows of the South Siberian uplands and mountains. – Folia Geobot. 34: 221–242.

- Ermakov N., Dring J. & Rodwell J. (2000): Classification of continental hemiboreal forests of North Asia. – *Braun-Blanquetia* 28: 1–129.
- Ewald J. (2003): The calcareous riddle: why are there so many calciphilous species in the central European flora? – *Folia Geobot.* 38: 357–366.
- Fajmonová Z., Zelený D., Syrovátka V., Vončina G. & Hájek M. (2013): Distribution of habitat specialists in semi-natural grasslands. – *J. Veg. Sci.* 24: 616–627.
- Frolec V., Holý D. & Jeřábek R. (1966): Hornácko. Život a kultura lidu na moravsko-slovenském pomezí v oblasti Bílých Karpat. – Blok, Brno.
- Gergely I. (1969): Pajšiti mezofilé din partea nordică a Munților Trascăului. – *Contrib. Bot.* 9: 191–209.
- Hadinec J., Lustyk P. & Procházka F. [eds.] (2002): Additamenta ad floram Reipublicae Bohemicae. I. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 37: 51–105.
- Hájková P., Roleček J., Hájek M., Horsák M., Polák M. & Jamrichová E. (2011): Prehistoric origin of the extremely species-rich semi-dry grasslands in the Bílé Karpaty Mts (Czech Republic and Slovakia). – *Preslia* 83: 185–204.
- Hájková P., Jamrichová E., Horsák M. & Hájek M. (2013): Holocene history of a *Cladium mariscus*-dominated calcareous fen in Slovakia: vegetation stability and landscape development. – *Preslia* 85: 289–315.
- Hájková P., Hájek M., Horsák M. & Jamrichová E. (2015): Co víme o historii vápnatých slatinišť v Západních Karpatech. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 50: 267–282.
- Havlíček P. (2000): Geologická stavba velkomoravského mocenského centra Břeclav-Pohansko a jeho okolí. – *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2000*: 71–73.
- Havlíček P. (2006): Kvartérmě-geologický výzkum a vývoj údolní nivy v Přírodním parku „Niva Dyje“ mezi Břeclaví a Lednicí. – *Zprávy o geologických výzkumech v roce 2006*: 58–59.
- Hédli R., Kopecký M. & Komárek J. (2010): Half a century of succession in a temperate oakwood: from species-rich community to mesic forest. – *Divers. Distrib.* 16: 267–276.
- Hegedúšová Vantarová K. & Škodová I. [eds.] (2014): Rastlinné spoločenstvá Slovenska. 5. Travnino-bylinná vegetácia. – Veda, Bratislava.
- Hejzman M., Hejzmanová P., Pavlů V. & Beneš J. (2013): Origin and history of grasslands in Central Europe – a review. – *Grass Forage Sci.* 68: 345–363.
- Hendrych R. & Hendrychová H. (1989): Die *Pedicularis*-Arten der Tschechoslowakei, früher und jetzt. – *Acta Univ. Carol. Biol.* 32 (1988): 403–465.
- Herben T., Krahulec F., Hádicová V. & Skálová H. (1993): Small-scale variability as a mechanism for large-scale stability in mountain grasslands. – *J. Veg. Sci.* 4: 163–170.
- Hodgson J. G., Halstead P., Wilson P. J. & Davis S. (1999): Functional interpretation of archaeobotanical data: making hay in the archaeological record. – *Veg. Hist. Archaeobot.* 8: 261–271.
- Hrouda L. & Skalický V. (1988): Floristický materiál ke květeně Příbramska I. – *Vlastiv. Sbor. Podbrdská* 27: 115–195.
- Hrubý V. (1959): Velkomoravské hradisko sv. Klimenta u Osvětiman. – *Časopis Mor. Mus. Brno* 44: 19–59.
- Huisman J., Olff H. & Fresco L. F. M. (1993): A hierarchical set of models for species response analysis. – *J. Veg. Sci.* 4: 37–46.
- Chytrý M., Tichý L. & Roleček J. (2003): Local and regional patterns of species richness in Central European vegetation types along the pH/calcium gradient. – *Folia Geobot.* 38: 429–442.
- Chytrý M. [ed.] (2007): Vegetace České republiky. 1. Travninná a keříčková vegetace. – Academia, Praha.
- Chytrý M. [ed.] (2009): Vegetace České republiky. 2. Ruderální, plevelová, skalní a suťová vegetace. – Academia, Praha.
- Chytrý M. [ed.] (2011): Vegetace České republiky. 3. Vodní a mokřadní vegetace. – Academia, Praha.
- Chytrý M. (2013): Vegetace České republiky. 4. Lesní a křovinná vegetace. – Academia, Praha.

- Chytrý M., Danihelka J., Horsák M., Kočí M., Kubešová S., Lososová Z., Otýpková Z., Tichý L., Martynenko V. B. & Baisheva E. Z. (2010): Modern analogues from the Southern Urals provide insights into biodiversity change in the early Holocene forests of Central Europe. – *J. Biogeogr.* 37: 767–780.
- Chytrý M., Danihelka J., Kubešová S., Lustyk P., Ermakov N., Hájek M., Hájková P., Kočí M., Otýpková Z., Roleček J., Řezníčková M., Šmarda P., Valachovič M., Popov D. & Pišút I. (2008): Diversity of forest vegetation across a strong gradient of climatic continentality: Western Sayan Mountains, southern Siberia. – *Pl. Ecol.* 196: 61–83.
- Chytrý M., Ermakov N., Danihelka J., Hájek M., Hájková P., Horsák M., Kočí M., Kubešová S., Lustyk P., Otýpková Z., Pelánková B., Valachovič M. & Zelený D. (2012): High species richness in hemiboreal forests of the northern Russian Altai, southern Siberia. – *J. Veg. Sci.* 23: 605–616.
- Chytrý M. & Horák J. (1997): Plant communities of the thermophilous oak forests in Moravia. – *Preslia* 68 (1996): 193–240.
- Jakubowska-Gabara J. (1993): Recesja zespołu świetlistej dąbrowy *Potentillo albae-Quercetum* Libb. 1933 w Polsce. – Wydawnictwo Uniwersytetu Łódzkiego, Łódź.
- Jamalov S. N. (2011): Sintaksonomija i dinamika rastitel'nosti južnoural'skogo regiona. – Ms. [Autoreferát disertační práce; depon. in: Katedra ekologie Baškirské státní univerzity, Ufa]
- Jamrichová E., Szabó P., Hédl R., Kuneš P., Bobek P. & Pelánková B. (2013): Continuity and change in the vegetation of a Central European oakwood. – *The Holocene* 23: 46–56.
- Jankovská V. & Pokorný P. (2008): Forest vegetation of the last full-glacial period in the Western Carpathians (Slovakia and Czech Republic). – *Preslia* 80: 307–324.
- Jeník J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. – Nakladatelství Československé akademie věd, Praha.
- Jongepierová I. [ed.] (2008): Louky Bílých Karpat. – ZO ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou.
- Kaplan Z. (2012): Flora and phytogeography of the Czech Republic. – *Preslia* 84: 505–573.
- Karlík P. (2001): Louky a příbuzné typy vegetace Brd a Podbrdská. – Ms. [Dipl. práce; depon. in: PřF UK, Praha.]
- Karlík P. (2008): Botanicko-ochrannářské exkurze v rámci česko-německé spolupráce. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 43: 171–179.
- Karlík P. (2011a): Plán péče o přírodní památku Andělské schody na období 2012–2021. Návrh přírodní památky Andělské schody. (Evropsky významná lokalita CZ0214005). – Ms. [KrÚ Středočeského kraje, AOPK ČR]
- Karlík P. (2011b): Plán péče o přírodní památku Polabí u Kostelce na období 2012–2021. Návrh přírodní památky Polabí u Kostelce. (Evropsky významná lokalita CZ0210152). – Ms. [KrÚ Středočeského kraje, AOPK ČR]
- Karlík P. & Poschlod P. (2014): Půdní semenná banka a nadzemní vegetace suchého trávníku „V nákli“ u Srbska v Českém krasu. – *Bohem. Centr.* 32: 277–296.
- Kleopov Ju. D. (1990): Analiz flory širokolistvennyh lesov evropejskoj časti SSSR. – *Naukova dumka, Kiev.*
- Klika J. (1939): Die Gesellschaften des Festucion vallesiaceae-Verbandes in Mitteleuropa. – *Stud. Bot. Čech.* 2/3: 117–157.
- Klimeš L. & Klimešová J. (2002): The effects of mowing and fertilization on carbohydrate reserves and regrowth of grasses: do they promote plant coexistence in species-rich meadows? – *Evol. Ecol.* 15: 363–382.
- Klotz S., Kühn I. & Durka W. (2002): BIOLFLOR: eine Datenbank zu biologisch ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. – *Schriftenreihe Vegetationsk.* 38: 1–334.
- Kolbek J. [ed.] (1999): Vegetace Chráněné krajinné oblasti a Biosférické rezervace Krivoklátsko. 1. Vývoj krajiny a vegetace, vodní, pobřežní a luční společenstva. – *Academia, Praha.*

- Koroljuk A. Ju. & Makunina N. I. (2001): Lugovye stepi i ostepnennye luga Altae-Sajanskoj gornoj oblasti. Porjadok Stipetalia sibiricae, sojuz Aconito barbati-Poion transbaicalicae. – *Krylovia* 3/2: 35–49.
- Křížek M. (2007): Údolní niva jako geomorfologický fenomén. – In: Langhammer J. [ed.], *Povodně a změny v krajině*, pp. 169–186. Přírodovědecká fakulta UK & Ministerstvo životního prostředí ČR, Praha.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtěk J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds] (2002): *Klíč ke květeně České republiky*. – Academia, Praha.
- Kučera T. (1991): *Louky severovýchodní části CHKO Křivoklátsko*. – Ms. [Dipl. práce; depon. in: PFF UK, Praha.]
- Kuzemko A. A., Becker T., Didukh Y. P., Ardelean I. V., Becker U., Beldean M., Dolnik Ch., Jeschke M., Naqinezhad A., Ugurlu E., Ůnal A., Vassilev K., Vorona E. I., Yavorska O. H. & Dengler J. (2014): Dry grassland vegetation of Central Podolia (Ukraine) – a preliminary overview of its syntaxonomy, ecology and biodiversity. – *Tüxenia* 34: 391–430.
- Kwiatkowska A. J. & Wyszomirski T. (1988): Decline of Potentillo albae-Quercetum phytocoenoses associated with the invasion of *Carpinus betulus*. – *Vegetatio* 75: 49–55.
- Laščinskij N. N. (2009): Rastitel'nost' Salajrskogo krjaža. – *Geo*, Novosibirsk.
- Laščinskij N. N. & Tiščenko M. P. (2011): Lesnye luga podtajgi Ob'-Irtyškogo mezhdureč'ja. – *Vest. Tomskogo Gosud. Univ., biol.*, 15/3: 92–97.
- Ložek V. (2003a): Naše nivy v proměnách času I. – *Ochr. Přír.* 58: 101–106.
- Ložek V. (2003b): Naše nivy v proměnách času II. – *Ochr. Přír.* 58: 131–136.
- Ložek V. (2007): *Zrcadlo minulosti. Česká a slovenská krajina v kvartéru*. – Dokořán, Praha.
- Ložek V. (2011): *Po stopách pravěkých dějů. O silách, které vytvářely naši krajinu*. – Dokořán, Praha.
- Macháček J., Doláková N., Dresler P., Havlíček P., Hladilová Š., Přichystal A., Roszková A. & Smolíková L. (2007): Rané středověké centrum na Pohansku u Břeclavi a jeho přírodní prostředí. – *Archeol. Rozhl.* 59: 278–314.
- Machová B. (2012): *Mohylová pohřebiště z oblasti Chřibů, Kyjovské pahorkatiny a Žďánického lesa*. – Ms. [Dipl. práce; depon. in: FF MU, Brno]
- Martinovský J. O. (1967): Srovnávací fytogeografická studie tzv. Babinských orchideových luk a travinných společenstev jim podobných. – *Mostecko-Litvínovsko* 4: 45–93.
- Marková Š. (2007): Vliv historie využívání lokality na dnešní lesní vegetaci na příkladu Dobříšska. – Ms. [Dipl. práce; depon. in: PFF UK, Praha]
- Martynenko V. B. (2009): *Sintaksonomija lesov Južnogo Urala kak teoretičeskaja osnova razvítija sistemy ih ohrany*. – Ms. [Disert. práce; depon. in: Laboratoř geobotaniky a ochrany vegetace Ústavu RAV Institutu biologie Ufimského vědeckého centra RAV, Ufa]
- Máthé I. & Kovács M. (1960): *Vegetationsstudien im Mátragebirge*. – *Acta Bot. Acad. Sci. Hung.* 6: 344–382.
- Menšík P. (2010): *Zhodnocení neolitického a eneolitického osídlení Českokrumlovska. Stručná charakteristika vývoje osídlení v jižních Čechách*. – *Acta Fak. Filoz. ZČU* 4/2010: 27–47.
- Merunková K., Preislerová Z. & Chytrý M. (2012): White Carpathian grasslands: can local ecological factors explain their extraordinary species richness? – *Preslia* 84: 311–325.
- Meusel H., Jäger E. J., Weinert E. et al. (1965–1992): *Vergleichende Chorologie der zentral-europäischen Flora I–III*. – Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Mitáček J. (2011): *Historie Hlucka v 10.–17. století. Od časů Velké Moravy po léta hrůz třicetileté války*. – In: Mitáček J. [ed.], *Hluk. Dějiny města*, p. 103–190, Městský úřad, Hluk.
- Moravec J. [ed.] (1995): *Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení*. 2. ed. – Severočes. Přír., suppl. 1995: 1–206.
- Moravec J., Husová M., Chytrý M. & Neuhäuslová Z. (2000): *Přehled vegetace České republiky. Svazek 2. Hygrofilní, mezofilní a xerofilní opadavé lesy*. – Academia, Praha.

- Nimis P. L., Malyshev L. I. & Bolognini G. (1994): A phytogeographic analysis of birch woodlands in the southern part of West Siberia. – *Vegetatio* 113: 25–39.
- Novák J. & Sádlo J. (2005): Co způsobuje přítomnost nelesních druhů v borech na křídových podkladech? – *Severočes. Přír.* 36–37: 1–10.
- Novák J., Trotsiuk V., Sýkora O., Svoboda M. & Chytrý M. (2014): Ecology of *Tilia sibirica* in a continental hemiboreal forest, southern Siberia: An analogue of a glacial refugium of broad-leaved temperate trees? – *The Holocene* 24: 908–918.
- Pajer J. (2013): Čtení o Hornácku: Dějiny, národopis, umění. – Etnos, Strážnice.
- Podhorný J. & Komárek J. (2006): Ohrožené rostliny střední Moravy. – ČSOP Hořepek, Prostějov.
- Podpěra J. (1930): Vergleichende Studien über das *Stipetum stenophyllae*. – *Veröff. Geobot. Inst. Rübél* 6: 1–20.
- Pokorný P. (2011): Neklidné časy. Kapitoly ze společných dějin přírody a lidí. – Dokořán, Praha.
- Pokorný P., Chytrý M., Juříčková L., Sádlo J., Novák J. & Ložek V. (2015a): Mid-Holocene bottleneck for central European dry grasslands: Did steppe survive the forest optimum in northern Bohemia, Czech Republic? – *The Holocene* 25: 716–726.
- Pokorný P., Sádlo J., Chytrý M., Juříčková L., Novák J. & Ložek V. (2015b): Nelesní vegetace české nížiny: reliktní původ a kulturní transformace. – *Zprávy Čes. Bot. Společ.* 50: 181–200.
- Poschold P., Baumann A. & Karlík P. (2009): Origin and development of grasslands in central Europe. – In: Veen P., Jefferson R., De Smidt J. & Van der Straaten J. [eds], *Grasslands in Europe of high nature value*, p. 15–25, KNNV Publishing, Zeist.
- Pouličková A., Hájek M. & Rybníček K. [eds] (2005): Ecology and palaeoecology of spring fens of the West Carpathians. – Palacký University Press, Olomouc.
- Pyšek P., Danihelka J., Sádlo J., Chrtek J. Jr., Chytrý M., Jarošík V., Kaplan Z., Krahulec F., Moravcová L., Pergl J., Štajerová K. & Tichý L. (2012): Catalogue of alien plants of the Czech Republic: checklist update, taxonomic diversity and invasion patterns. – *Preslia* 84: 155–255.
- R Development Core Team (2008): R: A Language and Environment for Statistical Computing. – Vienna, Austria.
- Roberts N. (2002): The Holocene. An environmental history. Ed. 2. – Blackwell Publishers, Oxford.
- Roleček J. (2007): Vegetace subkontinentálních doubrav ve střední a východní Evropě. – Ms. [Disert. práce; depon. in: PřF MU, Brno.]
- Roleček J., Čornej I. I. & Tokarjuk A. A. (2014): Understanding the extreme species richness of semi-dry grasslands in east-central Europe: a comparative approach. – *Preslia* 86: 13–34.
- Roleček J. & Losík J. (2012): Lesostep Jižního Uralu. – *Živa* 60: 233–237.
- Rozbrojová Z., Hájek M. & Hájek O. (2010): Vegetation diversity of mesic meadows and pastures in the West Carpathians. – *Preslia* 82: 307–332.
- Rybníček K. (1966): Glacial relics in the bryoflora of the highlands Českomoravská vrchovina (Bohemian-Moravian Highlands); their habitat and cenotaxonomic value. – *Folia Geobot. Phytotax.* 1: 101–119.
- Řepka R. (2009): Druhová diverzita vyšších rostlin versus lesnický management v evropsky významné lokalitě (EVL) Hodonínská Doubrava. – *Zprávy Čes. Bot. Společ., Mater.* 24: 111–120.
- Řezáč M. & Špryňar P. (1999): Ohrožené pražské mokřady 4. Soutok Blatovského a Běchovického potoka. – *Muz. Součas., ser. natur.*, 13: 11–24.
- Sádlo J. (1996): Náčrt vegetace CHKO Kokořínsko. – *Příroda* 7:143–167.
- Sádlo J. (1998): *Dryopteris cristata* v rašelinných rákosinách na Jestřebsku. – *Muz. Součas., ser. natur.*, 12: 19–24.
- Sádlo J. (2000): Původ travinné vegetace slatin v Čechách: sukcese kontra cenogeneze. – *Preslia* 72: 495–506.

- Sádlo J. & Bufková I. (2002): Vegetace Vltavského luhu na Šumavě a problém reliktních praluk. – *Preslia* 74: 37–83.
- Sádlo J., Husáková J., Větvíčka V. & Husová M. (1991): Posouzení problematiky ekologických škod způsobených sovětskou armádou ve VVP Libavá, zvláště pak na chráněných částech přírody, z hlediska botaniky. – Ms. [Závěreč. zpráva; depon. in: AOPK ČR, Olomouc]
- 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.
- Sillinger P. (1929): Bílé Karpaty. Nástin geobotanických poměrů se zvláštním zřetelem ke společenstvům rostlinným. – *Rozpr. Král. Čes. Společ. Nauk, ser. math.-nat.*, 8/3: 1–73.
- Skalický V. (1985): Floristický kurs Příbram 5.–13. 7. 1985. Informační materiály k území pro účastníky kursu. – Ms., Praha.
- Staněk S., Jongepierová I. & Jongepier J. W. (1996). Historická květena Bílých Karpat. – *Sborn. Přírod. Klubu Uherské Hradiště, suppl.* 1: 1–198.
- Studnička M. (1980): Vegetace bílých stráží Českého středohoří a dolního Poohří. – *Preslia* 52: 155–176.
- Szabó P. (2010): The end of common uses and traditional management in Central European woods. – *Landsch. Archaeol. Ecol.* 8: 182–184.
- Šamonil P. & Vrška T. (2007): Trends and cyclical changes in natural fir-beech forests at the north-western edge of the Carpathians. – *Folia Geobot.* 42: 337–361.
- Šimr J. (1927): Fenologická pozorování na lukách Březiny v r. 1926. – *Preslia* 5: 141–146.
- Šimr J. (1929): Fenologická pozorování na orchideové louce hradišťanské r. 1927. – *Preslia* 7: 78–85.
- Šimr J. (1939): Hradišťanská louka – lobkowiczská přírodní rezervace. – *Krása Našeho Domova* 31: 61–63.
- Šmarda F. (1961): Rostlinná společenstva území přesypových písků lesa Doubravy u Hodonína. – *Práce Brněn. Zákł. Českoslov. Akad. Věd* 413: 1–56.
- Šumberová K., Horáková V. & Lososová Z. (2005): Vegetation dynamics on exposed pond bottoms in the Českobudějovická basin (Czech Republic). – *Phytocoenologia* 35: 421–448.
- Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. – *J. Veg. Sci.* 13: 451–453.
- Tichý L. & Chytrý M. (2006): Statistical determination of diagnostic species for site groups of unequal size. – *J. Veg. Sci.* 17: 809–818.
- Thusták V. (1975): Syntaxonomický přehled travinných společenstev Bílých Karpat. – *Preslia* 47: 129–154.
- Toman M. (1988): Beiträge zum xerothermen Vegetationskomplex Böhmens. I.–IV. – *Feddes Repert.* 99: 33–80, 205–235, 339–376, 565–602.
- Válka J. (1991): Dějiny Moravy I. Středověká Morava. – *Muzejní a vlastivědná společnost v Brně, Brno.*
- Vesecký A. [ed.] (1961): Podnebí Československé socialistické republiky. *Tabulky.* – Hydrometeorologický ústav, Praha.
- Vicherek J. [ed.] (2000): Flóra a vegetace na soutoku Moravy a Dyje. – Masarykova univerzita, Brno.
- Vicherek J. & Unar J. (1971): Fytcenologická charakteristika stepní vegetace jižní Moravy. – Ms. [Závěreč. zpráva; depon. in: Botanický ústav AV ČR, Průhonice]
- Von Holle B., Delcourt H. R. & Simberloff D. (2003). The importance of biological inertia in plant community resistance to invasion. – *J. Veg. Sci.* 14: 425–432.
- Wetschnig W. (1983): Zur Karyologie von *Dactylis glomerata* L. (Poaceae) am Südost-Rand der Alpen. – *Phyton* 23: 271–305.
- Wilson J. B., Peet R. K., Dengler J. & Pärtel M. (2012): Plant species richness: the world records. – *J. Veg. Sci.* 23: 796–802.
- Zlatník A. (1928): Lesy a skalní stepi v Milešovském středohoří. – *Lesn. Pr.* 7: 65–80, 151–160 & 209–228.
- www1: Zelený & Tichý: Species response curves in JUICE. – <http://www.sci.muni.cz/botany/zeleny/hof.php>