Jan Roleček

Fenomén subkontinentálních doubrav: diverzita, dynamika a historie jednoho neobyčejného společenstva

Se subkontinentálními doubravami si středoevropští vegetační ekologové lámou hlavy více než 70 let a stále objevují překvapivé skutečnosti. Díky jejich výzkumu jsme se v posledních dvou desetiletích dozvěděli leccos nového nejen o samotných subkontinentálních doubravách, ale třeba i o tom, proč je hojný výskyt dubů v našich lesích tak podivuhodný, nebo o tom, jaké mohlo být druhové složení středoevropských lesů před 10 tisíci lety.

Při pohledu zdálky by se mohlo zdát, že na středoevropské lesní vegetaci není z ekologického hlediska nic moc zajímavého. Vzhled a dynamiku lesních společenstev zde určuje nevelký počet (asi 30) druhů stromů. Kde se jaké druhy stromů budou vyskytovat, záleží na jejich postavení v konkurenční hierarchii. A to zase určují vztahy těchto druhů k základním podmínkám prostředí, především ke světlu, živinám a vlhkosti, a jejich schopnost využít těchto podmínek pro vlastní růst. Příznivá stanoviště proto v původních přirozených lesích ve střední Evropě ovládá buk lesní (*Fagus sylvatica*), rychle rostoucí, na živiny poměrně nenáročný, velmi stínomilný a stín vytvářející druh. Buk je schopen konkurenčně potlačit nejen všechny ostatní druhy stromů, ale i keře a byliny lesního podrostu. Tak vznikají proslulé „nahé bučiny“ (*Fagetum nudum*), kde stromovému patru vévodí štíhlé kmeny buků a ve stinném interiéru leží silná vrstva pomalu se rozkládajícího bukového listí. Podobně se někdy chová i habr obecný (*Carpinus betulus*), vázaný spíše na nižší polohy. A čtenář si jistě vybaví další příklad naprosté konkurenční dominance – husté plantáže smrku ztepilého (*Picea abies*), kde kromě několika extrémně stínomilných kapraďorostů také neroste skoro nic. (Mluvíme zde samozřejmě o cévnatých rostlinách; jiným skupinám organismů mohou tyto podmínky naopak vyhovovat.)

Už poslední uvedený příklad však jasně ukazuje, že s utvářením společenstev to ani v lesích není zdaleka tak jednoduché. Hru o výslednou podobu lesní vegetace ovlivňuje mnoho dalších faktorů. Vnitřních, vyplývajících z biologických vlastností jednotlivých druhů (např. schopnost přežít lesní požár nebo rychle osídlit nově vzniklou světlinu), i vnějších (třeba chemické složení matečné horniny nebo pozdní mráz). A ovlivňuje ji samozřejmě i člověk, ať už tak svévolně a přímočaře jako v případě pěstování smrkových plantáží, nebo nepřímo, bezděčně, ba proti své vůli jako při imisních kalamitách v našich pohraničních pohořích. Struktura lesní vegetace a její druhové složení jsou proto i v poměrně dobře prozkoumané střední Evropě mnohdy netriviální a jejich studium nás nezřídka přivádí k nečekaným souvislostem.

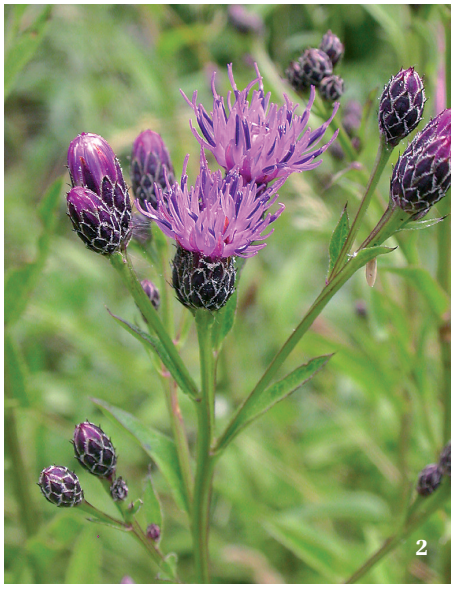
Co jsou subkontinentální doubravy

Subkontinentální doubravy jsou společenstva světlých dubových lesů s rozvolněným stromovým patrem a s druhově bohatým podrostem, ve kterém se mísí lesní druhy tolerantní k zastínění a světlomilné druhy rostoucí obvykle na loukách, v suchých trávnících nebo na lesních okrajích. Vyskytují se především v rovinatých terénech, na mírných svazích a na svahových úpatích s hlubokými, minerálně dobře zásobenými a nepříliš vysychavými půdami. Označení „subkontinentální“ se vztahuje ke skutečnosti, že řada jejich druhů má kontinentální tendenci v rozšíření. To znamená, že se ve střední Evropě častěji vyskytují v územích s kontinentálně laděným klimatem (to je relativně suché s velkými rozdíly mezi letními a zimními teplotami) a hlavní oblastí jejich výskytu je kontinentální východní Evropa. Některé z těchto druhů svým rozšířením sahají hluboko do nitra Asie. Význačným ekologickým prvkem subkontinentálních doubrav jsou tzv. druhy střídavě vlhkých půd, např. srpice barvířská (*Serratula tinctoria*), mochna bílá (*Potentilla alba*), bukvice lékařská (*Betonica officinalis*), svízel severní (*Galium boreale*) nebo ostřice horská (*Carex montana*). Tyto druhy snášejí mírný zástin, který je pro prostředí subkontinentálních doubrav typický, ale vyhovuje jim i plné oslunění na nelesních stanovištích, kde dávají přednost nehnojeným bezkolencovým loukám (svaz *Molinion*) a polostepním loukám bělokarpatského typu (asociace *Brachypodio-Molinietum* a její regionální obdoby). V tradičním syntaxonomickém členění se v České republice rozlišují tři typy subkontinentálních doubrav: mochnové doubravy (*Potentillo albae-Quercetum*), doubravy panonských písčin s ostřicí doubravní (*Carici fritschii-Quercetum roboris*) a panonské sprašové doubravy (*Quercetum pubescenti-roboris*).

Sukcesní zánik subkontinentálních doubrav

Série prací polských autorů z druhé poloviny 80. a z 90. let 20. stol. obrátila pozornost evropských vegetačních ekologů k subkontinentálním doubravám v míře do té doby nebývalé. Detailní studie na trvalých plochách v Bialowiežském pralese i srovnávací analýza starších a nových vegetačních dat z území celého Polska došly ke stejným závěrům: subkontinentální doubravy jsou sukcesně nestabilní společenstvo, jež se bez výrazných vněj-

1 Dúbrava u Hodonína je plošně i floristicky asi nejlépe zachovaným porostem subkontinentálních doubrav ve střední Evropě.



2, 3 a 4 Srpice barvířská (*Serratula tinctoria*), mochna bílá (*Potentilla alba*) a bukvice lékařská (*Betonica officinalis*) patří k charakteristickým druhům vegetace subkontinentálních doubrav. Společně se vyskytují i v bezkolencových loukách a v loukách bělokarpatského typu.

ších zásahů postupně mění ve vegetaci stinných smíšených doubrav. Bezprostřední příčinou tohoto vývoje je šíření habru, případně jiných dřevin vytvářejících stín (líska, lípa srdčitá) do světlých dubových porostů. Tyto druhy nejprve vytvářejí husté keřové patro a posléze zapojené stromové patro, v jehož stínu vymírají světlomilné druhy lesního podrostu. Experimentální odstranění stínomilných dřevin vede ke zvrácení tohoto vývoje.

K podobným výsledkům došli i další autoři, kteří se v různých souvislostech zabývali změnami druhového složení stromového patra evropských listnatých lesů – byť nešlo přímo o subkontinentální doubravy. Jejich práce jasně ukazují, že šíření stínomilných dřevin (kromě výše zmíněných habru, lísky a lípy často také jasanu a buku) není osudné jen pro světlomilné druhy lesního podrostu, ale i pro dub samotný. Středoevropské druhy dubů (d. letní – *Q. robur*, d. zimní – *Q. petraea* a d. šipák – *Q. pubescens*) jsou totiž světlomilné – nejsou tedy schopné zmlazovat pod hustým korunovým zápojem vytvářeným stínomilnými dřevinami. Ve smíšených porostech proto dub obvykle zmlazuje jen na světlinách nebo na lesních okrajích, jako pomalu rostoucí dřevina však i tady většinou prohrává v konkurenci s rychleji rostoucími druhy a jen vzácně dosahuje stromového patra. Dokonce i v zapojených čistě dubových porostech zmlazuje jen ojediněle. Opravdu úspěšně dub zmlazuje pouze v bezlesí, na mezích, úhorech a na opuštěných pastvinách nebo na lesních okrajích a ve světlých lesích tvořených konkurenčně slabými pionýrskými dřevinami (bříza, borovice). Někdy proto bývá označován jako dlouhověký r-stratég nebo jako postpionýrská dřevina.

Zdá se tedy, že vysoké zastoupení dubu v dnešních nížinných lesích je anachronismem. Neodpovídá přirozenému postavení dubu v konkurenční hierarchii středoevropských dřevin, spíše je výsledkem jeho cíleného pěstování jako hospodářské dřeviny (pro stavební a palivové dřevo, ale i pro žaludy a kůru, jež je zdrojem třísla) a donedávna provozovaných tradičních způsobů hospodaření v nížinných lesích (pařezení, lesní pastva, vyhrabávání listového opadu). Ty mohly udržovat lesní porosty v prosvětleném stavu a vést k postupnému převládnutí užitkových dřevin a dřevin odolávajících intenzivnímu narušování. Právě zánik tohoto tradičního hospodaření v posledních stovkách let je zřejmě hlavní příčinou ústupu vegetace subkontinentálních doubrav a obecně společenstev světlých nížinných lesů ve střední Evropě. Tento vývoj je alarmující z hlediska ochrany přírody, protože na prostředí světlých nížinných lesů se váže řada ohrožených světlomilných druhů rostlin a živočichů.

Globální rozsah tohoto jevu dosvědčují pozorování z listnatých lesů mírného pásu Severní Ameriky. Světlé dubové lesy zde také podléhají šíření stínomilných druhů, např. javoru cukrového (*Acer saccharum*) nebo střemchy pozdní (*Prunus serotina*). Mezi nejohroženější patří společenstva dubu velkoplodého (*Quercus macrocarpa*) a dubu bílého (*Q. alba*), které jsou ekologickými obdobami evropských dubů letního a zimního. Hlavní příčina ústupu dubů a celých společenstev světlých prériových lesů je tady, podobně jako v Evropě, spatřována v zániku tradičních způsobů prosvětlování. Za ně jsou však, na rozdíl od Evropy, považovány především požáry, ať už přirozené nebo cíleně zakládané původním indiánským obyvatelstvem. Také tady tento vývoj znamená vymírání světlomilných lesních druhů, takže dnes v USA běží programy zajišťující obnovu světlých prériových lesů, mimo jiné pomocí řízeného vypalování.

Subkontinentální doubravy v holocenní perspektivě

Opět to byla Polka, ekoložka Janina Jakubowska-Gabara z univerzity v Lodži, která v r. 1994 publikovala studii o rozšíření kostřavy ametystové (*Festuca amethystina*) v Polsku. Důkladným terénním průzkumem zjistila, že tento dříve přehlížený světlomilný lesní druh zde má několik desítek lokalit a je do značné míry vázaný na vegetaci subkontinentálních doubrav. Současně upozornila na mizení kostřavy na mnoha lokalitách, zřejmě zapříčiněné šířením stínomilných dřevin. Tento příběh by nebyl tak zajímavý, kdyby druhů s podobnými ekologickými nároky, charakterem rozšíření a podobnými příčinami ohrožení nerostl ve střední Evropě větší počet. Jde o skupinu světlomilných druhů s řídce roztroušeným výskytem na neextrémních stanovištích a současně s omezenou schopností šířit se na větší vzdálenosti. Patří sem např. zvonovec liliolistý (*Adenophora liliifolia*), hrachor hrachovitý (*Lathyrus pisiformis*), rozrazil latnatý (*Pseudolysimachion spurium*), ostřice doubravní (*Carex fritschii*), chrpa úzkoperá (*Centaurea stenolepis*) nebo žluťucha jednoduchá (*Thalictrum simplex*). Vedle světlých lesů a lesních lemů se některé z nich vyskytují i v nehnojených suchých a střídavě vlhkých trávnících. Uvedená kombinace vlastností z nich dělá druhy do značné míry ohrožené sukcesním zánikem subkontinentálních doubrav.

Máme tu tedy paradoxní situaci, kdy skupina vzácných, špatně se šířících druhů je vázána na nestabilní prostředí světlých doubrav. Nabízí se otázka, jakého původu tyto druhy jsou a zda jejich společný výskyt v subkontinentálních doubravách není jen shodou okolností. Byť jistou odpověď na tuto otázku neznáme, výsledky nejnovějších výzkumů českých vegetačních ekologů poskytují zajímavý pohled na věc – je to pohled z perspektivy jižního Uralu a jihozápadní Sibiře (viz články M. Horsáka a M. Chytrého v Živě 2010, 3: 118–120; 4: 166–168). Zde se v zeměpisných šířkách odpovídajících střední Evropě vyskytují světlé březoborové lesy, které se druhovým složením nápadně podobají subkontinentálním doubravám. K dominantám jejich podrostu patří válečka prapořitá (*Brachypodium pinnatum*) nebo třtina rákosovitá (*Calamagrostis arundinacea*), běžně zde rostou třeba bukvice lékařská nebo svízel severní. Na západních svazích jižního Uralu, kde probíhá východní hranice rozšíření dubu letního, se dokonce vyskytují světlé dubové lesíky s podobným podrostem. Pro

5, 6 a 7 Zvonovec liliolistý (*Adenophora liliifolia*), chrpa úzkoperá (*Centaurea stenolepis*) a lýkovec vonný (*Daphne cneorum*) náležejí k našim rostlinným druhům nejvíce ohroženým sukcesním zánikem subkontinetálních doubrav. Snímky J. Rolečka

ozřejmění vztahu těchto společenstev ke středoevropským subkontinentálním doubravám je důležité, že zde hojně roste i několik druhů ze skupiny ve střední Evropě vzácných lesních světlomilů, např. hrachor hrachovitý, zvonovec liliolistý nebo rozrazil latnatý. Zdá se tedy, že sibiřské březoborové lesy i uralské doubravy jsou regionálními analogy subkontinentálních doubrav a uvedené druhy jsou přirozenou součástí všech tří společenstev. Jejich vzácný výskyt ve střední Evropě může mít historické kořeny: dříve byly častější, dodnes však přežily jen tam, kde nebyly vystaveny konkurenci stínomilných lesních dřevin.

Srovnání subkontinentálních doubrav se sibiřskými a uralskými lesy nabízí i hypotetické vysvětlení historického původu vegetace subkontinentálních doubrav. Výsledky paleoekologických studií ukazují, že po skončení poslední doby ledové (asi 9 500 př. n. l.) se ve střední Evropě i na jihozápadní Sibiři rozšířila lesní vegetace s dominancí borovice lesní (*Pinus sylvestris*) a břízy bělokoré (*Betula pendula*). Klima ve střední Evropě bylo i přes rychlé oteplování stále chladnější než dnes, suché a relativně kontinentální, tedy zřejmě docela podobné klimatu jihozápadní Sibiře. Předpokládáme proto, že i březoborové lesy v obou oblastech mohly mít podobné druhové složení. Avšak zatímco ve střední Evropě se s dalším oteplováním a postupným zvlhčováním klimatu začaly šířit náročné širokolisté dřeviny, na Sibiři, kde kontinentální klima přetrvalo, přežily březoborové lesy a jejich světlomilný podrost dodnes. Za předpokladu konzervativního vývoje jejich druhového složení si tedy ze současné podoby sibiřských březoborových lesů můžeme udělat představu o druhovém složení březoborových lesů starého holocénu ve střední Evropě.

Protože dub patřil k prvním náročnějším dřevinám, které osídlily střední Evropu, můžeme druhou polovinu starého holocénu (asi 8 500–7 000 př. n. l.) označit za hypotetické období vzniku archaických typů subkontinentálních doubrav. Od středního holocénu, zejména pak od jeho druhé poloviny (asi 5 000 př. n. l.) docházelo k postupnému ústupu světlých nížinných lesů, především v důsledku šíření buku a později habru. Nám už dobře známá skupina vzácných světlomilných lesních druhů může indikovat lokality, kde k tomuto vývoji z různých důvodů v průběhu celého holocénu nedošlo. Mohlo to být v důsledku trvalého lidského vlivu (neolitičtí zemědělci začali přetvářet krajinu už v 6. tisíciletí př. n. l., o předchozím vlivu lidí v mezolitu toho zatím moc nevíme), ale v úvahu přicházejí i přírodní faktory, např. pastva velkých divokých býložravců (např. zubr, pratur) nebo požáry. Ať už byly příčiny tohoto jevu jakékoli, uvedené indicie svědčí o tom, že v našich subkontinentálních doubravách přežívá část druhového bohatství světlých lesů starého holocénu.

Významné lokality subkontinentálních doubrav u nás

Pokud vás toto lesní společenstvo zaujalo, možná budete chtít navštívit některou z jeho lokalit v České republice. Dále proto uvádím příklady území, kde se vyskytují jeho rozsáhlejší nebo jinak významné porosty. Asi nejvhodnější pro seznámení s fenoménem subkontinentálních doubrav je oblast ležící zhruba mezi Velkými Pavlovicemi a hraničním hřbetem Bílých Karpat na jihovýchodní Moravě. Jednak se zde nachází Dúbrava u Hodonína, která je plošně i floristicky asi nejlépe zachovaným porostem subkontinentálních doubrav ve střední Evropě. Ze vzácných světlomilných druhů se tu vyskytují např. ostřice doubravní, kostřava ametystová, žluťucha jednoduchá, chrpa úzkoperá, mečík bahenní (*Gladiolus palustris*), jestřábník oněžský (*Hieracium onegense*) nebo lýkovec vonný (*Daphne cneorum*). V nedalekém lese Kapánsko u Dolních Bojanovic je zase možné pozorovat fragmenty subkontinentálních doubrav na spraši, jež se sukcesí mění ve stinné mezofilní lesy. Mimo jiné jde o jedinou historickou lokalitu dnes vyhynulého lesostepního druhu bezobalky ukrajinské (*Trinia ucrainica*) na Moravě. V jihozápadní části Bílých Karpat se pak zachovaly unikátní ukázky mozaiky druhově bohatých subkontinentálních polostepních luk s roztroušenými dubovými lesíky v různých stadiích sukcese, z nichž ty prosvětlené svým druhovým složením odpovídají subkontinentálním doubravám. Zájmové druhy se zde vyskytují převážně na loukách, zato v mimořádném počtu – rostou zde např. všivec statný (*Pedicularis exaltata*), rozrazil latnatý, žluťucha jednoduchá, chrpa úzkoperá, mečík bahenní, kýchavice černá (*Veratrum nigrum*) nebo srpice karbincolistá (*Serratula lycopifolia*).

V Čechách se subkontinentální doubravy tohoto formátu nezachovaly, přesto je zde možné najít celou řadu pozoruhodných lokalit. Např. v okolí obce Dománovice u Žehuně ve středním Polabí se vyskytují fragmenty subkontinentálních doubrav a střídavě vlhkých trávníků, v nichž roste jediná populace chrpy úzkoperé a dvě ze tří populací žluťuchy jednoduché v Čechách. Pochází odtud i starý údaj o výskytu zvonovce liliolistého. Velmi cenná je i subkontinentální doubrava na návrší Zlín u Dolních Lukavic na Plzeňsku, kde roste několik regionálně významných druhů, např. plicník úzkolistý (*Pulmonaria angustifolia*) nebo hvozdík pyšný (*Dianthus superbus*). Výskyt dvou geograficky nejvýznamnějších druhů, kostřavy ametystové a lněnky zobánkaté (*Thesium rostratum*), zde již bohužel dlouho nebyl ověřen.

Řada dalších lokalit subkontinentálních doubrav se nachází v České křídové tabuli, v Českém středohoří, na Křivoklátsku, Dobříšsku, v Českém krasu, na jihovýchodním okraji Českého masivu, v předhůří Ždánického lesa i jinde. Podrobnější údaje je možné získat na internetové adrese http://sci.muni.cz/botany/rolecek/dizertacka_rolda.pdf.

Článek vznikl s podporou grantů MSM 0021622416 a AV0Z60050516.