

2. Extrémní druhová bohatost

2.1. STAV A DYNAMIKA

Výsledky našich terénních bádání a dalších studií publikovaných v posledním desetiletí potvrzují, že lesostepní louky asociace *Brachypodio-Molinietum* a některé podobné vysokobylinné porosty svazu *Geranion sanguinei* jsou druhově nejbohatší známou vegetací na ploše 10–16 m² na světě [20, 112, 276–278, 377]. Jde přitom o prostorové měřítko odpovídající velikosti obvyk-

lého vegetačního snímku na lučních a stepních stanovištích [108], pro které je k dispozici velké množství vegetačních dat z různých částí naší planety [20]. Srovnání maximálních počtů druhů cévnatých rostlin v různých částech perikarpat-ské oblasti ukazuje (tab. 2.1), že zatímco mimořádně vysoké hodnoty (přes 80 druhů na 16 m²) jsou v této vegetaci dosahovány na řadě míst, tři



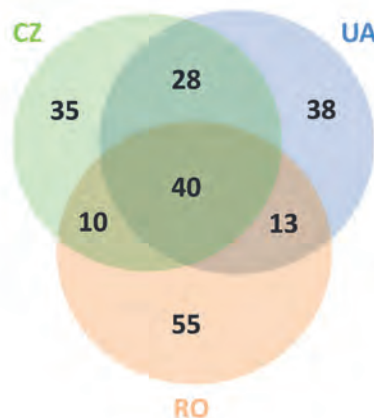
Obr. 2.1. V květnatých lučních porostech se na zlomku čtverečního metru setkávají a vzájemně interagují desítky druhů cévnatých rostlin. Na karpatských lesostepních loukách a v některých podobných společenstvech ale druhů rychle přibývá, i když sledovanou plochu zvětšujeme až na rozlohu desítek metrů čtverečních. Foto P. Hájková.

Tabulka 2.1. Maximální počty druhů cévnatých rostlin zaznamenané na karpatských lesostepních loukách a v jim blízkých vysokobylinných porostech v jednotlivých oblastech výskytu.

Maximální počet druhů	Plocha [m ²]	Oblast	Lokalita	Země
119	16	Prutsko-siretské meziříčí	Dzjurkač	UA
118	10,9	Transylvánská pánev	Klužské louky	RO
113	16	Bílé Karpaty	NPR Porážky	CZ
98	16	Nízké Tatry	Ružomerské lúky	SK
94	16	Mátra	Tugár-rét	HU
93	16	Západní Podolí	Kasova hora	UA
91	16	Zemplínské vrchy	Gyertyán-kúti-rét	HU
88	16	Aggtelecký kras	mezi obcemi Jósfaő a Silica	HU
88	16	Moldavská plošina	Grănicești	RO
84	10	Biele Karpaty	Nová Bošáca	SK
82	16	Pokutsko-besarabská vysočina	Čortovec-Zalomy	UA
82	16	Předpolí Obloukových Karpat	Pâclele Mici	RO
79	16	Slovenský kras	Batova lúka	SK
79	16	Kotlina Ciuc	Ciba u Miercurea Ciuc	RO
78	16	Bükk	Nagy-mező	HU
74	16	Štiavnické vrchy	Sitno, Tatárska lúka	SK
71	16	Kyjovská pahorkatina	PP Špidlárky	CZ
58	16	Budínské vrchy	Normafa	HU

oblasti jsou výjimečné: jejich maxima výrazně přesahují 100 druhů na 16 m². Jsou to Prutsko-siretské meziříčí na západní Ukrajině (lokalita Dzjurkač), severozápadní část Transylvánské pánve v okolí Kluže (Klužské louky) a jihozápadní část Bílých Karpat (větší počet lokalit) [85].

Poznatek, že mimořádné počty druhů nejsou svázány s jednou lokalitou, ale opakují se v širokém geografickém prostoru Karpat a přilehlých oblastí, může být významný pro porozumění zkoumanému fenoménu a posouzení hypotéz předložených k jeho vysvětlení (kap. 2.2). Současně víme, že extrémní bohatost se omezuje víceméně na jediný vegetační typ, široce chápanou asociaci *Brachypodio-Molinietum*. Míru podobnosti vegetačních snímků s největším počtem druhů ve třech nejbohatších územích ilustruje



Obr. 2.2. Vennův diagram ilustrující počty druhů cévnatých rostlin sdílených mezi nejbohatším snímkem z Bílých Karpat (CZ), Prutsko-siretského meziříčí (UA) a Transylvánie (RO). Všechny tři snímky sdílejí 40 druhů, což je větší počet, než se nachází v průměrném snímku mírně suchého trávníku ve střední a východní Evropě.



Obr. 2.3. Porost se světovým maximem počtu druhů cévnatých rostlin na ploše 16 m² (119 druhů) se nachází na lokalitě Džurkač na západní Ukrajině. Má květnatý charakter a pronikají do něj některé vlhkomilné druhy z přilehlé sníženiny. Polohu trvalé plochy, ukotvené pomocí kovových značek pod povrchem, označuje klacek v levé části snímku. Foto J. Roleček.

Vennův diagram (obr. 2.2). Při jeho hodnocení je třeba vzít v potaz, že průměrná geografická vzdálenost mezi těmito územími je téměř 450 km.

Dále víme, že ve všech třech územích s nejvyšší zaznamenanou druhovou bohatostí existuje větší počet porostů s podobnými počty druhů. Na ukrajinské lokalitě Džurkač jsme sice zaznamenali přes 100 druhů na 16 m² jen ve dvou snímcích vzdálených asi 10 m, ale na Klužských loukách v Transylvánii už ve třech snímcích vzdálených až 2,3 km a v Bílých Karpatech ve větším počtu snímků na lokalitách Čertoryje, Jazevčí, Porážky a Dolnoněmčanské louky, vzdálených až 16 km [85, 277].

Tabulka 2.2. Změny počtu druhů cévnatých rostlin na trvalých plochách založených v porostech karpatských lesostepních luk s maximální druhovou bohatostí.

Lokalita	Porážky (CZ)	Džurkač (UA)	Klužské louky (RO)
Plocha [m ²]	16	16	10,9
Rok založení	2014	2015	2018
Rok opakování	2018	2018	2021
Počet druhů při založení	109	111	106
Počet druhů při opakování	113	119	118



Obr. 2.4. Zdánlivě fádňi porost na Klužských loukách (Fânașele Clujului-Valea lui Craiu) je ve skutečnosti místem se světovým maximem počtu druhů cévnatých rostlin na 10 m² (116 druhů, další tři druhy byly zaznamenány na o něco větší ploše 3,3 × 3,3 m). Většina bylin je ale okousána pasoucími se ovci, takže na první pohled převažují trávy a trsy jedovatého hlaváčku jarního. Pro přesnou představu o druhové bohatosti je nutné se do porostu „ponořit“ a využít určovací znaky na zbývajících částech rostlin. Foto J. Roleček.

Díky trvalým plochám máme první poznatky také o dynamice extrémní druhové bohatosti [85] (tab. 2.2). Je zjevné, že v měřítku několika málo let je extrémní počet druhů stálým rysem porostů. Na všech třech sledovaných lokalitách byl dokonce zaznamenán jeho nárůst, což je poněkud překvapivé zjištění, které může mít různé příčiny. Především může jít do jisté míry o vzorkovací chybu danou skutečností, že autorské kolektivy nebyly ve srovnávaných letech totožné (byť alespoň jeden autor byl přítomen v obou letech) a že shodné nemuselo být ani snímkovací úsilí (byť jsme pracovali podle jednotné metodiky) [85]. Nicméně se ukázalo, že minimálně na Klužských loukách skutečně probíhají změny druhového složení v důsledku zintenzivnění



Obr. 2.5. Druhově nejbohatší luční porost v České republice (113 druhů na 16 m²) je známý z lokality Porážky v Bílých Karpatech. V popředí žlutě kvetoucí všivec statný, který u nás roste jenom tady. Foto P. Hájková.

pastvy ovci [277]. Tyto změny zahrnují přibývání ruderalních druhů, zřejmě kvůli narušování porostů a importu diaspor pasoucími se zvířaty, přičemž tyto zásahy mohou podporovat kolonizaci i dalších druhů. Naopak dříve usedlé druhy zde většinou stále přežívají, byť jim rostoucí pasetevní tlak nemusí vyhovovat a v případě jeho pokračování mohou začít z porostů mizet. Tato zjištění vycházejí z publikovaných údajů o druhovém složení zdejších porostů před zahájením našich výzkumů a o tradičním hospodaření na lokalitě, kterým bylo sečení [40, 320]. Nelze také vyloučit, že uchycování nových druhů je podporováno samotným snímkováním, při kterém dochází k mírnému narušování porostu výzkumníky [278]. Naše metodika nezahrnuje speciální postupy k jeho eliminaci.

Musíme připomenout, že podobné hodnoty maloškálové diverzity byly v 50.–60. letech 20. století zaznamenány na Střelecké stepi u Kurska ve Středoruské vysočině: až 86 druhů na 1 m² a 141 druhů na 100 m² [74, 270, 384]. Jde o hodnoty



Obr. 2.6. Ilustrace pestrosti tvarů a barev rostlin karpatských lesostepních luk. Schematicky vyobrazeno je všech 113 druhů zaznamenaných na ploše 16 m² na lokalitě Porážky v Bílých Karpatech. Kresba J. Roleček.

poněkud vyšší než maxima zjištěná na těchto velikostech plochy na karpatských lesostepních loukách (82, respektive 133 druhů) [112]. Na druhou stranu počty druhů uváděné z ploch o velikosti 10–16 m² z okolí Kurska jsou nižší než maxima zaznamenaná v perikarpatských porostech, zčásti snad v důsledku méně intenzivního sběru dat na těchto velikostech plochy. Pokud srovnáme maximální počty druhů zjištěné v obou územích a předpokládáme mocninovou závislost počtu druhů na velikosti plochy [41, 190] (Box 13), vycházejí tyto hodnoty jako srovnatelné. Stojí přitom za pozornost, že maximální počty druhů byly v perikarpatské a středoruské oblasti zaznamenány v podobné vegetaci (kap. 1.4), která

sdílí nejen řadu druhů, ale je také dlouhodobě podobně obhospodařována (Střelecká step byla nejpozději od 17. století využívána převážně jako louka pro produkci sena) [300]. Novější výzkumy potvrzují extrémní druhovou bohatost středoruských lesostepních luk, avšak tak vysoké hodnoty jako v minulosti tady zaznamenány nebyly [384]. Plnohodnotné srovnání bude možné, až budou pro obě území k dispozici data sebraná jednotnou metodikou.

BOX 13. Počet druhů a velikost plochy

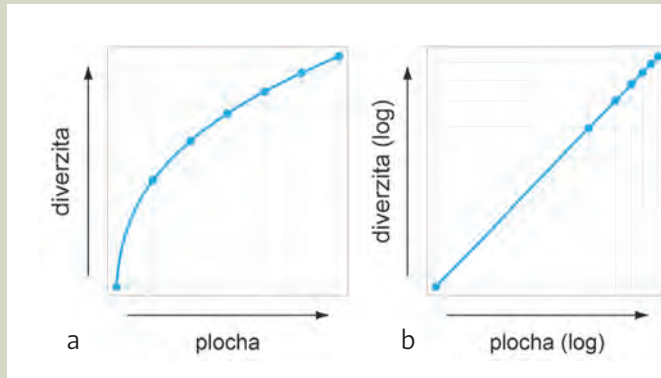
V ekologické literatuře často nacházíme údaje o počtech druhů zaznamenaných v určitém společenstvu, biotopu nebo ekosystému. Z nich je například možné odvozovat, který biotop je druhově bohatší než jiný, a proto si třeba zaslouží větší ochranu. V této knize se široce věnujeme faktu, že **karpatské lesostepní louky jsou druhově nejbohatší známé společenstvo na světě**. Přitom každý ví, že druhově nejbohatší jsou tropické nebo mediteránní oblasti a střeoevropská biodiverzita je oproti nim jen zlomková. Jak to tedy je? Neděláme z komára velblouda?

Klíč k vysvětlení spočívá ve skutečnosti, že údaje o počtu druhů nemají význam, pokud není udána velikost plochy, na které byly zaznamenány. Pro posouzení, jestli je druhová bohatost rostlinného společenstva malá nebo velká, je pochopitelně zásadní, jestli jsme těch 100 druhů našli na ploše několika metrů čtverečních, v několikahektarovém lučním porostu, nebo na lokalitě o několika kilometrech čtverečních. Například na celém Islandu roste 483 planých druhů cévnatých rostlin, některé bělokarpatské luční rezervace jich mají podobně a skoro čtvrtinu z nich najdeme ve vegetačním snímku jen o trochu větším než pikniková deka. To je měřítko, které nás tady zajímá a ve kterém karpatské lesostepní louky vynikají. V ekologii tuto lokální diverzitu označujeme jako **alfa diverzitu** (větších území se týkají beta a gama diverzita). Velikosti ploch užívané při studiu alfa diverzity zohledňují i velikost rostlin převažujících v daném biotopu – čím jsou převládající rostliny větší (mechy, drobné jednoletky, vytrvalé byliny, keře nebo statné stromy), tím větší plocha se při výzkumu standardně používá.

Závislost počtu druhů na ploše je zákonitá. Matematicky vzato, na nulové ploše neroste nic a na malou plochu se kvůli omezenému prostoru a zdrojům vejde jen několik jedinců (a tedy i druhů). Co je malá plocha, přitom opět záleží na velikosti rostliny – pro mechy může být třeba už jeden metr čtvereční dostatečný prostor s velkou diverzitou, zatímco strom se tam vejde sotva jeden. Když plochu zvětšujeme, počet druhů narůstá podle toho, jak velký je druhový fond (box 9), jak velké druhy obsahuje a také jak roste rozmanitost podmínek. Mohou se objevit specifická mikrostanoviště jako místa s mělkou půdou, mraveniště, krtinec nebo rozkládající se exkrement. Na velkých plochách se už ale mikrostanoviště opakují a přibývání druhů pak souvisí zejména s geografickými zákonitostmi a šířením jedinců: čím dál jsou dvě místa od sebe, tím odlišnější budou společenstva druhů, která se na nich vyskytují, a to i když se přírodní podmínky nemění. Pokud do grafu vyneseme velikost plochy (osa x) a počet druhů (osa y), tedy zobrazíme **závislost počtu druhů na velikosti plochy** (*species-area relationship, SAR*), vidíme, že křivka se s přibývajícím velikostí plochy rychle zplošťuje (obr. B13a). Závislost je mocninná a lze ji popsat matematickou funkcí, pomocí které můžeme v určitém území a vegetačním typu přibližně srovnávat počty druhů na různě velkých plochách. V odborných publikacích se tento vztah obvykle zobrazuje na logaritmické škále a výsledná křivka pak má nejčastěji lineární průběh (obr. B13b).

Teoreticky očekávaný přímo úměrný vztah mezi počtem druhů a velikostí plochy však nemusí nastat vždy, neboť s rostoucí plochou se vyčerpává potenciál druhového fondu. Hovoříme

o **nasycení (saturaci) společenstva**, které se projevuje postupným zplošťováním křivky. Faktory velkého prostorového měřítka (např. různé biogeografické zákonitosti) však křivku zase vyrovnávají, takže konkrétní průběh se liší region od regionu a společenstvo od společenstva. Když potom do takového grafu vyneseme celosvětová maxima počtu druhů na jednotlivých velikostech plochy napříč společenstvy, saturaci nepozorujeme, křivka zůstává v logaritmickém prostoru lineární.



Obr. B13. Vztah mezi počtem druhů rostlinného společenstva (diverzitou) a velikostí plochy má v lineárním prostoru (a) obvykle tvar rychle se zplošťující křivky, zatímco v logaritmickém prostoru (b) je víceméně lineární.

2.2. PŘEHLED NÁZORŮ NA PŘÍČINY EXTRÉMNÍ DRUHOVÉ BOHATOSTI

Pokud se máme uceleně vyjádřit k možným příčinám mimořádné diverzity karpatských lesostepních luk na malé škále, je na místě shrnout dosud předložené hypotézy. Na nejobecnější úrovni byly navrženy desítky mechanismů umožňujících koexistenci druhů a tím zvyšujících lokální druhovou bohatost [105, 242, 347, 375]. Pokud se týká konkrétně karpatských lesostepních luk, větší počet faktorů navrhli J. Kubíková a T. Kučera [173]. Uvádějí zejména • i) geografickou polohu na pomezí významných květenných oblastí a velkou výškovou členitost, způsobující prolínání teplomilných a podhorských druhů, • ii) velkou úživnost jílovitých půd, bránící vzniku gradientu živin od oligotrofních po eutrofní stanoviště, • iii) klima na pomezí

teplé a mírně teplé oblasti s velkými meziročními výkyvy v chodu srážek, • iv) výskyt solitérních stromů, podporující zastoupení lesních druhů na loukách a bránící narušování půdy (sesuvy), • v) výskyt druhově bohatých světlých doubrav, které po odlesnění obohacovaly lesostepní porosty o druhy světlých lesů, • vi) neextrémní, průměrné půdní vlastnosti, umožňující realizovat fyziologickou amplitudu velkému množství druhů, • vii) extenzivní hospodaření zahrnující pravidelné kosení s jen občasným přepásáním, • viii) bohatou generativní reprodukci díky meziroční variabilitě časování kosení v závislosti na chodu počasí.

Později L. Klimeš vyzdvihl • i) středně intenzivní narušování, • ii) porušení většího množství

podmínek nutných k udržování rovnovážného stavu druhových populací, například prostřednictvím kosení a letních přísušků, které potlačují zvláště dominanty a umožňují tak jejich koexistenci s ostatními druhy, a • III) přítomnost roztroušených stromů, zejména dubů, které s bylinami soutěží o limitující zdroje, pomalu se rozkládajícím opadem omezují rozvoj vegetace a podporují výskyt lesních druhů [152].

Náš tým následně navrhnul, že extrémní druhovou bohatost asociace *Brachypodio-Molinietum* je možné alespoň částečně přičíst dlouhé historii a kontinuitě těchto travních porostů udržovaných lidskou činností (pastva, kosení a vypalování) [90]. Tuto linii úvah jsme následně rozvinuli [276] a navrhli jsme koncepční model druhové bohatosti karpatských lesostepních luk, kombinující především • I) velký společný druhový fond zděděný z druhově bohatých staroholocenních nelesních společenstev, který je výsledkem dlouhodobých disturbancí (BOX 14) spojených s prehistorickými lidskými aktivitami, • II) členitý mikoreliéf nejbohatších lokalit, podmiňující jemnozrnnou mozaiku vlhkých, mezických a suchých stanovišť, a • III) mechanismy vyrovnávající šance koexistujících druhů, jako jsou kolísání vlhkosti a/nebo pravidelné kosení bez hnojení.

Posléze tým vedený J. Denglerem navrhl pro druhově extrémně bohaté trávníky v Transylvánii • I) sníženou konkurenci díky nízkému přísunu živin a pravidelnému odstraňování biomasy kosením, • II) příznivé podmínky prostředí umožňující přežívání druhů suchých trávníků, luk, slatinišť, lesních lemů a lesů a • III) nahromadění velkého druhového fondu díky dlouhé historii travních porostů a bazickým půdám, které v Evropě obecně hostí bohatší flóru [40].

Ve stejné době K. Merunková s kolegy zdůraznili jedinečnou kombinaci • I) regionálních faktorů (dlouhá historie travních porostů, velká rozloha jednotlivých lučních ploch a jejich existence v krajinné mozaice s lesy, křovinami a malými

mokřady), • II) lokálních abiotických faktorů (pH půdy, obsah živin v půdě, vlhkostní režim a z nich vyplývající produktivita travních porostů, které jsou vhodné pro mnoho druhů z regionálního druhového fondu) a • III) způsobu obhospodařování (nízké vstupy hnojiv a kosení jednou ročně na konci jara nebo v létě) [211].

Kolektiv vedený D. Michalcovou na základě vlastních analytických výsledků argumentoval, že velká lokální druhová bohatost v Bílých Karpatech není důsledkem většího druhového fondu travních porostů než ve srovnávaných jihomoravských regionech (Pálava, Podyjí, soutok Moravy a Dyje), ale je dána lokální koexistencí mnoha trávníkových druhů [213]. Z toho plyne, že společenstva bělokarpatských luk se vyznačují velkou koncentrací druhů na jednom místě (velkou alfa diverzitou), ale malou variabilitou ve větším prostoru (nízkou beta diverzitou). Tento jev autoři částečně přičetli • I) velké rozloze místních travních porostů, omezující náhodné vymírání druhů, • II) vzájemné podobnosti půd v celé krajině, umožňující výskyt stejných druhů na mnoha místech, a • III) velké rozmanitosti vegetačního krytu, podporující vzájemné potkávání druhů s různými stanovištními nároky.

Brzy nato M. Chytrý s širokým týmem spoluautorů v syntetické studii srovnávající množství údajů o druhové bohatosti na různých škálách z České republiky a Slovenska zjistili, že zatímco maximální hodnoty na plochách menších než 0,5 m² pocházejí z různých oblastí a pravděpodobně závisí především na místním obhospodařování travních porostů, na plochách větších než 0,5 m² pocházejí pouze ze dvou oblastí, z nichž jednou jsou Bílé Karpaty [112]. Tento výsledek interpretovali jako podporu významu regionálně specifických krajinných procesů. S odkazem na výsledky studie vedené D. Michalcovou však zpochybnili význam velikosti druhového fondu a navrhli, že důležitější mohou být procesy spojené s minulým a současným šířením semen v krajinném měřítku [213].

Náš tým poté ve studii z oblasti Žitkové ve střední části Bílých Karpat, kde jsou louky poněkud chudší než na jihozápadě pohorí (ale stále spadají do definice druhově extrémně bohatých luk), zdůraznil roli velkého fondu druhů adaptovaných na půdy s nedostatkem fosforu [83]. Poukázali jsme na to, že sousední travní porosty na půdách obohacených fosforem vykazují mnohem nižší diverzitu rostlin na malé prostorové škále.

V nedávné studii zahrnující všechny hlavní typy stepí v ukrajinském Západním Podolí jsme pak ukázali, že druhová bohatost má v tomto území unimodální vztah k produktivitě [282]. Ta dosahuje vrcholu v asociaci *Brachypodio-Molinietum* (kolem 350 g sušiny na metr čtvereční)

na mezických stanovištích, v místech s velkou vyrovnaností druhových abundancí a relativně vyrovnaným zastoupením druhů s různými nároky na vlhkost (převažují druhy mírně suchých stanovišť). Gradient vlhkosti a dostupnosti živin řízený reliéfem jsme identifikovali jako hlavní faktor ovlivňující druhové složení.

Nejnověji Z. Fajmonová se spoluautory z našeho týmu na základě terénních měření vlhkosti v Bílých Karpatech zpochybnili význam sezónních výkyvů vlhkosti a zdůraznili vysokou průměrnou vlhkost půdy [63]. Jejich výsledky rovněž ukazují, že druhové složení travních porostů má významný vztah k historii osídlení území člověkem, nicméně vzdálenost od pravěkých sídlišť nemá významný vliv na druhovou bohatost.

BOX 14. Žít a nechat žít?

Ekologická definice říká, že **disturbance**, narušení, je náhlá změna struktury ekosystému, často spojená se smrtí živých organismů, odstraněním jejich biomasy, narušením půdy nebo změnou dostupnosti zdrojů. V přírodních podmínkách mohou být zdrojem disturbancí vichřice, požáry, záplavy nebo činnost zvířat (hmyzí a hlodavčí kalamity), ale i běžnější události, jakými jsou pád starého stromu, rytí prasat, pastva, okus nebo třeba zasypání povrchu půdy krtincem. Dnes je disturbance jedním z nejskloňovanějších výrazů v ekologii a ochraně přírody, a to nejen v teorii, ale i každodenní praxi.

Maloplošné disturbance výrazně nemění strukturu ani fungování ekosystému a patří k jeho běžné dynamice. V lesích sem patří **dynamika porostních mezer** (*gap dynamics*), kterou běžně pozorujeme i v člověkem málo ovlivněných pralesovitých porostech. Pokud se otevře stromový zápoj a obnaží se půda po pádu stromového mohykána, podpoří se klíčení semen a odrůstání semenáčů, jež se uvolní z konkurence nadrostu o světlo, vodu a živiny (BOX 15) a zároveň nemusejí tolik bojovat s nahromaděným opadem (listů stromů, suché zbytky trav a bylin). Větší narušení způsobí, že se sukcesní vývoj vegetace (BOX 7) vrátí zpět, v lesích obvykle ke stadiu holiny rychle zarůstající dobře se šířícími **pionýrskými dřevinami** (zejména bříza, osika a jívka).

Pokud je **interval návratu** intenzivních a velkoplošných disturbancí (požáry, pastva, v travnatých ekosystémech i sečení) dostatečně krátký, mohou tyto dlouhodobě udržovat vegetaci v nerovnovážném stavu. A je-li ekosystém takovému **režimu disturbancí** evolučně přizpůsobený,