

nými pletivy pomocí polárně lokalizovaných vynašečů PIN. Takto dochází k tvorbě auxinových gradientů — auxin se hromadí v určitých buňkách a pomocí TIR1-signální kaskády tyto buňky přiměje ke změně vývojového programu. Jak ale do tohoto modelu zapadá vývojová odpověď rostlin na změny vnějších podmínek? Jakým způsobem jsou signály z vnějšího prostředí integrovány do změny auxinového rozložení a tak do přeprogramování růstu rostliny? To jsou zásadní otázky, které zatím zůstávají otevřené.

Možným klíčem k pochopení obecného principu těchto jevů je již zmíněný objev prof. Bohumila Němce, že v průběhu gravitropní odpovědi vnímají rostliny zemskou tíži sedimentací specializovaných orgánů — statolitů, které obsahují škrobová zrna. Prof. Němec tento objev učinil současně se svým německým kolegou G. Haberlandtem v rámci teorie dráždivosti. Moderní poznatky ukazují, že tato „statolitová“ představa gravitropismu a v té době konkurenční představa „hormonální“ jsou dva nepostradatelné elementy téhož procesu, kdy sedimentace statolitů je přeložena do gravitrop-

ní růstové odpovědi prostřednictvím řízeného toku auxinu.

V kořenové špičce se statolity nalézají v buňkách vnitřní kořenové čepičky, které se tím stávají orgánem vnímání gravitace. Ve stejných buňkách se nachází také auxinový vynašeč PIN3, který je za normálních podmínek lokalizován symetricky v plazmatické membráně a navíc v malých membránových váčcích, které protein PIN3 v buňce nepřetržitě transportují podél buněčné kostry — aktinového cytoskeletu. V momentě tzv. gravitropní stimulace, kdy vnější podmínky způsobí změnu orientace kořene vzhledem ke směru zemské tíže, se těžké statolity přesypou na „novou“ spodní stranu buněk. Jelikož statolity jsou napojeny na aktinová vlákna, dojde k reorganizaci aktinového cytoskeletu v buňce a tím ke změně transportních drah váčků obsahujících PIN3. Takto se původně symetricky rozmístěný PIN3 přednostně přesouvá ve směru působení gravitace na „novou“ spodní stranu buněk kořenové čepičky a auxinový tok je přeměřován na spodní stranu kořene. Hromadění auxinu na spodní straně kořene zde inhibuje prodlužovací

růst, kořen roste asymetricky a ohýbá se ve směru působení gravitace — dochází k tzv. gravitropní odpovědi. Tento mechanismus umožňuje rostlině velmi rychle reagovat na změny vektoru zemské tíže, téměř okamžitě přeměřovat auxinový transport a dosáhnout takto adaptační vývojové změny.

Zdá se, že i ostatní rostlinné vývojové procesy, ve kterých auxin figuruje jako koordinační signál, používají obdobný mechanismus, kdy změna buněčné polaridy proteinů PIN vede k přeměřování toku auxinu. Takové experimentální indicie byly získány kromě gravitropismu také pro fototropismus (asymetrický růst orgánů vedoucí k ohybu za světlem), embryonální vývoj, zakládání a vývoj orgánových primordií, fylogenetické uspořádávání květů a listů, nebo pro tvorbu a regeneraci vodivých pletiv. Je tedy možné, že integrace vnějších a vnitřních signálů na úrovni mezibuněčného polárního transportu auxinu je jedním z hlavních principů, na jehož základě rostliny koordinují svůj růst a vývoj a získávají tak své nevídané adaptační schopnosti.

Jedlové lesy v České republice

Karel Boublík

V přirozených podmínkách by listnaté opadavé lesy pokrývaly většinu našeho území (viz též článek J. Fanty na str. 18). Výskyt jehličnatých lesů se předpokládá na místech nevhodných pro listnaté dřeviny — ve vyšších polohách pohraničních hor (smrčiny) a na stanovištích příliš suchých nebo mokřích (skalní bory, rašelinné bory, podmáčené jedlové smrčiny). Porosty s dominantní jedlí bělokorou (*Abies alba*) zaujímají zvláštní postavení — vyskytují se jak v rámci rozšíření listnatých lesů, tak i na stanovištích pro listnáče méně vhodných. Pojďme si tedy přiblížit jejich ekologii a vegetační variabilitu a podívat se na jejich možný původ.

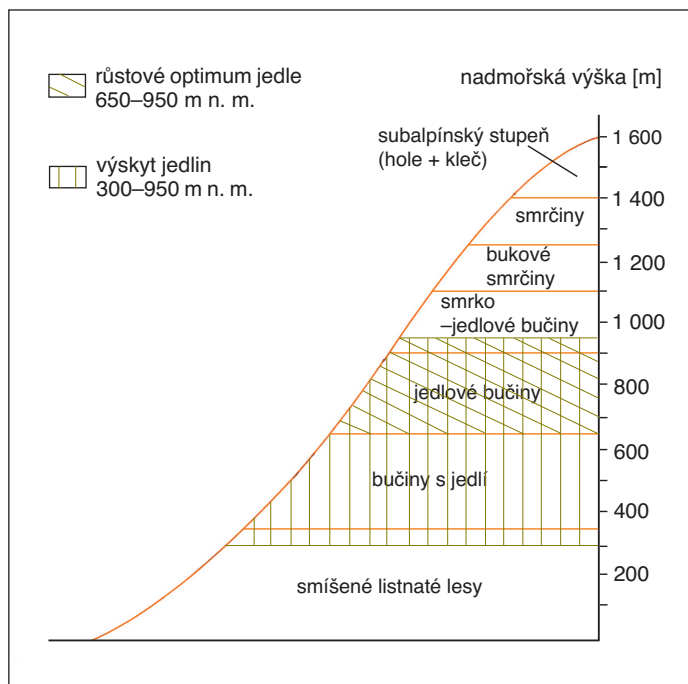


Ekologie jedle a jedlin

Ekologii jedle byly věnovány příspěvky v minulém ročníku *Živa* (2006: 3, 108–110; 5: 205–206), proto se na úvod omezíme jen na nejdůležitější informace. Jedle bělokorá je schopna v mládí dlouhodobě snášet stín pod dospělými porosty. Proto se podílí na přirozené klimaxové vegetaci středoevropských pahorkatin, vrchovin a hor. V nižších polohách České republiky by byla vtroušena do smíšených listnatých lesů, výše se podílí na skladbě bučin, jedlových bučin a smrkojedlových bučin. V jedlových bučinách — zhruba v rozmezí nadmořských výšek 650 až 900 m — nachází jedle, dřevina náročná na vzdušnou a půdní vlhkost, své růstové optimum (viz obr.) a dosahuje výšky až 60 m. Se stoupající nadmořskou výškou podíl jedle klesá a její horní výskyt obvykle končí v bukových smrčinách, tedy kolem 1 200 m n. m. Na základě výzkumů přirozených lesů Ukrajiny se však v poslední době ukazuje, že je schopna stoupat ve stromové formě až na horní klimatickou hranici lesa do poloh kolem 1 500 m (Žárník a Holuša 2005). Na stanovištích neovlivněných vysokou hladinou podzemní vody jedle přirozeně nevytváří dlouhotrvající porosty, v nichž by převládala, ale v lesích, které jsou považovány za přirozené, se za takových podmínek vyskytuje jako vtroušená nebo přimíšená dřevina. Výjimkou mohou být stanoviště trvale podmáčená (s půdním typem glej), kde lze očekávat její vysoké zastoupení až dominanci; přirozené porosty tohoto charakteru se však na našem území nezachovaly.

Zajímavým fenoménem, o kterém se v odborných geobotanických kruzích často vedou spory, je výskyt porostů s dominantním zastoupením jedle na stanovištích, kde

Bývalý selský les na Holém vrchu u Polné na Šumavě (Vojenský újezd Boletice). Smíšený porost jedle, smrku a borovice je výškově a věkově bohatě diferencovaný a patří ke společenstvu květnatých jedlin se svízelem okrouhlostým (Galio rotundifolii-Abietetum)



Schematický náčrt přirozené vegetační stupňovitosti České republiky s vyznačením růstového optima jedle (šikmě šrafování) a výskytu jedlin (svislé šrafování). Podle K. Boublíka kreslil S. Holeček

by se pravděpodobně mohly výrazně uplatnit listnaté dřeviny, zejména buk. Původ těchto porostů je někdy spojován s působením stanovištních faktorů, které by mohly vylučovat či potlačovat výskyt listnáčů; obvykle se uvádějí mikroklimatické (pozdní mrazy) či půdní podmínky (zamokření půd) (Husová 2000). Podle jiné teorie je za vysoké zastoupení jedle odpovědná činnost člověka. Jedli totiž vyhovuje lesní pastva a sběr lesní hrabanky jako steliva pro dobytek, tedy způsob hospodaření, který se ve střední Evropě praktikoval zhruba do poloviny 20. stol. Dnes se s takovým charakterem využívání lesa lze stále ještě setkat v jihovýchodní Evropě. Přirozené obnově jedle by podle této teorie mělo vyhovovat časté narušování půdního povrchu pasoucím se dobytkem a ochuzování a okyselování substrátu hrabáním steliva (Málek 1983). Dosud nevyjasněný je vliv okusu zmlazených jedlí hospodářskými zvířaty, ale pozorování z ukrajinských Karpat naznačuje, že skot dává přednost listnatým dřevinám před jedlí (pozorováno ve směsi habru a jedle). Některé současné porosty jedlin tedy mohou být pozůstatkem bývalých seškových lesů intenzivně využívaných k pastvě, jiné možná vděčí za svůj vznik lesním hospodářům, kteří mohli jedli preferovat při výchově porostů.

Rostlinná společenstva jedlin

Jak již bylo naznačeno, jedlové lesy se u nás vyskytují v rámci výškového rozšíření listnatých lesů (nejčastěji mezi 400 a 800 m n. m., viz obr.). Od nich se nápadně liší celoročně nízkým světelným požitkem pod korunami, což silně ovlivňuje výskyt druhů v podrostu. Zatímco v listnatých lesích jsou hojně geofyty (vytrvalé byliny s obnovovacími pupeny pod povrchem půdy přežívající obvykle cibulemi, hlízkami nebo oddenky) a druhy vázané na příznivější formy humusu mul nebo moder — např. kyčel-

nice cibulkonosná (*Dentaria bulbifera*), kyčelnice devítilistá (*D. enneaphyllos*), hrachor jarní (*Lathyrus vernus*), v jedlinách tuto ekologickou skupinu druhů najdeme vzácněji. Zato jsou jedliny relativně bohaté na různé druhy mechorostů — často se vyskytuje např. zpeřenka tamaryšková (*Thuidium tamariscinum*), travník Schreberův (*Pleurozium schreberi*), dvouhrotec chvostnatý (*Dicranum scoparium*), rohozec trojlaločný (*Bazzania trilobata*) — a na acidofyty (druhy snášející nebo vyžadující nízké pH půdy). Tím se nápadně podobají společenstvům smrčin. Proto také bývají jedlové lesy v některých okolních zemích zahrnovány do fytoecologické třídy *Vaccinio-Piceetea*, tedy do skupiny jehličnatých lesů. V České republice se však tradičně řadí mezi lesy listnaté (třída *Quercio-Fagetea*), protože v řadě typů jedlin rostou stejně druhy bylin jako v opadavých lesích.

Hlavními faktory odpovědnými za variabilitu vegetace jedlových lesů jsou půdní reakce, zásobení živinami a vodní režim stanoviště. Významná je také nadmořská výška, která se projevuje výskytem druhů nižších či vyšších poloh, a fytogeografická poloha, podstatná pro zastoupení druhů vázaných na určitá území (v karpatské oblasti např. bika žlutavá — *Luzula luzulina*, v jihočeské alpský migrant dřípátka horská — *Soldanella montana*).

Acidofilní jedliny

Acidofilní jedliny reprezentují dva vegetační typy. Brusnicové jedliny s častou příměsí borovice (*Vaccinio vitis-idaeae-Abietetum*) se vyskytují na velmi kyselých půdách (často na podzolech). Některé porosty pravděpodobně vděčí za svůj vznik pastvě dobytka a hrabání steliva, které mohly prohloubit již tak na živiny chudé půdní poměry a tím umožnit rozvoj acidofilních druhů. Chudému bylinnému patru obvykle vládne brusnice borůvka (*Vaccinium myrtillus*), častá je metlička křivolaká (*Avenella flexuosa*). Bohatě je naopak mechové patro, kde často rostou bělomech sivý (*Leucobryum glaucum*), rohozec trojlaločný, dvouhrotec čeritý (*Dicranum polysetum*) nebo travník Schreberův. Tento vegetační typ se u nás vyskytuje jen

Komplex jedlin u Maršova v přírodním parku Bílý potok na jihozápadní Moravě. Dolní partie svahu pokrývají bohaté sutové jedliny, horní a střední části svahů acidofilní jedliny. V korunách jedlí je hojně jmelí bílé jedlové (*Viscum album subsp. abietis*), některé jedle odumírají

v Českém masivu — roztroušeně v podhůří Šumavy, vzácně v Třeboňské pánvi, na Českomoravské vrchovině a v Hrubém a Nížkém Jeseníku (obvykle na písčitéch nebo štěrkovitých půdách na rozpadech žul nebo na kvarcitech a říčních písčích).

Na pokryvnost mechorostů jsou chudší jedliny s dominantními travinami metličkou křivolakou, bikou bělavou (*Luzula luzuloides*) a třtinou rákosovitou (*Calamagrostis arundinacea*), které se řadí do méně acidofilních společenstev asociace *Luzulo-luzuloidis-Abietetum* (viz obr.). Ve srovnání s předchozím vegetačním typem umožňují příznivější půdní podmínky výskyt druhů relativně bohatších stanovišť — např. šťavel kyselý (*Oxalis acetosella*), ostružiník maliník (*Rubus idaeus*) nebo jestřábník zední (*Hieracium murorum*). Společenstvo nejeví vazbu na určitou fytogeografickou oblast, vyskytuje se jak v Českém masivu (zejména jižní polovina Čech), tak v moravských Karpatech (Moravskoslezské Beskydy), a to na půdách neovlivňovaných vysokou hladinou podzemní vody — zejména na kambizemích a kryptopodzolech. Vzácněji je lze najít na občas zamokřených půdách (pseudoglejích), kde rostou vlhkofilní druhy — např. metlice trsnatá (*Deschampsia cespitosa*), přeslička lesní (*Equisetum sylvaticum*), ostrice třellicovitá (*Carex brizoides*). Takové vlhkofilní porosty bývají někdy hodnoceny jako samostatné společenstvo (asociace *Luzulo pilosae-Abietetum*, Husová 2000).

Květnaté jedliny

Květnaté jedliny jsou v České republice zastoupeny dvěma vegetačními typy lišícími se zejména vodním režimem půd. Květnaté jedliny se svízelem okrouhlostým (*Galium rotundifolium*) — asociace *Galio rotundifolii-Abietetum* — představují společenstvo půd neovlivněných vysokou hladinou podzemní vody (zejména kambi-



Svahový jedlový suťový les svazu Tilio–Acerion s dominantní kapradí samcem (Dryopteris filix–mas) a devěsilem bílým (Petasites albus) u Čenkovy Pily v údolí Otavy (Národní park Šumava)

zemí). V bylinném patře se kromě acidofytů typických pro předchozí společenstva vyskytují druhy mezotrofních lesů, např. ostřice prstnatá (*Carex digitata*) a pitulník horský (*Galeobdolon montanum*). Ve vrchovinách přibývají druhy bučin — svízel vonný (*Galium odoratum*) a žindava evropská (*Sanicula europaea*) nebo vrbiha hajní (*Lysimachia nemorum*), v pahorkatinách a říčních údolích naopak rostliny světlých lesů nižších poloh — např. strdivka nicí (*Melica nutans*) nebo zvonek broskvolistý (*Campanula persicifolia*). Rozšíření je podobné jako v případě společenstva *Luzulo luzuloidis–Abietetum*, v moravských Karpatech jde pravděpodobně o nejhojnější společenstvo jedlin (zajména v Javorníkách a Vizovických vrších).

Druhým typem jsou maloplošné prameništňi jedliny (*Carici remotae–Abietetum*) vyskytující se na půdách dlouhodobě (gleje) nebo dočasně (pseudogleje) zamokřených. Výjimečně byly zaznamenány i v nivách potoků. Ve stromovém patře se často vyskytuje olše lepkavá (*Alnus glutinosa*), v bylinném vystupuje jako dominanta přeslička lesní. Vlhké až mokré půdy indikují i další druhy rostlin, např. pryskyřník plazivý (*Ranunculus repens*), ostřice řídkoklasá (*Carex remota*), blatouch bahenní (*Caltha palustris*) či krabilice chlupatá (*Chaerophyllum hirsutum*). Prameništňi jedlové lesy jsou dosti vzácným společenstvem, vyskytují se zejména v Pošumaví, ale známe je i z jiných míst České republiky (Českomoravská vrchovina, Vsetínsko).

Vápnomilné jedliny

Vápnomilné jedliny (*Pyrolo secundae–Abietetum*) jsou nejvzácnějším a zároveň maloplošným společenstvem jedlových lesů České republiky. Jejich výskyt je vázán na vápencové půdy v okolí Černé v Pošumaví (Grulich 2006), dále se vyskytují u Mezihoří u Skutče a na svahu Suchého žlebu v Moravském krasu. S květnatými jedlinami sdílí mnoho mezofilních druhů, liší se však přítomností druhů světlých a vápnitých

stanovišť, jako jsou např. válečka prapořitá (*Brachypodium pinnatum*), pěchava vápnomilná (*Sesleria caerulea*), pryšec chvojka (*Euphorbia cyparissias*), klinopád obecný (*Clinopodium vulgare*) a mnohé další.

Suťové jedliny

Nitrofilní jedlové lesy patřící ke svazu lesů suťových (*Tilio–Acerion*) jsou typické pro svahy a vrcholové partie kopců (viz obr.). V Českém masivu jsou rozšířeny v jihozápadních, jižních, středních a východních Čechách a na jihozápadní Moravě. Roztroušeně se vyskytují také v moravských Karpatech. Půdami jsou obvykle rankery nebo přechody rankerů ke kambizemím. K dominantní jedli ve stromovém patře přistupují javor klen (*Acer pseudoplatanus*), lípa srdčitá (*Tilia cordata*) a l. velkolistá (*T. platyphyllos*). Bylinnému patru často dominují kapradiny — např. kaprad samec (*Dryopteris filix–mas*), typické jsou druhy bohatých půd dobře zásobených dusíkem: bažanka vytrvalá (*Mercurialis perennis*), samorostlík klasnatý (*Actaea spicata*), kaskost smrdutý (*Geranium robertianum*), kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*) či netýkavka nedůtklivá (*Impatiens noli–tangere*). V suťových jedlinách obvykle chybějí acidofilní druhy.

Jedliny v kontextu České republiky

Nejrozsáhlejší porosty jedlových lesů se zachovaly v Pošumaví, kde je najdeme na desítkách hektarů. Nejproslulejší je v tomto ohledu Vojenský újezd Boletice (Grulich a Vydrová 2004), kde se dosud vyskytují relikty někdejších selských lesů (viz obr.). Částě jsou jedliny v údolích řek v Českém masivu (např. na Střele, Lužnici, Vltavě, Bílém potoce na jihozápadní Moravě, viz obr.). Na plošinách se s jedlinami setkáme na Křivoklátsku, Dobříšsku, Českomoravské vrchovině, v okolí Kostelce nad Černými lesy i jinde. V moravských Karpatech se vyskytují maloplošně zejména v blízkosti obcí a samot, což podporuje hypotézu o antropogenním vzniku mnohých jedlových lesů. Hojně jsou např. v okolí Malých Karlovic, Ratiboře u Vsetína, Lidečka či Francovy Lhoty. Řada porostů zaznamenaných v polovině 20. stol. zejména v severní

Acidofilní svahová jedlina (Luzulo luzuloidis–Abietetum) se smrkem a dominantní třtinou rákosovitou (Calamagrostis arundinacea) u Záhvozdí ve Vojenském újezdu Boletice na Šumavě. Snímky K. Boublíka

části České republiky (Jizerské hory, Rychlebské hory) už zanikla.

Jedli ve většině jedlových porostů doprovází smrk ztepilý (*Picea abies*), méně často pak borovice lesní (*Pinus sylvestris*), buk lesní (*Fagus sylvatica*), lípy, javory a duby (*Quercus* sp. div.). Výskyt ostatních stromových dřevin je ojedinělý. Celkově lze konstatovat, že v bylinném patru jsou nejčastějšími průvodci jedlin běžné lesní druhy — šťavel kyselý, ostružiník maliník, starček vejčitý (*Senecio ovatus*), brusnice borůvka a metlička krivolaká.

Ochrana jedlin

Jedliny najdeme v České republice na široké škále stanovišť a substrátů a v různých fytogeografických oblastech, což je příčinou jejich poměrně vysoké diverzity, která je srovnatelná s diverzitou našich bukových lesů. V jedlinách většinou nenajdeme druhy vzácné, ohrožené a chráněné, přesto lze jedlové lesy považovat za významné obohacení naší lesní vegetace. Problémem však zůstává, že na většině území republiky není jedle schopna odrůstat, protože její zmlazení (které bývá často poměrně hojné) likviduje přemnožená spárkatá zvěř. Pro zachování jedlin jakožto specifického a dosti vzácného vegetačního typu, který vznikl v řadě oblastí pravděpodobně lidskou činností, by se jistě dalo udělat mnoho. Samozřejmě se již stává ochrana semenáčků jedle před okusem zvěře či zvyšující se zastoupení jedle v umělé obnovovaných porostech. Další možností by mohlo být obnovení starých způsobů hospodaření (např. hrabání steliva a lesní pastvy) na vybraném území bohatém na jedli. Tyto činnosti jsou sice zákonem zakázané, ale jedlinám, jako společnému výtvaru přírody a člověka, by mohly pomoci.

Zpracování článku bylo podpořeno grantem GA ČR (206/05/0020) a výzkumným záměrem Botanického ústavu AV ČR (AVOZ60050516).