

Vegetace sekundárních lesů a křovin Doupovských hor

Vegetation of secondary forests and shrubs in the Doupovské hory hills

Jaroslav Vojta & Martin Kopecký

Katedra botaniky PŘF UK, Benátská 2, 128 01 Praha 2; e-mail: jarvojta@natur.cuni.cz, m-kopecky@centrum.cz

Abstract

Secondary forests and scrub were studied in a large military area in western Bohemia. Phytosociological relevés (n=237) were recorded in formerly cultivated parcels and abandoned villages. The relevés were classified using Twinspan. The classification resulted in six ecologically interpretable vegetation types. The vegetation was best differentiated along the moisture and nutrient gradients, but also with respect to former land-use. Further, the secondary woody vegetation was compared with ancient forests (based on 157 phytosociological relevés) using canonical correspondence analysis. The vegetation in sites of former meadows and abandoned villages was similar to alluvial forests, due to the presence of many nitrophilous and hydrophilous species; that on former arable land and pastures was more similar to beech and oak-hornbeam forests, as it contained some forest species with a high dispersal ability.

Key words: abandoned landscape, ancient forests, historical land-use, secondary forests, secondary succession, shrubs, vegetation classification

Nomenklatura: Kubát et al. (2002), nomenklatura syntaxonů podle Moravec et al. (1995)

Úvod

V posledních desetiletích je v rozvinutých zemích obvyklým jevem opouštění zemědělské půdy (srv. například Peterken 1993, Lipský 1994). Zánik polí a luk a přirozené procesy na opuštěných plochách probíhající (tedy zejména sekundární sukcese) bývají vnímány většínou jednoznačně negativně a na udržení bezlesí jsou vynakládány často nemalé prostředky, nebo se stáváme svědky druhého extrému – intenzivního umělého zalesňování. Sekundární sukcesí vzniklé porosty přitom mohou představovat velmi pozitivní prvek v krajině z hlediska biodiverzity (na křoviny je vázána řada druhů z různých taxonomických skupin) i z hlediska dalších ekologických funkcí (ochrana proti povodním, erozi půdy atd.). Křovinatá krajina může být také vysoce esteticky hodnotná a ekonomicky využitelná (extenzivní pasiva, lov zvěře, turistika) při zachování jejího přirozeného charakteru a vysokých ekologic-

kých hodnot. Využití přirozených procesů tedy může představovat velmi atraktivní a levnou alternativu k současným přístupům v managementu krajiny.

Porosty vzniklé na dříve obhospodařované půdě jsou označovány jako sekundární lesy a výrazně se odlišují od vegetace lesů s historicky kontinuálním vývojem (dále jen kontinuálních lesů). Odlišnosti jsou jak ve druhovém složení a struktuře porostů, tak i v dalších charakteristikách (Peterken & Game 1984, Koerner et al 1997, Grae et al. 2003). Příčinou těchto odlišností jsou zejména odlišné vlastnosti prostředí ovlivněného předešlou lidskou činností a omezená doba pro kolonizaci lesními druhy (Brunet & von Oheimb 1998, Verheyen et al. 2003, Honnay et al. 1999).

Vegetace nově vzniklých lesů vykazuje diferenciaci podle ekologických gradientů podobně jako vegetace kontinuálních lesů, dá se dokonce předpokládat, že jejich vegetace bude pestřejší, protože se zde k přirozeným gradientům přidávají gradienty způsobené činností člověka (historické hospodaření) a k variabilitě přispívají také další, relativně významnější faktory než u lesní vegetace s historicky kontinuálním vývojem (tj. dostupnost diaspor, charakter počátečního porostu apod.).

Velká většina prací, které se problematikou vegetace sekundárních lesů zabývaly, však studovala porosty uměle založené. Je otázkou, zda se poznatky získané studiem těchto porostů dají zobecnit i pro porosty přirozeně vzniklé sekundární sukcesí. Oblast Doupovských hor představuje v tomto směru unikátní model, neboť zde v důsledku vzniku vojenského prostoru došlo k opuštění rozsáhlých, dříve zemědělsky využívaných ploch. Na velké části těchto ploch už přes 50 let probíhá téměř ničím nenarušovaná sekundární sukcese.

Naším cílem v této práci je rozlišit základní typy vegetace sekundárních lesů a křovin Doupovských hor a dát tyto typy vegetace do souvislosti s historickým zemědělským hospodařením na místech těchto relativně mladých porostů. Dále porovnáваме vegetaci sekundárních lesů a křovin s vegetací kontinuálních lesů v dané oblasti. Možné příčiny odlišností nastiňujeme pomocí analýzy vlastností těchto stanovišť.

Metodika

Ú z e m í

Doupovské hory jsou sopečné pohoří třetihorního stáří složené především z bazických vyvřelin čedičového typu. Z geologického hlediska jsou poměrně homogenní, jednotlivé typy hornin se však výrazně liší texturou a způsobem zvětrávání (Babůrek 1998). Rozsah nadmořských výšek v území je od ca 270 m n. m. (údolí Ohře u Kadaně) až do 934 m n. m. (nejvyšší vrchol Hradiště). Západní část Doupovských hor spadá do oblasti mezofytika (fytogeografický okres Doupovské vrchy), východní část je zahrnována do termofytika, fytogeografický okres Doupovská pahorkatina (Skalický 1988). V Doupovských horách vznikl v roce 1953 vojenský výcvikový prostor Hradiště. Značná část území je od té doby nepřístupná a probíhá zde spontánní sukcese na rozsáhlých plochách.

Sběr dat

V práci byly spojeny tři různé datové soubory:

1. Snímky křovin a sekundárních lesů M. Kopeckého z let 2004 a 2005 ze západní části Doupovských hor. Snímky byly vybírány kombinací pravidelného, stratifikovaného a náhodného sběru dat. Základem byla síť čtverců 500×500 m vymezená v předem vybraných oblastech. V každém čtverci byla náhodně vybrána 3 místa pro snímkování tak, aby každý čtverec obsahoval snímek z jedné bývalé louky, z jedné pastviny a z jednoho pole. Zdrojem informací o historickém hospodaření byla Státní mapa odvozená 1:5000 (SMO) z roku 1952. Současný krajinný pokryv byl zjištěn z ortofotomapy (1999). Výběr ploch proběhl v prostředí GIS (ArcView 9.0), dohledání ploch v terénu pomocí GPS. Velikost všech snímků je 100 m^2 . Celkový počet takto získaných snímků je 158.

2. Snímky ze zaniklých vesnic z let 1998–2000, zčásti zahrnuté v diplomové práci J. Vojty (1999). Soubor obsahuje snímky vegetace 8 zaniklých vesnic v západní a severozápadní části Doupovských hor. Snímky byly sbírány tak, aby v každé vesnici zahrnovaly všechny porosty dřevin větší než 100 m^2 kromě porostů přímo v ruinách domů. Plocha každého snímku je 100 m^2 a celkový počet snímků je 79.

3. Referenční soubor snímků kontinuální lesní vegetace obsahující snímky J. Moravce (Moravec 1974, 1977, 1979) a dosud nepublikované snímky J. Vojty z období 1996–2004. Jedná se o snímky převážně ze západní poloviny Doupovských hor sbírané nenáhodně, velikost snímků není standardizována. Stáří lesní vegetace je nejméně ca 220 let (ověřeno podle map I. vojenského mapování (viz <http://oldmaps.geolab.cz>). Celkový počet snímků je 125.

Zpracování dat

K uložení dat byl využit databázový program Turboveg for Windows (Hennekens & Schaminée 2001). Dále byla data zpracována v programu Juice (Tichý 2002). Klasifikace snímků křovin a sekundárních lesů byla provedena programem Twinspan (Hill 1979) (nastavení: *pseudospecies cut levels*: 2, *values of cut levels*: 0, 25, *minimum group size*: 8, *maximum level of divisions*: 3). Pro potřeby dalších analýz byly 2 skupiny s extrémně malým počtem snímků (1 a 2) sloučeny, výsledkem bylo tedy 6 skupin snímků. Ve výsledné tabulce jsou zobrazeny druhy diferenciální pro jednotlivá dělení. Byly vybrány druhy, které mají ve skupinách patřících do clusteru vysokou frekvenci v porovnání s druhým clusterem na stejné hierarchické úrovni. Rozdílly ve frekvenci druhů mezi dvojicemi clusterů byly testovány Fisherovým exaktním testem a navíc byla spočítána fidelita (phi koeficient). Druhy, které nevyhovely předem daným kritériím (dosažená hladina významnosti 5 % a phi koeficient nejméně 20) byly vyloučeny.

Také snímky z kontinuálních lesních společenstev byly pro další potřeby klasifikovány programem Twinspan (použité parametry: *pseudospecies cut levels*: 2, *values of cut levels*: 0, 5, *minimum group size*: 3, *maximum level of division*: 3). Získané skupiny byly sloučeny tak, aby vytvořily ekologicky interpretovatelné homogenní skupiny.

Tab. 1. – Zjednodušená synoptická tabulka sekundárních lesů a křovin s relativními frekvencemi druhů. Tabulka zachovává pořadí snímků a hierarchii skupin podle výstupu programu Twinspan. Zvýrazněny jsou skupiny druhů prokazatelně diferencující snímky na jednotlivých úrovních dělení. Číslo v druhém sloupci znamená vegetační patro (1 – stromové, 4 – vyšší keřové, 5 – nižší keřové, 6 – bylinné, 7 – semenáčky).

Table 1. – Simplified synoptic table of secondary forest and shrubs vegetation; relative frequencies are shown. The order of relevés and hierarchical structure reflects the results of Twinspan analysis (Dif. 1–Dif. 3 division). Differential species are in bold. The vegetation layer (VL) is indicated: 1 – trees; 4 – tall shrubs; 5 – short shrubs; 6 – herbs; 7 – juveniles and seedlings.

Group ID	VL	SK1	SK2	SK3	SK4	SK5	SK6
No. of relevés		21	23	63	13	77	40
Dif. 1. dělení							
<i>Primula elatior</i>	6	43	57	37	15	23	10
<i>Sambucus nigra</i>	7	48	52	35	15	26	5
<i>Sambucus nigra</i>	4	33	13	38	.	8	2
<i>Elymus caninus</i>	6	33	57	33	8	21	22
<i>Aegopodium podagraria</i>	6	71	96	84	46	64	45
<i>Impatiens noli-tangere</i>	6	86	57	51	38	25	5
<i>Crataegus species</i>	4	14	26	54	62	88	98
<i>Moehringia trinervia</i>	6	24	22	46	69	69	72
<i>Veronica chamaedrys</i>	6	14	22	33	46	71	98
<i>Acer campestre</i>	7	24	4	21	77	58	62
<i>Fagus sylvatica</i>	7	5	.	3	77	43	52
<i>Brachypodium pinnatum</i>	6	.	.	6	62	55	75
<i>Rosa canina</i> agg.	5	29	.	11	54	36	62
<i>Primula veris</i>	6	.	9	13	46	38	38
<i>Prunus avium</i>	7	.	9	13	38	36	30
<i>Torilis japonica</i>	6	10	4	5	31	53	88
<i>Epilobium montanum</i>	6	29	9	16	31	47	72
<i>Fragaria vesca</i>	6	.	4	2	31	31	70
<i>Acer campestre</i>	4	.	.	5	8	25	30
<i>Rubus caesius</i>	6	.	9	6	8	18	30
<i>Tanacetum corymbosum</i>	6	.	4	5	38	21	22
<i>Mycelis muralis</i>	6	.	.	6	38	21	15
<i>Viola riviniana</i>	6	5	.	6	31	25	25

Tab. 1. – Pokračování.

Tab. 1. – Continued.

Dif. 2. dělení							
<i>Alnus glutinosa</i>	1	95	4	11	.	1	.
<i>Ranunculus repens</i>	6	76	4	22	.	32	38
<i>Filipendula ulmaria</i>	6	57	4	8	.	3	2
<i>Cirsium oleraceum</i>	6	52	9	13	.	17	2
<i>Chaerophyllum hirsutum</i>	6	48	.	2	.	.	.
<i>Dryopteris carthusiana</i>	6	43	.	5	8	12	25
<i>Impatiens parviflora</i>	6	38	4	13	46	43	22
<i>Cardamine amara</i>	6	38	.	2	.	.	.
<i>Veronica beccabunga</i>	6	38
<i>Caltha palustris</i>	6	38	.	2	.	1	.
<i>Geum rivale</i>	6	33	.	3	.	1	.
<i>Epilobium ciliatum</i>	6	33	.	2	.	.	.
<i>Stellaria alsine</i>	6	33	2
<i>Myosotis palustris</i> agg.	6	33	.	.	.	1	.
<i>Deschampsia cespitosa</i>	6	33	.	6	.	13	32
<i>Acer pseudoplatanus</i>	1	5	57	38	23	13	12
<i>Fraxinus excelsior</i>	1	.	87	71	23	32	12
<i>Bromus benekenii</i>	6	.	57	30	23	43	20
<i>Campanula trachelium</i>	6	.	39	37	31	27	32
<i>Corylus avellana</i>	4	5	.	10	77	35	15
<i>Viola reichenbachiana</i>	6	.	13	21	38	30	8
<i>Taraxacum</i> sect. <i>Ruderalia</i>	6	14	9	3	13	51	68
<i>Prunus spinosa</i>	7	.	.	3	23	35	60
<i>Clinopodium vulgare</i>	6	.	.	10	.	34	85
<i>Astragalus glycyphyllos</i>	6	.	.	2	23	30	62
<i>Hypericum perforatum</i>	6	.	.	.	15	14	60
<i>Viola hirta</i>	6	.	.	.	8	26	60
<i>Festuca rubra</i>	6	.	.	2	8	18	58
<i>Carex muricata</i> agg.	6	.	.	3	8	17	52

Tab. 1. – Pokračování.

Tab. 1. – Continued.

<i>Agrostis capillaris</i>	6	5	.	.	.	4	52
<i>Myosotis arvensis</i>	6	.	.	5	.	13	52
<i>Alchemilla</i> sp.	6	10	13	11	.	27	50
<i>Knautia arvensis</i>	6	.	.	.	8	.	48
<i>Achillea millefolium</i> agg.	6	5	.	.	8	10	45
<i>Rubus idaeus</i>	5	14	22	19	.	21	42
<i>Cornus sanguinea</i>	7	.	.	2	23	16	40
<i>Veronica officinalis</i>	6	.	.	2	23	9	40
<i>Galium album</i> s.l.	6	3	40
<i>Arrhenatherum elatius</i>	6	1	40
<i>Agrimonia eupatoria</i>	6	38
<i>Thlaspi caerulescens</i>	6	.	.	3	.	9	38
<i>Poa pratensis</i>	6	5	4	2	.	1	35
<i>Vicia hirsuta</i>	6	.	.	.	8	10	35
<i>Vicia tetrasperma</i>	6	.	.	2	.	9	35
<i>Hieracium lachenalii</i>	6	.	.	2	15	4	32
<i>Pyrus communis</i>	4	.	.	.	8	9	32
<i>Campanula patula</i>	6	.	.	2	.	8	32
<i>Euphorbia cyparissias</i>	6	.	.	2	15	.	32
<i>Campanula rotundifolia</i>	6	.	.	.	15	6	32
<i>Ranunculus acris</i>	6	5	.	.	.	12	32
<i>Lathyrus pratensis</i>	6	4	30
Dif. 3. dělení							
<i>Milium effusum</i>	6	19	74	17	8	17	2
<i>Stachys sylvatica</i>	6	5	61	24	.	9	10
<i>Acer platanoides</i>	1	.	48	5	15	6	.
<i>Ranunculus auricomus</i> agg.	6	24	43	22	8	26	25
<i>Ribes uva-crispa</i>	5	10	13	43	.	23	10
<i>Fraxinus excelsior</i>	4	10	13	35	.	17	12
(S) <i>Lysimachia nummularia</i>	6	10	9	30	.	29	8

Tab. 1. – Pokračování.

Tab. 1. – Continued.

<i>Galium odoratum</i>	6	10	30	8	54	26	15
<i>Quercus petraea</i>	7	.	.	3	69	23	52
<i>Sorbus aucuparia</i>	7	29	4	8	62	26	60
<i>Campanula persicifolia</i>	6	.	.	.	62	21	48
<i>Hieracium murorum</i>	6	.	.	.	46	6	.
<i>Myosotis sylvatica</i>	6	.	.	10	46	12	10
<i>Corylus avellana</i>	7	5	.	10	46	19	22
<i>Mercurialis perennis</i>	6	5	4	6	46	10	5
<i>Betula pendula</i>	1	.	.	3	38	8	10
<i>Carpinus betulus</i>	7	.	.	3	38	5	10
<i>Carpinus betulus</i>	4	.	.	.	38	1	2
<i>Daphne mezereum</i>	5	.	.	6	31	6	10
<i>Urtica dioica</i>	6	100	100	100	23	97	78
<i>Festuca gigantea</i>	6	81	61	83	15	74	65
<i>Poa trivialis</i>	6	81	35	46	.	49	58
<i>Geranium robertianum</i>	6	38	26	41	38	73	42

Korelace mezi výskytem jednotlivých typů vegetace a historickým obhospodařováním byla testována Pearsonovým Chí-kvadrát testem v programu Statistica (StatSoft Inc. 1998).

Pro mnohorozměrnou analýzu dat byl použit program Canoco for Windows (Ter Braak & Šmilauer 1998). Pomocí kanonické korespondenční analýzy (CCA) byl testován vztah mezi vegetací historicky kontinuálních lesů a vegetací sekundárních lesů a křovin. Použity byly pouze druhy bylinného patra a nedominantní keře. Jako vysvětlující proměnné byly pro snímky sekundárních lesů a křovin použity údaje o obhospodařování snímko- vaných ploch před vznikem VVP získané z map SMO 1:5000 z roku 1952. Vesnice v této analýze představují samostatnou skupinu, protože jejich vegetace je vzhledem k extravilánu relativně homogenní a také předběžné analýzy ukázaly nevýraznou diferenciaci podle historického hospodaření. Pro snímky kontinuálních lesů byla použita jako proměnná skupina získaná předchozí klasifikací pomocí Twinspanu.

K vzájemnému porovnání druhové diverzity rostlin mezi jednotlivými typy historického hospodaření byl použit celkový počet druhů cévnatých rostlin ve snímku (nebyly použity snímky z kontinuálních lesů, které se lišily velikostí). Jednotlivé typy historického hospodaření byly mezi sebou porovnány analýzou variance (ANOVA) v programu S-plus (MathSoft 1999). Při mnohonásobném porovnání bylo použito Tukeyho testu na hladině významnosti 5 %.

Tab. 2. – Kontingenční tabulka s četnostmi jednotlivých způsobů historického hospodaření v rámci klasifikovaných skupin. Uvedeny jsou absolutní frekvence s odchylkou od očekávané četnosti (v závorce). Největší kladné odchylky od očekávaných četností jsou vyznačeny tučně. Chí-kvadrát test vyšel prokazatelně na dosažené hladině významnosti $p=0,001$. Vysvětlivky: PAS: pastviny, LOU: louky, POL: pole, VES: vesnice, SK1–SK6: skupiny snímků podle tab. 1.

Table 2. – Contingency table of historical land-use vs. vegetation type. Absolute frequencies are given, with absolute differences from expected frequencies in brackets. The highest positive differences are highlighted in bold. The chi-square test is significant ($P = 0.001$). Legend: PAS: former pastures; LOU: former meadows; POL: former arable fields; VES: abandoned villages; SK1–SK6: vegetation types as in Table 1.

	SK1	SK2	SK3	SK4	SK5	SK6	Totals
PAS	2 (-3)	0 (-5,4)	8 (-6,9)	8 (+4,9)	27 (+8,8)	11 (+1,5)	56
LOU	18 (+13,7)	1 (-3,7)	8 (-4,8)	2 (-0,6)	17 (+1,4)	2 (-6,1)	48
POL	1 (-3,8)	0 (-5,9)	5 (-9,4)	1 (-2)	20 (+2,5)	27 (+17,8)	54
VES	0 (-7)	22 (+14,3)	42 (+21)	2 (-2)	13 (-12,6)	0 (-13,3)	79
All Grps	21	23	63	13	77	40	237

Vlastnosti stanoviště byly vyjádřeny pomocí indikačních hodnot podle Ellenberga (Ellenberg et al. 1992). Pro každou vlastnost stanoviště (světlo, půdní reakce, vlhkost a obsah živin) byla na základě druhového složení vypočítána průměrná hodnota Ellenbergových indikačních hodnot pro každý snímek pomocí programu JUICE 6.2 (Tichý 2002). Jednotlivé typy historického hospodaření byly mezi sebou porovnány obdobně jako u analýzy počtu druhů.

Výsledky

Klasifikace vegetace sekundárních lesů a křovin a její vztah k historickému hospodaření

Synoptická tabulka (prezentována ve zkrácené a zjednodušené formě, viz tab.1) ilustruje jednotlivé typy vegetace pionýrských dřevin pozorovatelné v terénu. Zároveň byla testována závislost mezi typem vegetace a historickým obhospodařováním lokality. V kontingenční tabulce (tab. 2) jsou nejvýraznější odchylky od očekávaných četností vyznačeny tučně.

První dělení metodou Twinspan (tab. 1) odlišilo převážně stromové porosty (sloupce 1–3) na živinami velmi bohatých biotopech, převážně v intravilánech vesnic a na místech bývalých luk. Druhým výrazným typem (sloupce 4–5) jsou porosty křovin (zejména *Crataegus* sp. div., *Acer campestre*). Tyto porosty se typicky vyskytují na bývalých polích a pastvinách, obsahují více světlomilných a na vlhkost méně náročných druhů.

Při podrobnějším pohledu tvoří kontrastní skupinu olšiny (skupina 1) s řadou vlhkomilných druhů, které se vyskytují zejména na bývalých loukách.

Další typy stromových porostů (sloupce 2 a 3) představují poněkud mezičtější vegetaci stále s velmi vysokým zastoupením druhů indikujících vyšší obsah živin v půdě. Jsou to porosty ve stromovém patře tvořené především jasanem nebo klenem, které se vyskytují obvykle na místech zaniklých vesnic. Tyto porosty obsahují i některé na živiny náročnější druhy květnatých bučin (*Bromus benekenii*, *Milium effusum*, *Galium odoratum*).

Ve 4. sloupci jsou naopak sdružené především bývalé pastviny s nižším zastoupením na živiny náročných druhů. Za pozornost stojí výskyt břízy ve stromovém patře, která je jinak v sekundárních lesích Doupovských hor vzácná, v keřovém patře je dále významný výskyt lísky a habru. V bylinném patře se dále vyskytuje řada typicky lesních druhů jako *Hieracium murorum*, *Mercurialis perennis* nebo *Viola reichenbachiana*.

V 5. sloupci je sdružena vegetace křovin opět s relativně vysokým obsahem živin (vysoká frekvence *Urtica dioica*, *Geranium robertianum*, *Poa trivialis*). Tento typ představuje vůbec nejhojnější podobu porostů sekundárních porostů dřevin v Doupovských horách, vyskytuje se často na bývalých pastvinách, méně na polích a loukách, vzácný je tento typ pouze na území zaniklých vesnic.

Poslední sloupec je ekologicky diferencovaný přítomností řady světlomilných druhů (např. *Festuca rubra*, *Viola hirta*, *Agrostis capillaris*), v keřovém (až stromovém) patře výrazně převládají hlohy. Jedná se zejména o bývalá pole.

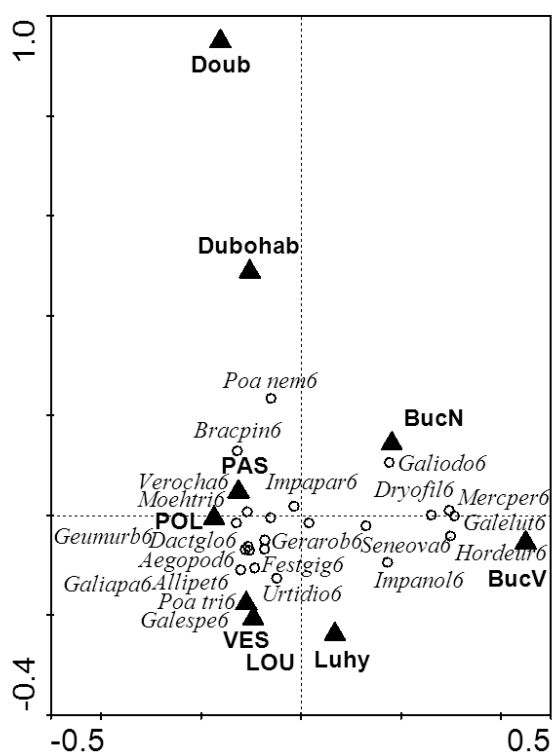
Rozdíly mezi kontinuálními lesy a vegetací sekundárních lesů a křovin

Vztah mezi vegetací kontinuálních lesů a vegetací sekundárních lesů a křovin byl testován pomocí CCA. Výsledek je na obr. 1. Nápadná je odlišnost bučin se skupinou lesních druhů, které jsou považovány za pomalé kolonizátory (*Mercurialis perennis*, *Galium odoratum*, *Hordeylmus europaeus* apod.), naopak stínomilné druhy s lepším potenciálem kolonizovat nová stanoviště se vyskytují poměrně stejnoměrně v lesích i v křovinách (*Impatiens noli-tangere*, *I. parviflora*, *Senecio ovatus*, *Geranium robertianum*).

Porosty na bývalých loukách a v zaniklých vesnicích jsou druhovým složením podobné potočným jaseninám a olšinám, které spojuje se sekundárními lesy zejména přítomnost nitrofilních druhů. Naopak na bývalých polích a pastvinách nalezneme více druhů společných s bučinami a také s dubohabřinami.

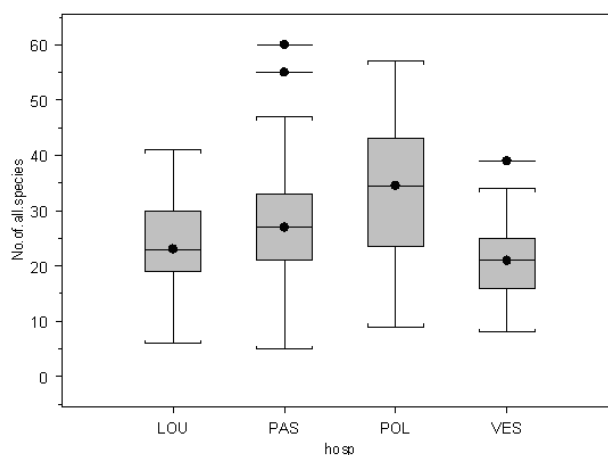
Charakteristiky vegetace korelující s historickým hospodařením

Průměrná druhová diverzita se výrazně lišila mezi snímky s odlišným historickým hospodařením (obr. 2). Nejnížší průměrný počet druhů ve snímku mají zaniklé vesnice ($21,1 \pm 6,9$). Bývalé louky ($24,4 \pm 8,1$) a bývalé pastviny ($28,0 \pm 10,1$) jsou druhově o něco bohatší. Druhově nejbohatší jsou bývalá pole ($33,1 \pm 11,7$).



Obr. 1. – CCA analýza ukazující závislost složení bylinného patra lesů na historickém hospodaření ($p = 0,002$). První osa vysvětlila 4,8 % z celkové variability souboru. Vyneseno 22 druhů, které nejvíce přispívají k variabilitě souboru. Vysvětlivky zkratk: Doub: Doubravy (*Sorbo torminalis-Quercetum*), Dubohab: Dubohabřiny (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*) a některé porosty blízké teplomilným dobravám as. *Potentillo albae-Quercetum*), BucN: Bučiny převážně nižších poloh (*Tilio cordatae-Fagetum*), BucV: Bučiny vyšších poloh (*Violo reichenbachianae-Fagetum* a *Dentario enneaphyllii-Fagetum*), luhy: potoční olšiny a jaseniny, PAS: bývalé pastviny, POL: bývalá pole, VES: zaniklé vesnice, LOU: bývalé louky.

Fig. 1. – CCA analysis showing the relationship between various types of former cultivation and ancient forests ($P = 0.002$). The first axis explains 4.8 % of total variability. Twenty two of the most important species are shown. Legend: Doub: oak forests (*Sorbo torminalis-Quercetum*); Dubohab: oak-hornbeam forests (*Melampyro nemorosi-Carpinetum*), including some relevés similar to oak forests (*Potentillo albae-Quercetum*); BucN: beech forests at low altitudes; BucV: beech forests at high altitudes; luhy: ash and alder hydrophilous forests; PAS: former pastures; LOU: former meadows; POL: former arable fields; VES: abandoned villages.



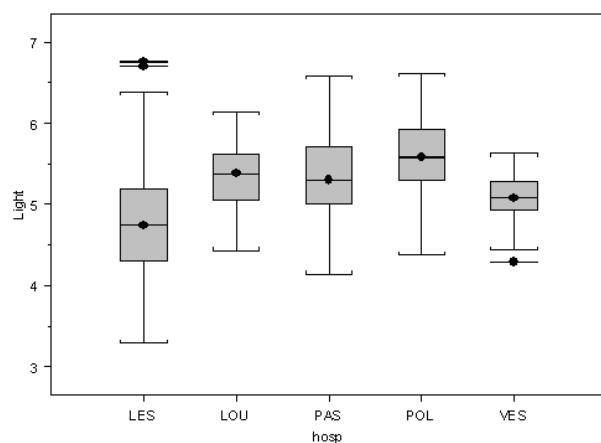
Obr. 2 – Závislost počtu druhů cévnatých rostlin na historickém hospodaření. Signifikantně ($p < 0,05$) se lišily všechny dvojice kromě LOU-PAS a LOU-VES. Zkratky: LOU: bývalé louky, PAS: býv. pastviny, POL: býv. pole, VES: zaniklé vesnice.

Fig. 2. – Relationship between the number of vascular plants in a relevé and historical land-use. All differences between pairs excluding LOU-PAS and LOU-VES are significant at $P < 0.05$. Legend: LOU: former meadows; PAS: former pastures; POL: former arable fields; VES: abandoned villages.

Porovnání průměrných Ellenbergových hodnot pro světlo (obr. 3), půdní reakci (obr. 4), obsah živin (obr. 5) a vlhkost (obr. 6) ukazují některé výrazné odlišnosti ve vlastnostech stanovišť v závislosti na historickém hospodaření. Výrazně odlišné jsou zejména bývalé louky, které mají vyšší indikační hodnoty obsahu živin a vlhkosti. Bývalým loukám jsou velmi podobné zaniklé vesnice, které mají podobné indikační hodnoty pro vlhkost, vyšší obsah živin a nižší indikační hodnoty pro světlo (mají vyšší podíl stínomilných druhů). Kontinuální lesy se od ostatních typů historického hospodaření odlišují vyšším podílem druhů indikujících kyselější půdy, nižší obsah živin v půdě a mají nejnižší indikačními hodnoty pro světlo (mají nejvyšší podíl stínomilných druhů). Bývalá pole se od ostatních typů odlišují především nejvyššími indikačními hodnotami pro světlo (největším podílem světlomilných druhů).

Diskuse

Klasifikace snímkového materiálu ukázala existenci několika dobře odlišitelných typů sekundárních lesů a křovin. Jako hlavní se ukazuje živinový a vlhkostní gradient.

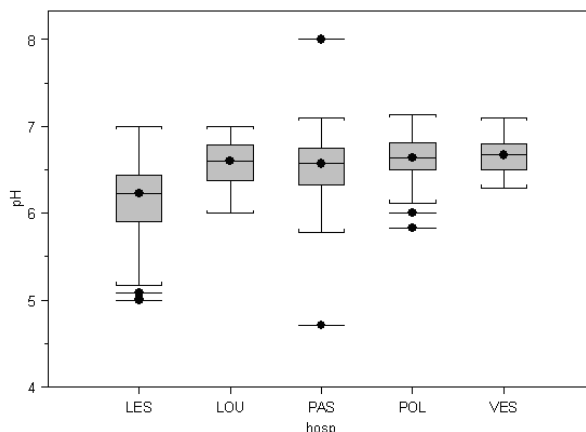


Obr. 3. – Závislost průměrných Ellenbergových indikačních hodnot pro světlo na historickém hospodaření. Signifikantně ($p < 0,05$) se lišily všechny dvojice kromě LOU-PAS, LOU-VES a PAS-POL. Zkratky: LES: kontinuální lesy, LOU: bývalé louky, PAS: býv. pastviny, POL: býv. pole, VES: zaniklé vesnice.
 Fig. 3. – Relationship between the mean Ellenberg indicator value for light and historical land-use. All differences between pairs excluding LOU-PAS, LOU-VES and PAS-POL are significant at $P < 0.05$. Legend: LES: continuous forest; LOU: former meadows; PAS: former pastures; POL: former arable fields; VES: abandoned villages.

Vysoký podíl nitrofilních druhů odlišuje vegetaci sekundárních lesů a křovin od historicky kontinuálních lesů. Vysoké zastoupení nitrofilních druhů v sekundárních lesích udávají také Honnay et al. (1999) a Keersmaecker et al. (2004). Příčinou jsou vysoká rezidua živin v antropogenně ovlivněných půdách, např. v zaniklých vesnicích je několikanásobně vyšší obsah přístupného fosforu než v kontinuálních lesích (Vojta 1999). Částečně může jít také o důsledek odlišné struktury stromového a keřového patra, případně lze uvažovat o nedosycenosti společenstev druhů s nižšími nároky na živiny, které jsou v současné krajině vzácné.

Kontinuální lesy obsahují řadu typicky lesních druhů, které se vyskytují v sekundárních lesích pouze vzácně. Jsou to druhy, u nichž byla zjištěna vazba na historicky kontinuální lesy i v jiných částech Evropy (Peterken & Game 1984, Wulf 1997, Honnay et al. 1998, Hermy et al. 1999).

Absence lesních druhů v sekundárních lesích však není absolutní, relativně hojně se vyskytují některé lesní druhy náročnější na živiny (*Milium effusum*, *Galium odoratum*, *Bromus benekenii* apod.), nebo s dobrou schopností šíření (*Senecio ovatus*, *Impatiens noli-tangere* apod.). Výskyt lesních druhů zřejmě závisí i na podmínkách stanoviště a

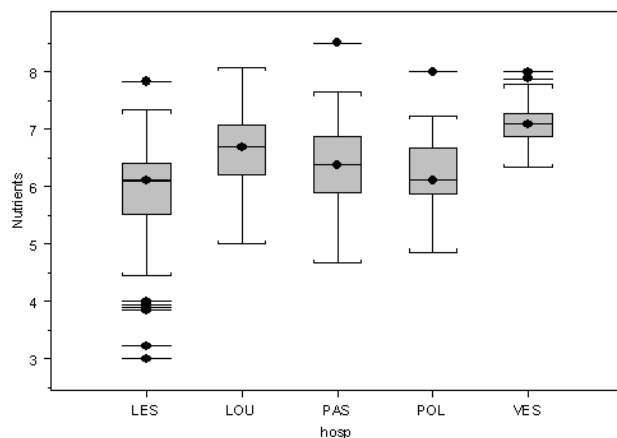


Obr. 4. – Závislost průměrných Ellenbergových indikačních hodnot pro půdní reakci na historickém hospodaření. Signifikantně ($p < 0,05$) se lišily všechny typy hospodaření při porovnání se starými lesy. Zkratky: LES: kontinuální lesy, LOU: bývalé louky, PAS: býv. pastviny, POL: býv. pole, VES: zaniklé vesnice. Fig. 4. – Relationship between the mean Ellenberg indicator value for pH and historical land-use. All historical land-use classes significantly differed from continuous forests at $P < 0.05$. Legend: LES: continuous forest; LOU: former meadows; PAS: former pastures; POL: former arable fields; VES: abandoned villages.

způsobu historického hospodaření, jak ukazuje například vysoká frekvence některých lesních druhů na bývalých pastvinách, které však byly často i v minulosti částečně zarostlé křovinami a mohly tak sloužit jako refugia lesních druhů. Svou roli samozřejmě hraje i vzdálenost lokality od zdroje diaspor, jak ukázala řada studií (viz např. Brunet & von Oheimb 1998, Verheyen & Hermy 2001, Verheyen et al. 2003)

Vliv historického hospodaření na současnou vegetaci sekundárních lesů ukazují studie z oblastí na relativně živinami chudých substrátech (např. Koerner et al. 1997, Grashof-Bokdam & Geertsema 1998, Verheyen et al. 2001). Naopak studie, které tuto závislost nepotvrdily, probíhaly na živinami bohatších substrátech (např. Graae et al. 2003, Graae et al. 2004). My jsme zjistili korelaci mezi typem historického hospodaření a současnou vegetací i na relativně bohatých substrátech Doupovských hor.

Zjištěná korelace mezi způsobem historického hospodaření a současnou vegetací často spíše odráží určitou preferenci v obhospodařování lokalit s různými výchozími podmínkami. V našem souboru to částečně potvrzuje rozbor Ellenbergových indikačních hodnot, který ukázal výraznou diferenciaci stanovišť na gradientu vlhkosti. Výraznou roli zřejmě bude hrát také charakter korunového zápoje porostu dominantní dřeviny, jak ukazuje analýza indikačních hodnot pro světlo.

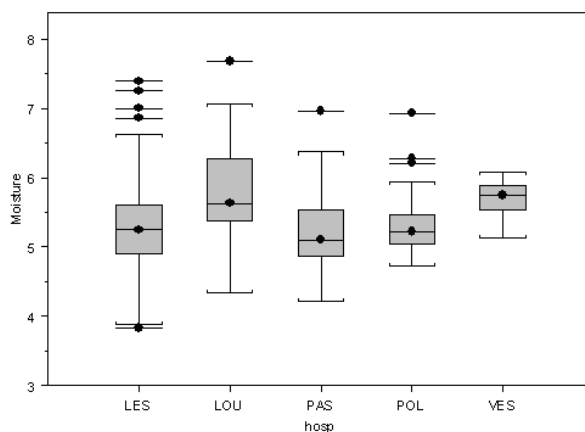


Obr. 5. – Závislost průměrných Ellenbergových indikačních hodnot pro obsah živin na historickém hospodaření. Signifikantně ($p < 0,05$) se lišily všechny dvojice kromě LOU-PAS, a PAS-POL. Zkratky: LES: kontinuální lesy, LOU: bývalé louky, PAS: býv. pastviny, POL: býv. pole, VES: zaniklé vesnice.

Fig. 5. – Relationship between the mean Ellenberg indicator value for nutrients and historical land-use. All differences between pairs excluding LOU-PAS, and PAS-POL are significant at $P < 0.05$. Legend: LES: continuous forests; LOU: former meadows; PAS: former pastures; POL: former arable fields; VES: abandoned villages.

Závěr

V naší práci jsme vylíšili 6 základních typů sekundární lesní a křovinné vegetace Doupovských hor. Všechny vylíšené typy jsou poměrně dobře floristicky i ekologicky diferencované. Vysoká diverzifikace stanovišť je částečně způsobena typem dřívějšího hospodaření. Tato situace naznačuje, že obavy z výrazného snížení diverzity při ponechání ploch přirozené sukcesí jsou zčásti neoprávněné, naopak na větším prostorovém měřítku může diverzita díky křovinnám vzrůstat. Děje se tak také díky migraci lesních druhů do podrostu křovin. V křovinách a sekundárních lesích jsme našli mnoho druhů lesních bylin i když jejich frekvence je v mnoha případech stále nižší než v kontinuálních lesích. Nižší frekvence těchto druhů může být způsobena změnami abiotickými podmínkami sekundárních stanovišť nebo také pomalou kolonizační schopností lesních druhů. Omezená schopnost šíření lesních druhů a výrazná odlišnost vegetace sekundárních lesů a křovin od přirozených lesů může být vnímána jako omezení pro využití přirozené sukcese pro obnovu krajiny, podle našeho názoru se však jedná spíše o problém teoretický (i když nadmíru zajímavý) a křoviny tvoří samostatnou hodnotnou součást krajiny s vlastní specifickou ekologií a druhovým bohatstvím.



Obr. 6. – Závislost průměrných Ellenbergových indikačních hodnot pro vlhkost na historickém hospodaření. Signifikantně ($p < 0,05$) se lišily dvojice LES-LOU, LES-VES, LOU-PAS, LOU-POL, VES-PAS a VES-POL. Zkratky: LES: kontinuální lesy, LOU: bývalé louky, PAS: býv. pastviny, POL: býv. pole, VES: zaniklé vesnice.

Fig. 6. – The relationship between the mean Ellenberg indicator value for humidity and historical land-use. The differences between pairs LES-LOU, LES-VES, LOU-PAS, LOU-POL, VES-PAS and VES-POL are significant at $P < 0.05$. Legend: LES: continuous forests; LOU: former meadows; PAS: former pastures; POL: former arable fields; VES: abandoned villages.

Poděkování

Publikace je výstupem z projektu podpořeného grantem č. KJB611407 Grantové agentury AV ČR.

Literatura

- Babůrek J. (1998): Geologie Doupovských hor. – In: Augustin M. [ed.], Historický sborník Karlovarska 6: 5–14, vyd. Státní okresní archiv v Karlových Varech.
- Brunet J. & von Oheimb G. (1998): Migration of vascular plants to secondary woodlands in southern Sweden. – *J. Ecol.* 86: 429–438.
- Ellenberg H., Weber H. E., Düll R., Wirth V., Werner W. & Paulissen D. (1992): Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. – *Scr. Geobot.* 18: 3–258.
- Graae B. J., Sunde P. B. & Fritzboeger B. (2003): Vegetation and soil differences in ancient opposed to new forests. – *Forest Ecol. Managem.* 177: 179–190.
- Graae B. J., Okland R. H., Petersen P. M., Jensen K. & Fritzboeger B. (2004): Influence of historical, geographical and environmental variables on understorey composition and richness in Danish forests. – *J. Veg. Sci.* 15: 465–474.

- Grashof-Bokdam C. J. & Geertsema W. (1998): The effect of isolation and history on colonization patterns of plant species in secondary woodland. – *J. Biogeogr.* 25: 837–846.
- Hermý M., Honnay O., Firbank L., Grashof-Bokdam C. & Lawesson J. E. (1999): An ecological comparison between ancient and other forest plant species of Europe, and the implications for forest conservation. – *Biol. Conserv.* 91: 9–22.
- Hennekens S. M. & Schaminée J. H. J. (2001): TURBOVEG, a comprehensive data base management system for vegetation data. – *J. Veg. Sci.* 12: 589–591.
- Hill M. O. (1979): TWINSpan. A Fortran program for arranging multivariate data in an ordered twoway table by classification of the individuals and attributes. – Cornell Univ., Ithaca.
- Honnay O., Degroote B. & Hermý M. (1998): Ancient-forest plant species in Western Belgium: A species list and possible ecological mechanisms. – *Belg. J. Bot.* 130: 139–154.
- Honnay O., Hermý M. & Coppin P. (1999): Impact of habitat quality on forest plant species colonization. – *Forest Ecol. Managem.* 115: 157–170.
- Keersmaecker L. D., Martens L., Verheyen K., Hermý M., De Schrijver A. & Lust N. (2004): Impact of soil fertility and insolation on diversity of herbaceous woodland species colonizing afforestations in Muizen forest (Belgium). – *Forest Ecol. Managem.* 188: 291–304.
- Koerner W., Dupouey J. L., Dambrine E. & Benoit M. (1997): Influence of past land use on the vegetation and soil of present day forest in the Vosges mountains, France. – *J. Ecol.* 85: 351–358.
- Kubát K., Hrouda L., Chrtek J. jun., Kaplan Z., Kirschner J. & Štěpánek J. [eds] (2002): Klíč ke květeně České republiky. – Academia, Praha.
- Lipský Z. (1994): Změna struktury české venkovské krajiny. – Sborník ČGS 99/4: 248–260.
- MathSoft (1999): S-Plus 2000 Professional Release 2. Data Analysis Products Division. – MathSoft, Seattle.
- Moravec J. (1974): Zusammensetzung und Verbreitung des Dentario enneaphylli-Fagetum in der Tschechoslowakei. – *Folia Geobot. Phytotax.* 9: 113–152.
- Moravec J. (1977): Die submontanen krautreichen Buchenwälder auf Silikatböden der westlichen Tschechoslowakei. – *Folia Geobot. Phytotax.* 12: 121–166.
- Moravec J. (1979): Das *Violo reichenbachianae*-Fagetum – eine neue Buchenwaldassoziation. – *Phytocoenologia* 6: 484–504.
- Moravec J., Balátová-Tuláčková E., Blažková D., Hadač E., Hejný S., Husák Š., Jeník J., Kolbek J., Krahulec F., Kropáč Z., Neuhäusl R., Rybníček K., Řehořek V. & Vicherek J. (1995): Rostlinná společenstva České republiky a jejich ohrožení. Ed. 2. – Sevročes. Přír., Suppl. 1995: 1–206.
- Peterken G. F. (1993): Woodland conservation and management. – Chapman and Hall, London.
- Peterken G. F. & Game M. (1984): Historical factors affecting the number and distribution of vascular plant species in the woodlands of central Lincolnshire. – *J. Ecol.* 72: 155–182.
- Skalický V. (1988): Regionálně fytogeografické členění. – In: Hejný S. & Slavík B. [eds], Květena ČSR 1: 103–121. – Academia, Praha.
- StatSoft Inc (2002): STATISTICA (data analysis software system), version 6. – www.statsoft.com.
- Ter Braak C. J. F. & Šmilauer P. (1998): CANOCO Reference Manual and User's Guide to CANOCO for Windows. – Centre for Biometry, Wageningen.
- Tichý L. (2002): JUICE, software for vegetation classification. – *J. Veg. Sci.* 13: 451–453.
- Verheyen K. & Hermý M. (2001): The relative importance of dispersal limitation of vascular plants in secondary forest succession in Muizen Forest, Belgium. – *J. Ecol.* 89: 829–840.
- Verheyen K., Guntenspergen G. R., Biesbrouck B. & Hermý M. (2003): An integrated analysis of the effects of past land use on forest herb colonization at the landscape scale. – *J. Ecol.* 91: 731–742.
- Vojta J. (1999): Vegetace zaniklých vesnic Doupovských hor ve vztahu k ostatním složkám krajiny. – Ms., 60 p. [Dipl. pr.; depon. in Knihovna kat. bot. PřF UK].

-
- Wulf M. (1997): Plant species as indicators of ancient woodland in northwestern Germany. – *J. Veg. Sci.* 8: 635–642.
- Wulf M. (2004): Plant species richness of afforestations with different former use and habitat continuity. – *Forest Ecol. Managem.* 195: 191–204.