Původ travinné vegetace slatin v Čechách: sukcese kontra cenogeneze

The origin of grassland vegetation of fen peats in the Czech Republic: succession versus coenogenesis

Jiří Sádlo

Věnováno památce Josefa Holuba

Botanický ústav AV ČR, CZ-252 43 Průhonice, Česká republika

Sádlo J. (2000): The origin of grassland vegetation of fen peats in the Czech Republic: succession versus coenogenesis. – Preslia, Praha, 72: 495–506. [In Czech]

Current interpretations based on palynological data consider the vegetation of fen peats (calciphilous mires) young and human-made because of its development from deforested alder woodlands. However, this oppinion can be accepted only when succession of the majority of stands is considered. Regarding the coenogenesis of plant communities (i. e. the historical development of vegetation units), this vegetation in the Czech Republic is a relic from the early Holocene. Palaeochoric (e. g. endemic) taxa which are crucial for fen peat communities survived from this period through a system of open refugial patches. These small plots resistent to woodland invasion are documented by using examples from the recent landscape.

Keywords: Palynology, historical botany, calciphilous mires, refuges

Úvod

Slatiny, tedy celkově oligotrofní, avšak vápnité mokřady akumulující organogenní půdy (fen, anmoor), mají u nás centrum svého rozšíření v nižších částech České tabule. Vyznačují se specifickou flórou i vegetací. Převládají nízkostébelná travinná společenstva jednotek *Molinietalia* a *Scheuchzerio-Caricetea fuscae*, přítomna jsou i společenstva např. jednotek *Phragmitetea* či *Charetea* (Sádlo et al. in press). Původ a holocénní vývoj travinných typů této slatinné vegetace jsou předmětem této poznámky.

Současný převládající názor na historický vývoj této naší vegetace lze shrnout takto: Tato vegetace je pokládána za historicky poměrně mladý typ, alespoň z největší části vzniklý teprve po antropogenním odlesnění, a to na místě někdejší stromové vegetace (hlavně olšin), která pokrývala mokřady před počátkem zemědělské činnosti (Moravec & Rybníčková 1964, Rybníček & Rybníčková 1974, 1992, Rybníčková 1974, Peichlová 1977, Moravec 1994, Rybníčková & Rybníček 1996a). Také přítomnost a charakter rozšíření některých slatinných druhů v Čechách jsou vykládány jako výsledek změn v krajině daných aktivitou člověka (*Carex davalliana* – Rybníček in Holub 1996).

Autoři to dokazují opakovanými nálezy dvoustupňových sedimentových a palynologických sekvencí vysvětlovaných jako podložní olšina (často se sedimentačním hiátem způsobeným destrukcí humolitu biologickou aktivitou olše – Rybníček & Rybníčková 1987) a nadložní ostřicový mokřad či mokrá louka. Kontinuální holocénní přetrvání mokřadní vegetace bylo na podobných lokalitách prokázáno jen v případě rákosin (Rybníčková & Rybníček 1972, Rybníčková et al. 1975, Jankovská 1980).

S tímto dosavadním názorem na vznik vegetace v důsledku druhotného odlesnění zčásti nesouhlasím. Rád bych tuto problematiku dále komentoval a navrženou alternativní interpretaci doložil jak teoretickými důvody, tak konkrétními příklady.

Možnosti a omezení interpretací pylových analýz

Funkce pylové analýzy je pro výzkum vývoje naší vegetace nezastupitelná a její metodická či interpretační omezení jsou v palynologii stále otvíraným a bohatě diskutovaným tématem (jen v poslední době např. Jankovská 1997a). Přesto se v konkrétních situacích těmto omezením nedává vždy patřičná váha. Zopakujme, že výpověď, kterou pylové analýzy podávají o vegetaci v určité krajině, je vždy nutně zkreslená, a to ze dvou protichůdných příčin. Analýza shrnuje informaci z většího prostoru a z určitého časového intervalu, a tím smazává vliv rozdílů v produkci a přenosu pylu různých druhů, vliv skladebných heterogenit ve společenstvech a vliv vegetační mozaiky složené z více společenstev. A vzhledem k úzkému sloupci odebíraného humolitu může zároveň výpověď silně zkreslit i velmi lokální odlišnost poměrů vegetačních nebo tafonomických (tj. úložných – cf. Larsson & Sernander 1935, Calcote 1998, Davis et al. 1998). To vše silně omezuje možnost palynologicky dokázat maloplošné a krátkodobé vegetační jevy. Ale právě ty mohou být pro vývoj a přežívání vegetace rozhodující.

Za těchto okolností tedy nelze na základě výlučně palynologických dat udělat obecnější závěry o cenogenezi slatinné travinné vegetace. Ze zmíněné sekvence můžeme vyvodit pouze to, že velké rozlohy olšin se po odlesnění změnily v bezlesé mokřady. To sice dokazuje nepůvodnost existence těchto mokřadů, ale nikoli samotnou nepůvodnost skladby jejich vegetace. Palynologické studie pouze popisují sukcesi na většinovém typu stanovišť a takový sukcesní popis mnoho neříká o cenogenezi nelesní vegetace ani o vývoji výjimečných refugiálních biotopů. Jinými slovy, co nebylo palynologicky prokázáno, nemusí tím být ještě vyvráceno. A konečně je výpovědní hodnota palynologie snížena nerovnoměrností palynologických informací o českých mokřadech. Většina údajů totiž pochází z pohraničních hor a podhůří, kdežto právě biotopy slatinné, vázané na teplejší části České kotliny, byly dosud studovány jen málo; podrobněji zejména Hrabanov (Losert 1940, Pacltová & Hubená 1994) a Jestřebí (Jankovská 1992).

Otázka původu slatinných druhů

Z interpretace vzniku luk z olšin (Rybníčková & Rybníček 1996a) vyplývá, že dnešní slatinná vegetace sestává z dvou skupin druhů:

(a) paleochorní (tj. svým původem relativně starší) druhy, které pocházejí z nelesní vegetace staršího holocénu a byly schopny přežít i ve stinných mokřadních olšinách a olšových močálech. Lze ovšem předpokládat, že průchod nelesní flóry selekčním sítem života v olšinách silně omezil její druhové bohatství. Do této skupiny patří druhy s paleochorním původem a dnešním běžným výskytem v mokrých lukách. Patrně je jich celá řada, ale které to jsou, nelze ve většině případů přímo (palynologicky) prokázat. Může jít např. o *Caltha palustris*[1], *Filipendula ulmaria*, *Lychnis flos-cuculi*, *Crepis paludosa*, *Valeriana dioica*, *Myosotis palustris*, *Carex nigra*, *Cirsium palustre*, *C. oleraceum*, *Cardamine pratensis* aj.

1 Nomenklatura taxonů je uvedena podle práce Neuhäuslová & Kolbek (1982).

(b) apochorní (tj. novější) druhy, které v období po antropogenním odlesnění imigrovaly z jiných biotopů nebo z jiných území. S jistotou sem patří velká skupina lučních druhů třídy *Molinio-Arrhenatheretea*. O které konkrétní druhy však jde, lze opět spíše jen odhadovat. V úvahu přicházejí zejména druhy přesahující dodnes do slatinných luk ze sušších nebo eutrofních biotopů, jako *Galium album*, *Crepis biennis*, *Centaurea jacea*, *Geranium pratense*, *Rumex acetosa* či *Alopecurus pratensis*.

Takto lze jistě vysvětlovat původ většiny běžných druhů slatinných stanovišť. Paradoxně však stále zůstává problematický původ druhů celkově vzácnějších a zároveň pro slatiny specifických. V Čechách totiž diferencuje slatiny od jiných biotopů zejména tato skupina druhů: *Allium angulosum*, *Calamagrostis varia*, *C. stricta*, *Carex davalliana*, *C. hostiana*, *C. lepidocarpa*, *C. melanostachya*, *Cladium mariscus*, *Dactylorhiza *bohemica*, *Dianthus superbus*, *Eleocharis quinqueflora*, *Epipactis palustris*, *Eriophorum latifolium*, *Galium *wirtgenii*, *Gladiolus paluster*, *Juncus subnodulosus*, *Ligularia sibirica*, *Linum perenne*, *Liparis loeselii*, *Pinguicula *bohemica*, *Ostericum palustre*, *Parnassia palustris*, *Phyteuma orbiculare*, *Polygala amarella*, *Schoenus nigricans*, *S. ferrugineus*, *Sesleria uliginosa*, *Thalictrum flavum*, *T. simplex*, *Thesium ebracteatum*, *T. rostratum*, *Tofieldia calyculata*. Lze je charakterizovat takto: (1) Jsou světlomilné, takže trvalý růst v stinných olšinách nesnesou (jsou však s to přežívat v polootevřených fázích olšin). (2) Většinou jsou „kalk-oligotrofní", tedy silně vázané na stanoviště vápnitá, ale chudá na ostatní živiny (zejména na dusík a fosfor). (3) Jejich velká část má středoevropské až boreálně-kontinentální rozšíření. (4) Mnohé z nich mají dnes ve střední Evropě největší rozšíření ve vysokohoří (zejména v Alpách, Karpatech), zatímco nížinné populace mají ráz vysloveně refugiální. Pokud tyto druhy byly přítomny ve střední Evropě už ve starém holocénu, tak tehdy nejspíš rostly v příhodnějším klimatu nižších poloh (Zlatník & Kavinová 1966), kdežto do hor migrovaly teprve během holocénního oteplování (je to vlastně opak dealpinů, cf. Skalický 1990).

V mnoha jednotlivých případech lze vyslovit hypotézu o jejich apochorii, případně podepřenou chyběním v paleobotanických datech. Např. u *Carex davalliana* předpokládá Rybníček (in Holub 1996) poměrně pozdní migraci z oblastí Alp; u *Ligularia sibirica* na Dokesku lze spekulovat o introdukci (Kneblová 1950 – o autochtonním původu však svědčí pozdější nález druhu i na Šumavě) apod. Celkově však je reliktní fenomén slatinných druhů rostlin i celých společenstev a lokalit natolik výrazný, že žádá nějaké komplexnější vysvětlení. Navíc odmítnutí reliktnosti slatinného rostlinstva by bylo v ostrém rozporu s prokázanou reliktností řady druhů slatinných měkkýšů (Ložek 1964, 1973).

Abychom ukázali, jak mohla jmenovaná skupina druhů i příslušná společenstva během holocénu přežívat, je třeba předpokládat nějaký způsob přetrvání nelesních slatinných míst během lesnatých období holocénu. Znamená to najít mechanismus, jakým v prostředí slatin komunikovalo přirozené bezlesí staroholocénní s antropogenním bezlesím mladého holocénu.

Stanovištní a vegetační poměry slatin během holocénu

Vápnité močály charakteru slatin existovaly v Čechách již koncem pleistocénu (Dohnal 1956) a v málo zalesněné krajině starého holocénu byla vápnitá většina mokřadů. Dokládají to sedimenty limnické (jezerní křídy, gyttja) a palustrické (almy, jíly a slíny, bažinné

spraše). Slatinné byly dokonce mnohé mokřady, z nichž vznikla dnešní rašeliniště (Klečka 1930, Ložek 1973, Němeček et al. 1990), a vyskytovaly se i v územích mimo dnešní rozšíření slatin (Havlíček 1995). Je zřejmé, že tak širokému rozšíření vápnitých mokřadů a pestrosti jejich biotopů odpovídal i rozvoj slatinné vegetace, v níž se již mohly uplatňovat četné druhy dnešních slatin.

Ráz primárního bezlesí v kontinentálním klimatu dosud mají slatiny východoevropských lesostepních oblastí. Z Baškirie (jižní Předuralí) udávají Kulikov & Filipov (1997) vápnité mokřady, kde převládá ostřicomechová vegetace blízká as. *Primulo-Schoenetum ferrugineae* Oberd. 1962 a řídké rákosiny s podrostem šášin a s několikametrovým řídkým nadrostem dřevin. Vyskytuje se např. *Carex davalliana, C. hostiana, C. lepidocarpa, C. panicea, Cladium mariscus, Juncus subnodulosus, Primula farinosa, Schoenus nigricans, S. ferrugineus a Tofieldia calyculata.* Slatinná společenstva příbuzná středoevropským tedy existují i v značně kontinentálním klimatu, blízkém některým fázím starého holocénu.

Na sklonku boreálu se parkovitá krajina uzavírala lesem (Neuhäuslová et al. 1998, Jankovská 1997b) a pravděpodobně tehdy začalo i postupné zalesňování slatin. V klimaticky příznivém středním holocénu pak byly slatiny kryty olšinami a ty pak na nich trvaly různě dlouho až do doby jejich antropogenního odlesnění (Rybníček & Rybníčková 1987). Velkoplošné intenzivní odlesnění krajiny, které by s velkou pravděpodobností zasáhlo i slatinné olšiny, je zcela nesporné vlastně teprve počínaje subatlantikem (ca 2500 B. P.), ale to neznamená, že se plochy slatinného bezlesí nemohly objevovat už mnohem dřív, a to z několika nezávislých příčin:

(1) Cyklická sukcese olšin

Stromové patro olšiny se neudrží zapojené neomezeně dlouho, ale řádově jen staletí. Cyklus se skládá z těchto stádií: (i) zapojená mokřadní olšina, v níž kořeny olší mineralizují humolit, takže povrch půdy klesá; (ii) olšový močál s rozpadem stromového patra, vodou nad půdním povrchem a expanzí světlomilných druhů; (iii) otevřený mokřad s rákosinami (nebo i s rašelinnou vegetací) a s obnovenou tvorbou humolitu; (iv) mladá olšina vzniklá na humolitovém podkladu, který již odrostl úrovni podzemní vody (Pokorný et al. 1999, Jeník 1980). I když tato sukcese neumožňuje přežívání citlivějších slatinných druhů, může být otevření stromového patra významné v kombinaci s dalšími mechanismy.

(2) Stanovištní poměry ve středním holocénu

Střední holocén byl význačně teplý a vlhký (Rybníčková & Rybníček 1996b, Ralska-Jasiewiczowa & Latałowa 1996, Ložek & Cílek 1995, Horáček & Ložek 1988, Ložek 1984). Existenci slatin určuje hlavně mokré a vápnito-oligotrofní prostředí a oba tyto faktory byly v tehdejší krajině zvýrazněny. Docházelo k podmáčení v depresích (Rybníčková & Rybníček 1996b). Také prameny zásobující slatinná ložiska byly patrně hojnější a vydatnější, o čemž svědčí např. počátek intenzivní sedimentace travertinových kup (Havlíček 1995). Mokřady byly oproti dnešku vápnitější, protože uhličitany byly srážkami vyplavovány z konvexních reliéfů, kde docházelo k odvápnění, a hromadily se v slatinných mokřadech, které ve středních Čechách vyplňovaly celá údolní dna (Ložek 1980). Naproti tomu import dusíku a fosforu do mokřadů byl oproti dnešní antropogenní zátěži

velmi malý. A s výjimkou počátku atlantika, kdy byla intenzivní sedimentace nivních uloženin, nebyly po většinu středního holocénu povodně, které by rušily oligotrofii slatin v nivách.

(3) Otevřené velkoplošné mokřady

Zalesnění slatin mohlo být zpomaleno také na lokalitách trvalých stojatých vod. Např. jezero na místě dnešního rybníka Švarcenberka (Třeboňsko) přetrvávalo jako otevřená vodní plocha s mokřady hluboko do atlantika a uzavřelo se teprve okolo 5000 B. P. (Pokorný 1999). Existence jezer je velmi pravděpodobná i přímo v obvodech slatin (Jestřebsko, Dokesko) a doloženy jsou rákosové a ostřicové močály (Pokorný in verb., Jankovská 1992, Pacltová & Hubená 1994).

(4) Prameny artéských vod

V historické době byly slatiny nejrozsáhlejší a nejstabilnější na velkých vývěrech artéských vod na nížinných černavách, kde je zároveň centrum diverzity slatinné vegetace (Sádlo et al. in press). Oligotrofie těchto vod silně omezuje ecesi dřevin, a tak lze předpokládat, že tyto lokality fungovaly jako dlouhodobá refugia slatinné vegetace. Významnou roli refugia slatinných druhů měly patrně také velké travertinové kupy. Některé existovaly přímo na lokalitách dnešních slatin a zanikaly teprve v průběhu subatlantika.

(5) Souslednost velkoplošných nelesních formací

V některých oblastech Čech dokonce nelze vyloučit ani přímou komunikaci obou typů velkoplošného bezlesí – staroholocénní polootevřená krajina mohla někde přetrvat až do období, kdy již bezlesí začal udržovat člověk (Ložek 1973). Nasvědčují tomu např. fosilní malakofauny mokřadů v teplé oblasti Čech s bohatým zastoupením nelesních slatinných a xerotermních, namnoze reliktních druhů (okolí Velvar, Loun, Čelákovic – Petrbok 1924, Ložek 1995, 1986, Ložek in verb.).

(6) Disturbance olšových porostů člověkem

Počátek antropogenního odlesňování slatin je sporný. Přinejmenším už v boreálu mezolitický člověk záměrně periodicky vypaloval velké plochy krajiny a vzhledem k tomu, že sídlil i v slatinných areálech Polomených hor a Dokeska (viz např. současné výzkumy V. Cílka a kol.), lze počítat přinejmenším s vypalováním rákosin při lovu, což by omezením pokryvnosti stařiny podporovalo nízkou mokřadní vegetaci. Za počátek tvorby neolitické kulturní krajiny (zda však včetně slatin?) počítáme první neolitickou kulturu (lineární keramika, ca 6000 B. P.), a kolem 5100 B. P. byly již ve středním Polabí prokázány prvky kulturní krajiny palynologicky (Jankovská sec. Břízová 1995).

(7) Jiné typy disturbancí olšin.

Slatiny jsou hydrologicky velmi dynamické a olše je na náhlou změnu těchto poměrů značně citlivá. I dnes je běžné, že olšina zaniká po několikacentimetrovém zvýšení hladiny vody. Podobně lze předpokládat vznikání nových otevřených ploch a zarůstání starých. Pramenné vývěry se totiž stěhují – je běžné, že jednotlivé prameny se po čase ucpou a nové vznikají nedaleko od nich. V suchých obdobích se patrně velikost a počet ploch zmenšovaly, v mokrých rostly. Příčinou náhlého prosvětlení olšiny mohly být i choroby olše, činnost bobrů aj.

To vše ukazuje, že (i) slatiny byly i v lesnatém středním holocénu hojné a poměrně stabilní, ač třeba nerozsáhlé, a (ii) ecese dřevin, ale i tvorba vysokých rákosin na slatinách byly alespoň místy omezeny ve prospěch nižších a otevřených mechoostřicových porostů, které vyžadují vlhké oligotrofní prostředí narozdíl od suchomilnějších olšin a živinově náročnějších rákosin.

Sukcesně stabilní nelesní plochy na slatinách

Nelesní flóra a vegetace slatin při dnešním neobhospodařování rychle mizí sukcesí v olšiny, a to už krátce po invazi dřevin. To budí dojem, že výlučným klimaxem slatin je uzavřený stinný les. Přesto i v současnosti existují lokality dlouhodobého přirozeně se udržujícího slatinného bezlesí – drobné i větší plochy, které odolávají zarůstání uzavřenou stromovou vegetací. Porůstá je více typů nízkostébelné travinné vegetace (hlavně *Valeriano dioicae-Caricetum davallianae*), dále pro tato stanoviště specifické vysokostébelné spol. *Molinia arundinacea-Phragmites australis*, v němž mohou přežívat i slatinné druhy (Sádlo 1998) a nízký a světlý otevřený řídkoles (spol. *Alnus glutinosa-Rubus saxatilis*) s kombinací druhů olšin, slatin a teplomilných doubrav.

Smrková studánka

Lokalitu objevil Rydlo (1986) v dole budovaném kvádrovými pískovci v CHKO Kokořínsko východně od obce Deštná. První vojenské mapování, tzv. josefské (1764–1783), které je významným zdrojem informací o krajině nedlouho před počátkem intenzivního zemědělství, zde znázorňuje lesnaté svahy a travnatou potoční nivu. Podle sdělení místních obyvatel byly zde louky ještě kolem roku 1945. Dnes naprostou většinu nivy pokrývá mokrá olšina *Carici acutiformis-Alnetum* s převahou ploch trvale zamokřených až zatopených. Olšina je již strukturně plně vyvinuta, ale v bylinném patře je dosud řada světlomilných typů (např. *Trolius altissimus* a velmi hojně *Equisetum telmateia*). V ústí dolu již tyto porosty přecházejí v olšový močál zatopený větší část roku a s výskytem *Thelypteris palustris*. Jedno místo však má vývoj zcela odchylný. Na okraji nivy je svahová akumulace slatinného humolitu o velikosti asi 20 × 100 m a mocnosti asi 2 m, lokalizovaná na vrstevní pramen. Tato plocha má zřetelně zpomalenou sukcesi, dřevinami dosud nezarostla a nezarůstá. Její vegetací je *Valeriano dioicae-Caricetum davallianae*, většinou ve fázi s *Molinia arundinacea*. Lokálně je vyvinuto společenstvo *Molinia-Phragmites* a na pramenném vývěru je drobný porost as. *Eleocharietum pauciflorae*. Z významnějších druhů na lokalitě rostou např. *Epipactis palustris, Eriophorum angustifolium, Parnassia palustris, Carex davalliana* a *Eleocharis quinqueflora*. Významný je také výskyt reliktního plže *Vertigo*

moulinsiana, typického pro vápnité bažiny starého holocénu (Ložek 1964). Na celé ploše slatiny je řídce roztroušena keřovitá *Alnus glutinosa*. Na rozdíl od stromů s běžnou růstovou formou v okolní olšině jsou tyto olše zakrslé a subvitální, několikakmenné, jen asi 2 (–4) m vysoké, s nápadně drobnějšími listy (cca 50 × 30 mm) a se svazčitými krátkými letorosty. Jejich růstová forma je jistou obdobou zakrslých smrků na šumavských vrchovištích.

Dokesko a Bělsko

Rozsáhlé mokřady v celé této oblasti jsou chráněny pro svou reliktnost (výskyt např. *Ligularia sibirica, Pinguicula bohemica, Dactylorhiza bohemica*). Podobně jako na Třeboňsku, kombinuje se zde jejich přirozený základ (trvalé mokřady, snad i jezera) s dopadem pestré antropogenní historie (odlesňování, rybníkářství, změny vodní sítě při budování stok, kosení mokřadů na stelivové i senné louky, sukcese na zrušených nebo zazemňujících rybnících a v již neobhospodařovaných mokřadech. Dnes převládající absence managementu zde vede k postupné rekonstituci přirozených vegetačních poměrů. V celé oblasti jsou hojné olšiny (*Carici elongatae-Alnetum* a *Carici acutiformis-Alnetum*), všechna stadia jejich cyklické dynamiky, i kontaktní plochy odolávající ecesi olše. Na dlouhodobě neobhospodařovaných slatinných plochách (Břehyně, Baronteich, Novozámecký a Hamerský rybník, Rečkov) se stabilizují vysokostébelná společenstva *Phragmites-Sphagnum* a *Phragmites-Molinia* (Sádlo 1998) a vzácněji i společenstvo *Rubus saxatilis-Alnus* se silně rozvolněnými zakrslými olšemi.

Myslivna

Tento lesní komplex leží mezi Libochovicemi a Kostelcem nad Ohří. Na strmém zalesněném svahu je soustava svahových pramenišť. Prameniště začínají nízkými sruby okrouhle zahloubenými do měkkých pískovců. V místě každého zahloubení je pramenná mísa, pokračující po svahu širokým nezarostlým kuželem z limonitového bahna. Níže po svahu navazují mokřady s dalšími pramennými výrony; v jednom místě je tůňka (asi po odtěžení nebo přehrazení odtoku). V mokřadech převažuje sedimentace bahenní rudy, místy se na velkých plochách tvoří mechotravinná slatinná půda a na plochách s převahou *Cratoneuron* sp. strukturní pěnovce. Potůčky vytékající z pramenišť po krátkém toku svahovými rýhami vtékají pod svahem do olšiny as. *Carici acutiformis-Alnetum*. Prameniště jsou zarostlá strukturně velmi nápadným řídkolesem spol. *Alnus glutinosa-Rubus saxatilis* s dominantními druhy *Alnus glutinosa, Fraxinus excelsior* a *Betula pubescens*. Stromy jsou nízké, prosychající, pokřivené, tvoří mnohakmenné polykormony. V navazujícím keřovém patře jsou časté např. *Frangula alnus* a *Daphne mezereum*. Bylinné patro tvoří *Molinia arundinacea* a řídké porosty *Phragmites australis*, na nezarostlých prameništích bývá spol. *Molinia-Phragmites*. Stejně jako v případě následujících dvou lokalit je zde již josefským mapováním znázorněn les. Je tedy pravděpodobné, že tyto lokality setrvávaly v posledních dvou století bez velkých změn jako maloplošné lesní enklávy.

Vinařice

Pramenná část drobného lesního potůčku se slatinnou půdou a drobnými prameništi mezi obcí Vinařice (10 km J od Loun) a osadou Hvížďalka. Vegetaci tvoří řídký porost s převahou jasanu, s bohatým trávobylinným podrostem a volnými travnatými světlinami. V bylinném patře převládají *Molinia arundinacea, Brachypodium pinnatum* a místy *Astrantia major.* Dále zde rostou např. *Carex flacca, Veratrum nigrum, Clematis recta, Aconitum variegatum.* Stromy jsou vysoké, ale rostou řídce a téměř nezmlazují.

Cikánský dolík

Chráněné území v zalesněném údolí mezi Žerotínem a Bilichovem ve Džbánu. Vlastní Cikánský dolík je svahová slatina na vrstevním pramenu s bohatou trávobylinnou vegetací (dnes *Valeriano-Caricetum davallianae, Schoenetum,* spol. *Molinia-Phragmites*). Niva potoka v okolí lokality má slatiny s řídkolesem spol. *Alnus-Rubus saxatilis* a s výskytem např. *Betula pubescens, Carex davalliana, Aconitum variegatum, Carex elata, C. flava* aj. Ve slatinných trávnících roste kromě některých jmenovaných druhů např. *Phyteuma orbiculare, Thesium rostratum, Schoenus nigricans* aj. Současný stav této svahové slatiny není zcela reprezentativní vzhledem k následkům odvodnění a zalesňování i k současným ochranářským zásahům. Významná však je odolnost lokality vůči invazi dřevin. V posledních cca 120 letech byla několikrát drasticky odvodněna a zalesněna (naposledy smrkem). Přesto pokusy o zalesnění nikdy nebyly natolik úspěšné, aby se nelesní vegetace samovolně neobnovila.

Květnice

Okraj stejnojmeného chráněného území nad Novým rybníkem u Loučně na Nymbursku. Na světlou olšinu (spol. *Alnus-Rubus saxatilis*) navazuje otevřená slatina se spol. *Molinia-Phragmites* a s výskytem *Calamagrostis varia, Juncus subnodulosus* a *Carex davalliana.* Hraniční stromy olší mají opět nápadně subvitální růstovou formu. Josefské mapování na lokalitě znázorňuje úzkou nivu obklopenou lesem.

Primární bezlesí slatin

Na základě těchto nálezů lze vyvodit, že v současnosti existují slatiny, které si přirozenými mechanismy udržují bezlesí, ač jsou obklopeny lesem. Nejčastěji jsou vázány na okolí vápnitých pramenů. Mají nízkostébelnou či vysokostébelnou travinnou vegetaci nebo řídkolesy. Jejich podkladem jsou organogenní půdy (hlavně fen, anmoor), které zde nejsou destruovány mineralizací a naopak se dále tvoří. Všechny tyto typy vegetace jsou refugiem fertilních populací světlomilných slatinných druhů. Velký podíl mají druhy pokládané za paleochorní a reliktní. Mechanismus udržování bezlesí by bylo třeba zkoumat podrobněji, patrně v něm však hraje roli kombinace vlhkosti substrátu, jeho vápnitost a naopak nedostatek, resp. blokování ostatních živin (zejména dusíku a fosforu). Dnes pozorované vegetační jevy i jejich udržovací mechanismy mohly patrně půso-

bit po všechny fáze holocénu, kdy byly slatiny pod vládou lesa. Délku trvání těchto lokalit nelze snadno stanovit, ale alespoň některé odolávají sukcesi déle než 120 let. Existence těchto vysoce refugiálních ploch (byť drobných a stěhovavých) podporuje představu holocénní kontinuity populací mnohých slatinných druhů a kontinuity vývoje travinné vegetace slatin.

Primární bezlesí je tedy v případě slatin zřejmě nutno chápat v poněkud jiném smyslu, než jaký se u nás běžně tomuto pojmu přisuzuje. Patrně nešlo o stabilní nelesní enklávy, málo proměnné po většinu holocénu, jakými byly např. některé extrémní skalní biotopy. Spíše se nabízí představa dlouhodobého systému stěhovavých refugií, který ale přes poměrně krátkou životnost jednotlivých enkláv jako primární bezlesí fungoval – uchoval totiž populace paleochorních druhů i paleochorních typů vegetace.

Lze zcela souhlasit s výklady, které shrnuli Rybníčková & Rybníček (1996a), že sukcesní série vedoucí k dnešním typům nelesní vegetace byly v naprosté většině vyvolány antropogenním odlesněním. Díky reliktnímu přežívání na popisovaných refugiích však je tato vegetace svým cenogenetickým původem výrazně paleochorní. Její počátky souvisejí s primárním velkoplošným bezlesím starého holocénu a je tedy nutno klást je do doby před atlantickým klimatickým optimem (preboreál až boreál).

Závěr

Doposud převládající názor o antropogenním vzniku nelesní vegetace slatin lze přijmout, pokud jde o většinu případů lokálních sukcesí, nikoli však z hlediska její cenogeneze. Ve starém holocénu byly hojné vápnité mokřady slatinné povahy. Dnešní lokality, které bez přispění člověka dlouhodobě odolávají ataku lesa, ukazují, že na jim podobných maloplošných refugiích mohla tato vegetace přežít i v lesnatých a člověkem neovlivněných fázích holocénu. Existencí těchto lokalit lze vysvětlit přežití druhů pokládaných za starohol océnní relikty a taxonů endemitních. Původ chápaný jako sukcesní vznik velkoplošných porostů lze klást někam do období od atlantika po subatlantik (kde řazení do subatlantika je snad na většině lokalit pravděpodobnější), kdežto původ cenogenetický spadá do časného holocénu (preboreál až boreál).

Poděkování

Za cenné rady a připomínky k starším verzím textu jsem zavázán Ivanu Horáčkovi a zvláště pak Františku Krahulcovi.

Summary

Fen peats (calciphilous mires) dominated by units of *Molinietalia* and *Scheuchzerio-Caricetea* were widely distributed in lower parts of the Czech basin until the period of the intensive agriculture. In the Czech literature, fen grasslands are suggested as being only young and human-made vegetation (Rybníčková & Rybníček 1996a *inter alia*). This oppinion is based on palynological analyses showing, that these fens originated after human-made deforestation of alder woodlands and carrs. However, this approach describes only main trends of the Holocene succession in majority of sites whereas so-called coenogenesis (i.e. the historical development of vegetation units) of the fen vegetation must have been different from successional development and represented an independent process.

The recent vegetation of calciphilous mires consists of three groups of species, i. e. (a) palaeochoric species (old in terms of their origin in the vegetation) tolerant to shading by trees, which were able to survive under a woodland canopy, (b) heliophilous apochoric species (i. e. younger) which immigrated after human-made deforestation from another biotopes or areas, and (c) heliophilous palaeochoric species including endemic ones (*Pinguicula bohemica*) and those having conspicuously continental distribution *(Ligularia sibirica)*. The former two groups seem to confirm the hypothesis of young origin of fen peats (Rybníčková & Rybníček 1996a), but the latter group of species which are crucial for the composition of fen vegetation show that this vegetation had been surviving continually during the whole Holocene.

Considering the coenogenesis, the origin of these communities is associated with calciphilous wetlands allied to recent fen peats, which were natural and widely distributed in open landscape of the early Holocene. These wetland ecosystems were separated from the recent fen peats by a period of woodlands (mainly alder carrs) in the middle Holocene. However, both historical types of this vegetation were linked with each other through a system of small refuges surrounded by woodlands.

Even in the recent landscape, some localities of fen peats persist which are highly resistant to the invasion of woodland. These sites are in contact with springs and covered by short-culm fen grasslands, high-culm reeds and an open woodland consisting of sub-vital shruby forms of *Alnus glutinosa*, *Fraxinus excelsior* and *Betula pubescens* and undergrowth with many heliophilous fen species constantly present. These localities show that the expansion of woodland does not occur in absolute terms, and the fen vegetation could have survived by these refuges in wooded phases of Holocene.

The origin of fen peat vegetation regarded as successional rise of large stands can be put between Atlanticum and Sub-Atlanticum (the latter is more probable in most localities), whereas the coenogenetical origin of vegetation units lies in early Holocene (Pre-boreal and Boreal).

Literatura

Břízová E. (1995): Postglacial development of vegetation in the Labe river valley course. – In: Růžičková E. & Zeman A. (eds.), Manifestation of climate on the Earth's surface at the end of Holocene, p. 111–118, Geologický ústav AV ČR, Praha.

Calcote R. R. (1998): Identifying forest stand types using pollen from forest hollows. – The Holocene, 8: 423–432.

Davis M. B., Sugita S. & Takahara H. (1998): Patchy invasion and the origin of a hemlock-hardwood forest mosaic. – Ecology, 79: 2641–2659.

Dohnal Z. (1956): Pozdně glaciální slatiny v Polabí. – Sborn. Geol. Věd, Anthropozoikum, Praha, 5:152–154.

Havlíček P. (1995): Constraints on the palaeoclimatic control of late glacial and early Holocene terrigenous deposits in the Czech Republic. – In: Frenzel B. (ed.), European river activity and climatic change during the late glacial and early Holocene, p. 213–222, G. Fischer Verl., Stuttgart.

Holub J. (1996): Vybrané poznámky a informace z diskusních příspěvků na PK ČSBS 1991 – Trávy. – In: Krahulec F., Pyšek P. & Hrouda L. (eds.), Trávy, Zpr. Čes. Bot. Společ., Praha, 31/ Mater. 13: 169–175.

Horáček I. & Ložek V. (1988): Palaeozoology and the Mid-Europaean Quarternary past: scope of the approach and selected results. – Rozpr. ČSAV, Praha, ser. mat.-natur., 1998/4: 1–103.

Jankovská V. (1980): Paläobotanische Rekonstruktion der Vegetationsentwicklung im Becken Třeboňská pánev während des Spätglazial und Holozäns. – In: Vegetace ČSSR, A11: 1–152, Academia, Praha.

Jankovská V. (1992): Vegetationverhaltnisse und Naturumwelt des Beckens Jestřebská kotlina am Ende des Spätglazial und Holozän (Doksy-Gebiet). – Folia Geobot. Phytotax., Praha, 27: 137–148.

Jankovská V. (1997a): Možnosti využití pylové analýzy. – Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy, 76: 366–367.

Jankovská V. (1997b): Vývoj vegetace střední Evropy od konce poslední doby ledové do současnosti. – Lesnická práce, Kostelec nad Černými lesy, 76:409–412.

Jeník (1980): Struktura slatinné olšiny (*Carici elongatae-Alnetum*) v regresivní fázi. – In: Zborník Ref. 3. Zjazdu SBS, p. 53–57, Zvolen.

Klečka A. (1930): Studie o slatinných loukách polabských. – Sborn. Výzkumných ústavů zemědělských RČS, Praha, 52: 1–189.

Kneblová V. (1950): Reservace u Rečkova a *Ligularia sibirica*. – Čsl. Bot. Listy, Praha, 3: 1–3 et 17–22.

Kulikov P. V. & Filipov E. G. (1997): O reliktovom charaktere fytocenozov izvestkovych bolot južnogo Urala i rasprostraněniji někotorych charakternych dlja nich redkich vidov. – Bjul. Mosk. Obščestva Ispytatelej Prirody, ser. biol., Moskva, 102 (3): 54–57.

Larsson C. & Sernander R. (1935): Lokalt betonade pollendiagram i den historiska växtsociologiens tjänst. – Geol. Fören. Stockholm Förenhandl, Stockholm, 57: 59–83.
Losert (1940) Beiträge zum spät und nacheiszeitlichen Vegetationsgeschichte Innerböhmens. III. Das Spätglazial bei Lissa-Hrabanov. – Beih. Bot. Zbl., Dresden, 60B: 414–436.
Ložek V. (1964): Quartärmollusken der Tschechoslowakei. – Rozpr. Ústř. Úst. Geol., Praha, 31: 1–374.
Ložek V. (1973): Příroda ve čtvrtohorách. – Academia, Praha, 372 pp.
Ložek V. (1980): Vývoj přírody v nejmladší geologické minulosti středních Čech. – In: Slavík B. (ed.), Fytogeografická a fytocenologická problematika středních Čech, Studie ČSAV, Praha, 1980/1: 9–43.
Ložek V. (1984): Pěnovec jako paleoklimatický indikátor. – Český kras, Praha, 34: 7–14.
Ložek V. (1986): Holocénní malaofauna od Čelákovic a její význam pro poznání krajinné historie Polabí. – Bohemia Centralis, Praha, 15: 103–112.
Ložek V. (1995): Stratigrafie a malakofauna holocénní fauny Bakovského potoka u Vepřeku. – Bohemia Centralis, Praha, 24: 17–26.
Ložek V. & Cílek V. (1995): The humidity and temperature course of the Mid-European holocene. – In: Růžičková E. & Zeman A. (eds.), Manifestation of climate on the Earth's surface at the end of Holocene, p. 79–81, Geologický ústav AV ČR, Praha.
Moravec J. et al. (1994): Fytocenologie. – Academia, Praha, 403 pp.
Moravec J. & Rybníčková E. (1964): Die *Carex davalliana*-Bestände im Böhmerwaldvorgebirge, ihre Zusammensetzung, Ökologie und Historie. – Preslia, Praha, 36: 376–391.
Němeček J., Smolíková L. & Kutílek M. (1990): Pedologie a paleopedologie. – Academia, Praha, 546 pp.
Neuhäuslová Z. & Kolbek J. (1982): Seznam vyšších rostlin, mechorostů a lišejníků střední Evropy užitých v bance geobotanických dat BÚ ČSAV. – Botanický ústav ČSAV, Průhonice.
Neuhäuslová Z. et al. (1998): Mapa potenciální přirozené vegetace České republiky. Textová část. – Academia, Praha, 341 pp.
Pacltová B. & Hubená E. (1994): To the history of forest formations of the central Labe-river region and to palaeological conditions at Hrabanov. – In: Růžičková E. & Zeman A. (eds.), Holocene flood-plain of the Labe river, p. 66–69, Geologický ústav AV ČR, Praha.
Peichlová M. (1977): Paleobotanický výzkum mladoholocénního profilu u Rváčova (východní Čechy). – Preslia, Praha, 49: 67–90.
Petrbok J. (1924): Stratigrafie českých měkkýšů holocaenních. – Rozpr. II tř. České akademie, Praha, 33 (7): 1–12.
Pokorný P. (1999): Změní se naše představy o vývoji evropské vegetace? – Vesmír, Praha, 78 (v tisku).
Pokorný P., Klimešová J. & Klimeš L. (1999): Late history and vegetation dynamics of a floodplain alder carr – case study from Eastern Bohemia, Czech Republic. – Folia Geobot., Praha (v tisku).
Ralska-Jasiewiczowa M. & Latałowa M. (1996): Poland. – In: Berglund B. E. et al. (eds.), Palaeoecological events during the last 15 000 years, p. 403–472, J. Wiley & Sons, Chichester.
Rybníček K. & Rybníčková E. (1974): The origin and development of waterlogged meadows in the central part of the Šumava foothills. – Folia Geobot. Phytotax, Praha, 9: 45–70.
Rybníček K. & Rybníčková E. (1987): Palaeobotanical evidence of middle Holocene stratigraphic hiatuses in Czechoslovakia and their explanation. – Folia Geobot. Phytotax., Praha, 22: 313–327.
Rybníček K. & Rybníčková E. (1992): Past human activity as a florogenic factor in Czechoslovakia. – Acta Bot. Fennica, Helsinki, 144: 59–62.
Rybníčková E. (1974): Die Entwicklung der Vegetation und Flora im südlichen Teil der Böhmisch-Mährischen Höhe während des Spätglazials und Holozäns. – Vegetace ČSSR, A7: 1–163, Academia, Praha.
Rybníčková E. & Rybníček K. (1972): Erste Ergebnisse paläeobotanischer Untersuchungen des Mores bei Vracov, Südmähren. – Folia Geobot. Phytotax., Praha, 7: 285–308.
Rybníčková E. & Rybníček K. (1996a): Původ a vývoj naší travinné vegetace. – In: Krahulec F., Pyšek P. & Hrouda L. (eds.), Trávy, Zpr. Čes. Společ., Praha, 31/ Mater. 13: 47–54.
Rybníčková E. & Rybníček K. (1996b): Czech and Slovak Republics. – In: Berglund B. E. et al. (eds.), Palaeoecological events during the last 15 000 years, p. 473–506, J. Wiley & Sons, Chichester.
Rybníčková E., Rybníček K. & Jankovská V. (1975): Palaeoecological investigation of buried peat profiles from the Zbudovská blata marshes, Southern Botemia. – Folia Geobot. Phytotax., Praha, 10: 157–178.
Rydlo J. (1986): Floristické materiály ze středních Čech I. – Muzeum a Současnost, Roztoky, ser. natur., 1: 79–80.
Sádlo J. (1998): *Dryopteris cristata* v rašelinných rákosinách na Jestřebsku. – Muzeum a Současnost, Roztoky, ser. natur., 12: 19–24.

Sádlo J., Krahulec F. & Husáková J. (in press): Současný stav a dynamika slatinných lokalit v Čechách. – Příroda, Praha (v tisku).

Skalický V. (1990): Problematik des Dealpinismus in der tschechoslowakischen Flora. – Preslia, Praha, 62: 97–102.

Zlatník A. & Kavinová A. (1966): Květiny a hory. – SPN, Praha, 174 pp.

Došlo 2. listopadu 1998
Přijato 18. září 1999