

## Fytocenologie a současná věda o vegetaci

### Plant sociology and vegetation science: a comparison

František Krahulec a Jan Lepš

KRAHULEC F.<sup>1)</sup> et LEPŠ J.<sup>2)</sup> (1989): Fytocenologie a současná věda o vegetaci. [Plant sociology and vegetation science: a comparison.] — *Preslia, Praha*, 61 : 227–244.

**Key words:** Plant sociology, community concept, vegetation dynamics, taxocoenosis, minimum area

The present paper compares the traditional Central European plant sociology with the present-day vegetation science. The isolation of plant sociology is based on its own language and on some presumptions which are not necessary for it but which cause disregarding of plant sociology by other plant ecologists. The following presumptions are discussed: problem of plant community, minimum area, communities of different taxonomic groups, continuity vs. discontinuity, and vegetation dynamics. The need of change of the work style from description towards the formulating and testing hypothesis is also given. It is necessary to work in different spatial and time scales.

<sup>1)</sup> Botanický ústav ČSAV, 252 43 Průhonice

<sup>2)</sup> Matematické středisko, Jihočeské biologické centrum ČSAV, Branišovská 31, 370 05 České Budějovice

V posledních 10–15 letech jsme svědky formování nové vědy o vegetaci, či spíše nového obsahu staré vědy. Tento vývoj byl silně stimulován rozvojem ostatních částí rostlinné ekologie (v současném smyslu chápání tohoto slova, nikoliv v tradovaném středoevropském výkladu<sup>1)</sup>). Proces formování této nové vědy má několik zajímavých rysů, které jsou uvedeny dále. Za nejvýznamnější z nich však považujeme vytváření různých škol, které se vzájemně doplňují a testují všechny své předpoklady — tak říkajíc „nic jim není svaté“. Propojují se výsledky i přístupy na mnoha různých úrovních. Za nejvýznačnější rysy nové formované vědy lze dále pokládat:

1. Celosvětovost. Ta se projevuje na mnoha různých skutečnostech, např. klasické Ellenbergovy pokusy, zkoumající fyziologickou a ekologickou amplitudu (či fundamentální a realizovanou niku), jsou intenzivně rozvíjeny australskou skupinou M. Austina (AUSTIN 1980, 1982, 1987, AUSTIN et AUSTIN 1980), numerické metody jsou silně rozvíjeny v Kanadě, USA, Austrálii a na několika místech v Evropě (Terst, Budapest, Zürich).

2. Současná aplikace holistického i redukcionistického přístupu, stejně jako současná aplikace dedukce a indukce (GOODALL 1977), při které se propojují různé přístupy ve studiu vegetace — od pohledu „shora“ na celé

<sup>1)</sup> Ve střední Evropě byla rostlinná ekologie vědou zabývající se vztahem organismů k prostředí, čili byla součástí geobotaniky či fytocenologie (Pflanzensoziologie). V anglosaských zemích byla a je ekologie střešní disciplínou, obsahující i obdobu naší fytocenologie (Community ecology) — podrobnější diskusi k tomuto tématu viz EGGLEER (1983).

rostlinné společenstvo (tzv. community approach) se stále více přechází též k pohledu „zdola“, přes populační ekologii (tzv. population based approach). Tyto přístupy jsou kombinovány a obecně jsou pokládány za komplementární, nikoliv protichůdné (AUSTIN 1986, KEDDY 1987). Tuto koncepci zastává již velmi dlouho prof. Rabotnov (viz např. RABOTNOV 1987) se svou školou a v současné době došlo k jejímu značnému mezinárodnímu uznání (cf. WHITE 1985). Přes populační ekologii existuje propojení na evoluční ekologii a biosystematiku. Biotické faktory jsou v současné době opět pokládány za jedny z nejdůležitějších v procesu mikroevoluce a v udržování genetické variability populací (např. PIANKA 1977, MATESSI et JAYAKER 1981, FARRIS et SCHAAL 1983, DIRZO et SARUKHÁN 1984, TURKINGTON 1985).

3. Dochází se k názoru, že na různých poznávacích úrovních jsou vidět fenomény různé úrovně. Žádná poznávací úroveň není pokládána za výjimečnou. Úroveň vyšší hledá vysvětlení na úrovni nižší a zároveň poskytuje podklady pro úroveň nad sebou (toto není jen znakem vegetační vědy). Tento hierarchický pohled je vyjádřen v knize „Hierarchy. Perspectives for ecological complexity“ (ALLEN et STARR 1982) a byl dále rozvíjen (O'NEILL et al. 1986). Různé poznávací úrovně se projevují jak v prostoru, tak i ve velikosti organismů a zároveň i v čase. Zejména na úrovni časových změn se objevuje sjednocující pohled a teorie pro všechny časové úrovně včetně sekulární (WEBB 1986).

4. Stále více se posunuje studium od „morfologických“ jevů ke studiu souvislosti mezi strukturou a funkcí. To se děje opět na všech úrovních — od molekulární až po ekosystémovou. Na úrovni společenstev je možné zabývat se všemi pohledy. Obrazně lze říci, že se mění cíle výzkumu — cílem přestává být přehled vegetačních typů (s nutnou předchozí klasifikací vegetace) a stává se jím nalezení obecných zákonitostí, jimž vývoj struktury a funkce společenstev podléhá; klasifikace je zde pouze jedním z prostředků, ale i zpětnovazebním ověřením hypotéz.

Po tomto úvodu se zcela zákonitě vnučuje otázka, jaký je vztah vegetační vědy a středoevropské fytoecologie (tj. fytoecologie ve střední Evropě, kde vznikl a dosáhl určitého monopolního postavení floristicko-sociologický přístup). V předešlé větě zdůrazňujeme slovo středoevropské, protože jinde je fytoecologie chápána daleko širěji, viz např. pojetí prof. Rabotnova (RABOTNOV 1987, MIRKIN 1985). Dá se říci, že ve stř. Evropě rozpačitý až odmítavý postoj převažuje (viz též WIEGLEB 1986). Ve střední Evropě se fytoecologie v minulých letech stále více a více ztotožňovala se syntaxonomií a kladla na ni větší důraz. Synekologie se pak omezovala na převážně statickou, jednorázovou charakteristiku stanovištních faktorů jednotlivých rozlišených společenstev. Nejvíce snad byly přejaty metody numerické klasifikace, které dodaly klasickému klasifikačnímu přístupu zdání objektivnosti. Téměř zcela opomíjeny (i když ne přímo popírány) jsou zejména v posledních letech ostatní, neklasifikační přístupy ve studiu vegetace. Naopak hierarchické chápání percepčních úrovní přijímáno není, protože by vedlo ke zrušení myšlenkových konstrukcí o výjimečnosti jedné úrovně ve studiu vegetace, které je podle některých autorů nutná pro zachování současného klasifikačního přístupu. Takovým jednostranným pohledem je snaha o individualizaci rostlinného společenstva (objektivně existující fytoecózy jako biologické jednotky) jako objektu klasifikace. O tom, že se nejedná jen o náš

dojem, svědčí i Feoliho parafráze na Stebbinsovo téma, kde přímo říká „... jeví se mi, že mnoho epigonů Braun-Blanquetovy školy dává přednost víře, že asociace jsou diskrétní objekty, stvořené bohem ve své jedinečnosti, a že jediným úkolem vegetační vědy je objevení, definování a klasifikace těchto shora daných asociací“ (FEOLI 1984: 7). Na koncepci společenstva je pak stavěna celá nadstavba, zejména terminologická. I stále připomínány (a v oblasti nové vegetační vědy již téměř zapomenutý) spor o kontinuum či o individualitu společenstev je do jisté míry jen umělým pseudoproblémem pramenícím z různých pohledů (viz. BLAŽEK, HADAČ et HOLUBIČKOVÁ 1975). Ale vedlo by skutečně opuštění některých zdánlivě základních principů, na nichž fytoocenologie stojí, k jejímu zániku? Myslíme si, že ne. Naopak, setrávání na těchto principech, dogmatech, která nemají být zpochybňována, vede jen ke stále větší myšlenkové i termínové izolaci klasické fytoocenologie, a tím i k její stagnaci. Izolovanost klasické fytoocenologie, zejména její syntaxonomické části, je dosti značná. Její výsledky jsou mezi ekology velmi málo známy a v anglofonní sféře téměř neznámy. Vezměme šest současných učebnic ekologie (ODUM 1971, KREBS 1972, PIANKA 1974, McNAUGHTON et WOLF 1979, FEDOROV et GILMANOV 1980, BARBOUR et al. 1987). První dvě jmenované učebnice věnují klasické fytoocenologii po odstavci, ODUM s poznámkou, že „...the approach is based on two beliefs...“<sup>2)</sup>. PIANKA (1974) se spokojuje s pouhou citací, McNAUGHTON et WOLF (1979) věnují necelé dvě strany, z nichž část zaujímá kritika koncepce asociace a věrných druhů. FEDOROV et GILMANOV (1980) neberou existenci klasické fytoocenologie na vědomí. Ostatní se přibližně shodují na tom, že (McNAUGHTON et WOLF 1979 : 360) „Still, it is useful as a reconnaissance method for rapidly surveying broad patterns of distribution.“<sup>3)</sup> Všechny anglické učebnice citují Braun-Blanquetovu Pflanzensoziologie (v různých vydáních, popř. překladech), jednou jsou citovány příručka MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG (1974) a review BECKING (1957) a WESTHOF et VAN DER MAAREL (1978). Ze známějších učebnic pouze BARBOUR et al. (1987) má zařazenou celou kapitolu o klasické fytoocenologii s ukázkou tabulkového zpracování a dalšími důležitými údaji o metodice včetně citací prací, kde bylo této metody použito.

Důsledkem této izolovanosti je i skutečnost, že jsou mnohdy znovu objeveny výsledky nebo postupy v klasické fytoocenologii dobře známé a používané, jak dokládá tento citát z jinak vynikající učebnice populační ekologie (BERRYMAN 1981 : 178): „The concept of ‚habitat type‘ for classifying land according to its potential for supporting a particular vegetational climax associations was first introduced by REXFORD and JEAN DAUBENMIRE in the Technical Bulletin of the Washington Agricultural Station (1968)“<sup>4)</sup>. Jaké jsou důvody této izolovanosti? Jedním je specifický jazyk (cf. HERBEN 1986) (specifickým jazykem rozumíme např. obrovskou specializovanou terminologickou nadstavbu spojenou s metodami popisu společenstev, nikoliv s popisem společenstev samých a poněkud odlišné chápání některých termínů, jako je např. společenstvo). Dalším důvodem je stále ještě značná neprů-

<sup>2)</sup> Přístup je založen na víře ve dva předpoklady.

<sup>3)</sup> Stále je užitečná jako rekognoskační metoda pro rychlý přehled hrubých (zřetelných) zákonitostí v rozšíření.

<sup>4)</sup> Koncepce stanovištního typu pro klasifikaci území podle jeho potenciálů pro jednotlivé klimaxové asociace byla poprvé zavedena Rexfordem a J. Daubenmireovou v ...

hlednost klasifikačního procesu (vezmeme-li jakoukoliv fytoecenologickou studii, s velkou pravděpodobností zde chybí údaje o tom, kolik bylo uděláno snímků, kolik jich bylo vyřazeno atd.). Též velká variabilita v klasifikačních přístupech (a přitom většinou není na první pohled jasné, jaká kritéria konkrétní autor užívá) vzbuzuje nedůvěru. Dále též setrvávání na některých ne zcela podložených předpokladech, které jsou v ekologii předmětem testování (to je např. víra v individualitu společenstva). Stačí si vzpomenout, jakou negativní roli v minulosti sehrála v propagaci fytoecenologie koncepce věrných či charakteristických druhů, zejména v anglosaské sféře. Tato koncepce byla založena na nestatistických zjištěních a dlouhá léta nebylo zcela jasné, jak byly charakteristické druhy zjištěny. Setrvávání na starých způsobech prezentování výsledků (tím myslíme např. skutečnost, že fytoecenologické studie začínají již hotovým systémem jednotek, které jsou dále popisovány) vede k zaujatému postoji „exaktnějších“ ekologů a tím i v Evropě k postupnému zužování prostoru pro fytoecenologii. O dichotomii klasické fytoecenologie a sjednocující „nové“ vegetační vědy svědčí i vývoj v Mezinárodní společnosti pro studium vegetace, kde došlo k vytvoření sekce „teoretické vegetační vědy“ jejíž náplní jsou výše popsané „nové“ směry.

Ale musí se dále zužovat prostor pro fytoecenologii? Je či není pro ni místo v nově vznikající vegetační vědě? Podle našeho názoru volné místo je a záleží jen na fytoecenologii samé, zda se dokáže natolik přizpůsobit, aby byla schopná tuto niku vyplnit. Začlenění fytoecenologie by mělo být založeno na jejích nesporných přednostech a na opuštění některých dogmat, která pokud nebyla již vyvrácena, tak jsou alespoň sporná a jsou předmětem zkoumání. Floristicko-klasifikační metoda poskytuje velice dobrý přehled o vegetaci v prostoru a její úspěšnost je největší na škále od krajiny po úroveň kontinentu. Na vyšší úrovni je fyziognomické pojetí zatím úspěšnější. Zastánci klasické fytoecenologie však musí připustit, že existují i jevy jejich metodologickým aparátem nepostihnutelné či nevyjádřitelné (ty nejsou přímo popírány, ale jsou většinou ignorovány). Jde především o jevy projevující se na nižších percepčních úrovních či o fenomény gradientové povahy. Zejména u jevů kontinuálních v čase se projevují nevýhody přístupu vedoucího k rozlišování společenstev velice markantně. Jestliže úkolem vědy má být hledání zákonitostí v prostoru a čase a jejich vysvětlení, pak klasifikační přístup vede k přehlížení některých významných zákonitostí.

To jsme si ověřili při studiu sukcese makrofyt v nové přehradě Rozkoš (KRAHULEC, LEPŠ et RAUCH 1980). V nových přehradách existuje velice zákonitá a pravidelná směna dominant, které si však všimli pouze badatelé nezátížení klasifikačním přístupem — v tomto konkrétním případě hydrobiologové a též botanici v SSSR. Naopak ve střední Evropě vedl klasifikační přístup pouze k zachycování a popisování společenstev, která však byla velmi krátkodobá.

Je zajímavé, že slabá místa, ale i možnosti fytoecenologie, vidí daleko lépe pracovníci méně „zátížení“ klasickou fytoecenologií (MIRKIN 1985, HERBEN 1986 : 228). Jaké jsou tedy předpoklady klasické fytoecenologie, o kterých je možno a nutno pochybovat?

#### CO JE TO ROSTLINNÉ SPOLEČENSTVO

Tato otázka je již velmi dlouho problémem, na jehož řešení je stavěna celá další myšlenková konstrukce. Již v roce 1926 publikoval ALJECHIN práci

„Was ist eine Pflanzengesellschaft“. A v roce 1985 MIRKIN (1985b) věnuje témuž problému celou kapitolu ve své knize. Jaké jsou tedy základní přístupy k řešení uvedené otázky? První přístup zužuje pojem rostlinného společenstva a vychází více či méně z práce Aljechina či je s ním nevědomky shodný. Aljechin rozlišoval v rámci rostlinných seskupení (Pflanzliche Gruppierungen) tři skupiny: Siedlungen, Reinbestände, Gesellschaften (ALJECHIN 1926 : 44). Aljechin stejně jako i další autoři hlásící se k tomuto pojetí však zdůrazňují, že je velmi obtížné stanovit hranici mezi jednotlivými skupinami. Zastánci druhého směru pokládají pragmaticky za společenstva všechna seskupení rostlin a nekladou si žádné omezující podmínky. Aljechin považuje za základní znaky společenstva tyto: rozvrstvení v prostoru a čase, proměnlivost a stabilitu. Někteří naši autoři však mají podmínky více omezující. MORAVEC (1975) definuje rostlinné společenstvo takto: „...jako populace rostlin, jejichž druhové složení a prostorová struktura jsou výsledkem výběru stanovištěm, příp. i mezidruhovými vztahy (nejsou tedy dílem náhodné události či záměrné lidské činnosti), jež  $\pm$  souvisle a rovnoměrně osidlují abiotické prostředí zemského povrchu a jež se zde samostatně reprodukují. Podle toho, zda druhové složení rostlinného společenstva je určeno pouze vlastnostmi prostředí či též mezidruhovými vztahy (zejména konkurenčními), lze je teoreticky rozlišit na dva typy: (1) fytoaglomerace a (2) fytocenózy“. NEUHÄUSL (1980 : 13) definuje fytoceozu jako „soubory rostlin, vznikající společným soužitím druhových populací v určitém prostředí. Výběr druhů a jejich populací ve fytoceozě je určován podmínkami prostředí, tj. souborem faktorů na fytoceozu působících, a vzájemnou konkurencí“. Tento autor nepočítá mezi společenstva „konsorcía, náhodné agregace rostlin (např. nálet semenáčků na uvolněnou plochu), labilní vývojová stadia, uměle udržované „čisté“ kultury a jiné primitivní formy vegetace“. Více možností definice fytoceozy uvádí MIRKIN (1985b : 43) a RAVERA (1984). Zde bychom se pokusili rozebrat některé aspekty definice společenstva v pracích Moravce a Neuhäusla. Je zajímavé, že tyto definice byly vždy dány ve vztahu k syntaxonomii, vždy šlo o to, jak definovat objekt syntaxonomie. Z toho více či méně vyplývá záměr vyloučit ze zájmu syntaxonomie objekty nevhodné pro klasifikaci či klasifikovatelné obtížně. (Pozn.: to, co Aljechin označuje jako rostlinné společenstvo, je v práci Moravce a Neuhäusla označováno jako fytoceozy.) Podíváme-li se na definice podrobněji, je nám jasné, že případy vyloučené z termínu fytoceozy či naopak pod něj zahrnuté nejsou zcela jednoznačné. Je možné říci, že umělá kultura není dána podmínkami prostředí? Mezi tyto podmínky prostředí zcela určitě patří lidská činnost, jinak by jako fytoceozy nemohl obstát v naší krajině žádný typ společenstva. Např. louka a její složení jsou zcela jasným produktem lidské činnosti. Složení je určeno typem obhospodařování (intenzita a doba kosení, přihnojování a pastvy). Rozdíl proti polní kultuře je jen v intenzitě lidské činnosti, v délce trvání jednotlivých stadií a v rychlosti změny po skončení lidské činnosti. Podobně nelze o lesní či jiné kultuře říci, že by zde nebyly konkurenční mezidruhové vztahy. Existuje řada údajů o vzájemném ovlivňování rostlin mezi sebou i v polních kulturách (inhibice či naopak indukce klíčení plevelných druhů pěstovanou plodinou atd.). A skutečnost, že druhy spolu nejsou v přímém fyzickém kontaktu nad zemí, ještě neznamená, že nedochází k ovlivňování druhů pod zemí, buď přímo, či prostřednictvím vylučovaných allelopatik, mykorrhiz atd. Vztahy mezi jednotlivými organismy

mohou být i značně složité a i u velmi jednoduchých systémů téměř nepřehledné (GREIG-SMITH 1986, TURKINGTON 1985, BUCKLEY 1987). Rostliny se mohou navzájem ovlivňovat i nepřímo, ovlivněním složení mikrobiálních společenstev v půdě, společnými škůdci atd. Říci za současného stavu znalostí o některém typu vegetace, že zde neexistují mezidruhové vztahy, bychom se neodvážili (přesto toto kritérium slouží k odlišení fytoocenóz od agregací!). Např. odhady množství primární produkce věnované na kořenové vlášení a exsudáty ukazují, jak velké množství hmoty je akumulováno v půdě a také půdu ovlivňuje. Jde spíše předpokládat existující kontinuum v síle vzájemného ovlivňování jednotlivých složek společenstev od velmi jednoduchých po složitá vzájemná propojení (GREIG-SMITH 1986). A rozhodnout, zda v tomto kontinuu existují důležité předěly, nejsme schopni (a vlastně nikdo z klasických fytoocenologů tuto otázku podrobněji nestudoval, spekulace byly daleko jednodušší). Snaha o řešení tohoto problému by se mohla blížít pseudofilozofickému sporu „z kolika vousů je už bradka“ (MIRKIN 1985b : 44). MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG (1974 : 28) o integraci jako kritériu pro určení společenstva píší, že integrace by měla být objektem studia a neměla by být posuzována předem ani být kritériem pro určení společenstva. Z fytoocenóz je ještě vyloučena skupina náhodných seskupení. O tom, že slovo náhodnost je zde čistě relativní, není pochyb. Stupeň náhodnosti je jen odrazem měřítká, ve kterém problém posuzujeme. Těžko u nás vyroste druh tropického lesa a naopak, je ještě náhodné, že se někde vyskytne seskupení druhů pravidelně rostoucích, třebaže odděleně, v okolí? Při kolonizaci vegetačních mezer vždy určitý stupeň náhodnosti funguje, a to jde v řadě případů o takové porosty, o jejichž zařazení mezi společenstva (fytoocenózy) není pochyb.

Pragmatické pojetí fytoocenóz je téměř proklamativně uvedeno v práci Mirkina (MIRKIN 1985b). Vyjádřeno je ale i v práci autorů MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG (1974 : 28), kteří píší: „However, any such structural restriction, while bringing out interesting community attributes, imposes an a priori limitation on vegetation research. Therefore, for the purposes of identification, the community concept should be as unrestrictive as possible. It appears quite sufficient to identify communities (at all levels of geographic scale) through the variations in the homogeneity or uniformity of the vegetation cover of an area, where these variations are obvious to the eye. Whether these can be called formations, consociations, associations, synusiae etc. is another question.“<sup>5)</sup> Pokládáme toto stanovisko za nesmírně užitečné, protože se tak zájem nezužuje pouze na některé objekty studia či na některé škály. Problém v uvedeném citátu je ten, že v případě homogenity viditelné našima očima jsme zcela jasně obětí toho, že jsme schopni přímo rozlišovat pouze objekty o určité velikosti: při malém zrnu mluvíme obvykle o homogenitě, se zvětšujícím se zrnem dochází obvykle při jeho určité velikosti ke sporům o to, zda se jedná o jedno či více společenstev. Řešení bývá obvykle takové, že pokud existují porosty s podobným složením i na větší ploše, pokládáme pak uvedené příklady za mozaiku dvou či více společenstev.

<sup>5)</sup> Jakékoliv strukturální omezení, i když vysvětlující zajímavé vlastnosti společenstva, vnučuje a priori hranice vegetačního výzkumu. Proto, pro účely identifikace, musí být koncepce společenstva co možná neomezuující. Zdá se zcela dostatečně určovat společenstva (na všech úrovních geografické škály) pomocí variability v homogenitě vegetačního pokryvu plochy, kde je tato variabilita zřetelná očím. Zdali se to pak nazývá formace, konsociace, asociace, synusia atd. je jiná otázka.

Obdobný názor má i PIELOU (1977 : 269): „... , it is necessary to contemplate the word ‘community’ and what it means by it. In the present context it means all the organisms in a chosen area that belong to the taxonomic group the ecologist is studying. The chosen area is usually one that the ecologist regards as a convenient entity and is willing to consider as homogeneous in some intuitive sense. The reliance on intuition is necessary, since homogeneity cannot be precisely defined at present, exactly what meaning, if any, should be attached to the term ‘homogeneous community’ has for many years been hotly debated and no end of discussions is in sight. Community studies would have to be suspended indefinitely if ecologists regained from investigating any community until satisfactory definition of the word ‘homogeneous’ had been attained. Delimitation of an area that the community under study is supposed to occupy is therefore nearly always a matter of common sense and convenience”<sup>6)</sup>

Recentně byla otázka existence společenstev diskutována a zhodnocena v práci Underwooda (UNDERWOOD 1986). Autor dochází k názoru, že většina definic společenstva je arbitrární a že uspořádání (pattern) a procesy by měly být studovány v několika prostorových a časových úrovních.

## TAXOCENÓZY

S nevyjasněností pojmu rostlinné společenstvo též úzce souvisí otázka, které taxonomické skupiny ke společenstvu počítáme. Vedle cévnatých rostlin jsou častým objektem studia též mechorosty a lišejníky. Studována běžně není heterotrofní složka, která má pro většinu společenstev pravděpodobně mnohem větší význam než mechorosty a lišejníky. Studovány též nejsou půdní řasy a epifytické mechorosty a lišejníky. Jaké jsou však důvody k tomuto omezení či začlenění jednotlivých složek? Zde si troufáme tvrdit, že toto nemá jediný logický důvod ve vztahu k vegetaci samé, že se jedná pouze o tradici. Ta je dána pouze tím, že ostatní složky biocenózy nebyly a nejsou snadno zjištělné a hlavně určitelné. Vychází se zde z jednoho předpokladu (který je dán naší „fytocentričností“), totiž že vyšší rostliny jako primární producenti určují též ostatní složky biocenózy a tvoří s nimi jedno společenstvo. Ale je tomu skutečně tak? V literatuře existuje řada údajů, které tvrdí opak. Zejména v severské literatuře byla často diskutována možnost kombinací různých synusí, které se mohou chovat značně nezávisle (cf. též BARKMANN 1973). V moderní ekologické literatuře dochází k rozlišování funkčních skupin (guilds). Též v zoologické literatuře se dají najít údaje o tom, že prostorové uspořádání (pattern) fytoocenóz a zoocenóz si nemusí odpovídat (např. CZERMAK 1977). Existuje řada údajů o vlivu organismů z vyšších trofických hladin (např. herbivorů) na strukturu rostlinných společenstev. Málo byly studovány korelace mezi jednotlivými složkami fyto-

<sup>6)</sup> ... je nezbytné uvažovat o slovu ‘společenstvo’, co jím máme na mysli. V současném kontextu znamená všechny organismy vybraného území patřící k taxonomické skupině, kterou ekolog studuje. Vybrané území je obvykle takové, které ekolog pokládá za vhodnou jednotku a je ochoten ji intuitivně považovat za homogenní. Spolehnutí na intuici je nezbytné, protože homogenita nemůže být v současnosti přesně definována, diskuse o tom, jaký přesně význam, pokud vůbec nějaký, přiřadíme termínu ‘homogenní společenstvo’, probíhají po řadu let a jejich konec je v nedohlednu. Studium společenstev by muselo být odloženo na neurčito, pokud by ekologové čekali s výzkumem společenstev, až bude dosaženo uspokojivé definice termínu ‘homogenní’.

cenózy, zejména se tomu vyhýbali pracovníci zabývající se klasifikací vegetace (cf. HERBEN 1987). Zde je nutné si uvědomit, o co se při naší klasifikaci snažíme. Pokud chceme pouze klasifikovat společenstva cévnatých rostlin, tak není žádný důvod k tomu, abychom trvali na zaznamenávání druhů jiných taxonomických skupin, např. mechorostů či lišejníků. Studujeme pouze taxocenózu (tj. dílejší cenózu tvořenou druhy určité taxonomické kategorie) vyšších rostlin. Na ploše společenstva vyšších rostlin, „homogenního“ v pojetí klasického fytoecenologa, může např. bryolog nalézt několik různých „homogenních bryocenóz“, které jsou ovlivněny jinými faktory prostředí než vyšší rostliny a jejichž funkční spojení se společenstvem vyšších rostlin je slabé. Současně opomíjíme úzce funkčně vázané epifytické složky. U vodních rostlin je tato epifytická složka vázána a se svým substrátem (cévnatou rostlinou) spojena řadou vazeb, např. musí být odolná k allelopatickým účinkům látek, které rostliny vylučují k omezení epifytických nárůstů (WIUM ANDERSEN 1987). Čili je s ní spojena daleko těsněji než jednotlivé exempláře vyšších rostlin mezi sebou, a přesto je studována taxocenóza vyšších rostlin odděleně.

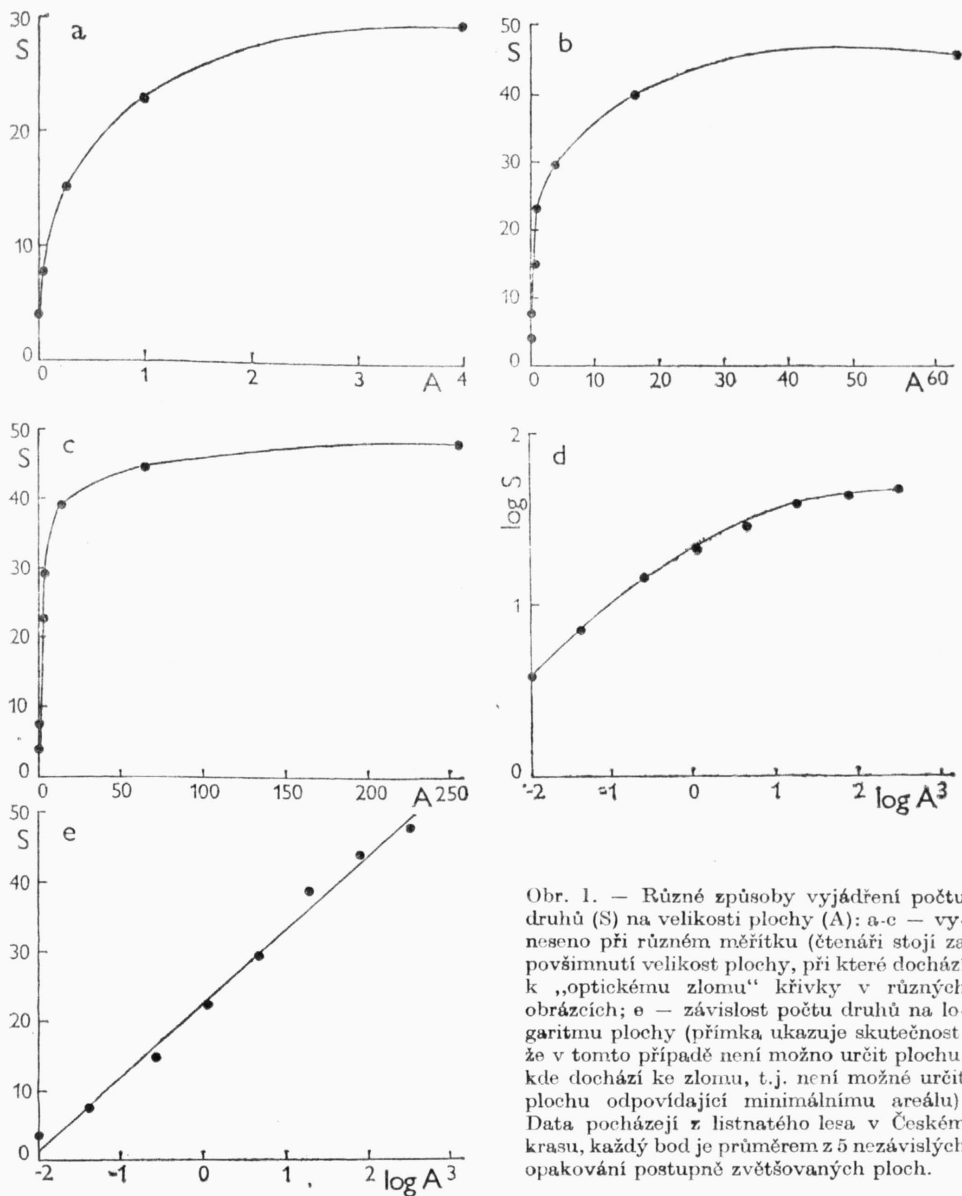
Poněkud jiná situace nastává, jestliže chceme pomocí rostlinného společenstva vypovídat více, např. o charakteru stanoviště, různých vlivech apod. Ve složení společenstva, přesněji ve složení jednotlivých taxocenóz, je o tom zašifrováno množství informací.

#### MINIMÁLNÍ PLOCHA SNÍMKU (MINIMIAREÁL)

Pojem minimiareálu patří k základním, s nimiž se ve fytoecologii operuje. Jak náplň, tak i jeho zjišťování patří k nejproblematičtějším v celé fytoecologii. Minimiareál je obvykle definován jako nejmenší plocha, která je nutná pro zachycení všech druhů, které se ve společenstvu pravidelně vyskytují (NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ et NEUHÄUSL 1969). Zjišťován bývá pomocí křivky vyjadřující závislost počtu druhů na ploše. Již z definice je patrná závislost na pojetí autora, co považuje za pravidelně se vyskytující druhy. Hledání minimiareálu je klasickým pokusem o vyřešení jedné rovnice o dvou neznámých — řešení existuje nekonečně mnoho. Teprve tehdy, když jsme schopni odstranit jednu neznámou — zde uvést, které druhy se na ploše musí vyskytovat — jsme schopni zjistit minimální velikost této plochy. Obvykle používané grafické nalezení minimálního areálu je naprostým artefaktem měřítka, které jsme použili (viz obr. 1, též např. MORAVEC 1973).

V novější době vzniklo několik nových metod pro zjištění minimiareálu (viz např. DIETVORST et al. 1982, kde jsou uvedeny další práce a zhodnocení dosavadní stupeň znalostí), ale kromě skutečnosti, že nové metody jsou čím dále tím složitější, nepřinesly nic nového: vždy se musíme rozhodnout, co má ve společenstvu být. Tyto metody jsou založeny na studiu více čtverců v rámci jednoho společenstva. Informace, kterou získáme, je ovšem ovlivněna tím, co budeme (subjektivně) považovat za jedno společenstvo. Ze statistického hlediska můžeme úlohu formulovat takto: nalezení nejmenšího výběru (tj. velikost čtverce, popř. velikost i počet čtverců), který bude dobře reprezentovat daný základní soubor. Výsledek bude potom závislý na vymezení základního souboru (tj. onoho homogenního společenstva) a na naší definici kritéria „dobře reprezentovat“ (např. aby s 95 % pravděpodobností zachytil více než 80 % druhů základního souboru). AUSTIN (1985 : 55) píše:





Obr. 1. — Různé způsoby vyjádření počtu druhů (S) na velikosti plochy (A): a-c — vynešeno při různém měřítku (čtenáři stojí za povšimnutí velikost plochy, při které dochází k „optickému zlomu“ křivky v různých obrázcích; e — závislost počtu druhů na logaritmu plochy (přímka ukazuje skutečnost, že v tomto případě není možno určit plochu, kde dochází ke zlomu, t.j. není možné určit plochu odpovídající minimálnímu areálu). Data pocházejí z listnatého lesa v Českém krasu, každý bod je průměrem z 5 nezávislých opakovaní postupně zvětšovaných ploch.

Fig. 1. — Different means of expression of species-area relation: a-c — expressed by different scales (note the different area corresponding to "optic" bend of curve; e — species-log area relation results in line (this means that it is impossible to determine the minimum area of the community). The data used were collected in broad-leaved forest in the karst area of Český kras, every point is a mean from 5 independent nesting plots.

„Hence, the estimation of statistics will be biased depending on the range of environment encompassed by the definition of community.“<sup>7)</sup>

Úsilí, s jakým fytoocenologové hledají minimální areál, svědčí o důležitosti, kterou mu přiřkládají — viz rozsáhlá bibliografie prací o minimiareálu (TÜXEN 1970).

V anglosaské ekologii byla též věnována pozornost vztahům mezi velikostí plochy a počtem druhů, zčásti ve spojitosti s ostrovní biogeografií. Většinou byla zjištěna mocinná závislost počtu druhů ( $S$ ) na ploše ( $x$ ) ( $S = ax^b$ ). Pozornost byla především věnována snaze o vysvětlení, na čem jsou závislé jednotlivé konstanty ( $a, b$ ). Ale výsledek zcela jasně ukázal, že množství faktorů je tak velké, že je nelze jednoznačně vztáhnout ke dvěma konstantám v rovnici popisující, ale nikoliv vysvětlující tento vztah (např. GILLER 1984).

V případě minimiareálu je dalším problémem to, co se má na dané ploše uplatňovat. Již došlo k rozlišení kvalitativního a kvantitativního minimálního areálu. V případě kvantitativních hodnot však zcela zákonitě vzniká další otázka: kterou hodnotu vybereme - pokryvnost, frekvenci, produkci či některou další? Je známo (KWIATKOWSKA et SYMONIDES 1985), že každá z těchto hodnot začíná být „homogenní“ na jiné velikosti plochy. Dalším problémem stanovení pomocí homogenity je to, že se musíme rozhodnout pro její míru (viz v předešlé kapitole uvedený citát z práce Pielou). Čili celý komplex nedořešených (a pravděpodobně ani v budoucnosti neřešitelných) otázek. Naděje na východisko z těchto problémů je pouze v přijetí pragmatických pravidel, která pak musí být dodržována.

Shora uvedenými argumenty nechceme popírat ani existenci horizontální struktury společenstva, ani důležitost jejího studia (např. WHITTAKER, GILBERT et CONNELL 1979, GALIANO 1983). Souhlasíme i s tím, že pro určitý účel studia vegetace existuje optimální velikost plochy „snímku“. Popíráme však existenci jediné velikosti plochy (tj. minimálního areálu), objektivně a bez dalších podmínek určitelné, jednoznačně charakterizující společenstvo. Existuje hierarchie struktur a záleží jen na autorovi, aby si vybral hladinu. Pak je možno určit velikost plochy. Klasičtí fytoocenologové berou obvykle tu úroveň, kde je ‚společenstvo‘ opticky homogenní a má  $\pm$  stejné stanovištní podmínky (a záleží jen na schopnostech a znalostech fytoocenologa, jak jemný dovede být jeho pohled). To je také příčinou výrazně odlišných počtů společenstev popsanych z různých zemí (cf. MIRKIN 1985a).

## DYNAMIKA VEGETACE

V případě dynamiky vegetace klasická fytoocenologie projevovala a projevuje značnou zatíženost koncepcí rostlinného společenstva: byly rozlišovány změny vedoucí k výměně společenstev (sukcese) a změny probíhající uvnitř společenstev (fluktuaace) (z našich autorů např. MORAVEC 1969). V tomto pojetí opět mohly vznikat a vznikaly spory o to, zda je to ještě fluktuaace či ne. Současné pojetí dynamiky vegetace vychází z toho, že v přírodě se daleko častěji setkáváme s nerovnovážnými stavy než se stavy rovnovážnými (CHESSON et CASE 1986).

<sup>7)</sup> Tudíž odhad parametrů bude předpojatý v závislosti na rozsahu prostředí vymezeném definicí společenstva.

Vždy je však nutno uvažovat o tom, jakou časovou a prostorovou škálu myslíme a jakou sledujeme (WOODS et WHITTAKER 1981, REJTMÁNEK 1984). Vezměme např. přehnanou situaci: z hlediska celého kvartéru se současný interglaciál může jevit jako krátkodobá fluktuace ve vztahu k délce trvání glaciálu, z našeho časového hlediska se u holocénu jedná o dlouhodobý sukcesní proces. Daleko rozumnější je předpokládat, že změny podmínek prostředí probíhají na mnoha časových úrovních a na to s určitým zpožděním (response time) reaguje vegetace. Např. o rovnováze vegetace a klimatu má cenu hovořit pouze v určité časové škále a ještě pouze s omezením. Nebylo by např. správné předpokládat, že v současné vegetaci nedochází k pohybu jednotlivých druhů, který nevidíme či vidíme jen se značnými obtížemi. Změny v rostlinách a jejich společenstvech jsou vyvolávány např. frekvencí určitých hraničních situací a zde je nutnost uvažování časové škály (která může být pro každý druh odlišná) zvláště významná. Čas odezvy je nesporně jiný pro jednoleté rostliny než pro stromy. Pro naprostý nedostatek dat z dlouhodobě sledovaných ploch je nemožné v řadě případů rozhodnout, zda se jedná o dlouhodobé trendy vyvolané lidskou činností či změnou klimatu (např. ústup řady subatlantských druhů atd. — HOUFEK 1976). Podrobnější údaje o tomto novém nerovnovázném pojetí vegetace je možno najít např. v knize autorů PICKETT et WHITE (1985), rozvedení myšlenek o časové odezvě vegetace je ve zvláštním čísle časopisu *Vegetatio* (67/2, 1986), zejména v článku Webba (WEBB 1986). Podobně je třeba uvažovat škálu prostorovou — jak ukazuje např. SHUGART (1984), je rovnováha lesních klimaxových společenstev dynamickou rovnováhou mozaiky vývojových stadií (gap dynamics) (viz též NOY-MEIR et VAN DER MAAREL 1987).

#### KONTINUUM ČI JEDNOTLIVÁ SPOLEČENSTVA

Tato otázka zaměstnávala po určitou dobu velice intenzivně geobotaniky či vegetační ekology a zdála se být základem podmiňujícím oprávněnost jednotlivých přístupů ke studiu vegetace. V současné době je přístup k jejímu řešení mnohem tolerantnější, než byl na konci 50. a v 60. letech. Je přijímána existence obou fenoménů. Je ovšem skutečností, že koncepce kontinua v sobě zahrnuje diskontinuum jako mezní případ, zatímco naopak to neplatí. Vždy záleží na studované prostorové a časové škále, kde dochází k manifestaci kontinuity či diskontinuity. Podle toho také vybíráme pracovní metody. Např. HUNTLEY et BIRKS (1983) zcela přesvědčivě ukázali, že to, co se nám může z hlediska naší časové percepční roviny jevit jako společné chování jednotlivých druhů lesních dřevin, může být z hlediska dlouhodobější časové škály jasně jen projevem zcela krátkodobého seskupení jednotlivých druhů, které se chovají naprosto individualisticky, šířily se k nám z různých směrů a v naprosto odlišnou dobu. Totéž se projevuje i u ostatních gradientů. WEBB (1987) ukázal, že bióm, jevící se v současné době jako nevýrazný a plošně nepřilíhající významný přechod (lesotundra), byl po dosti dlouhou dobu převažujícím typem vegetace pro velká území severovýchodu Severní Ameriky.

Za základ kontinualistického pojetí bývá pokládána individualita druhů, kterou nezávisle na sobě vyzdvihlo do popředí několik pracovníků, z nich nejznámější je RAMENSKÝ a GLEASON. Kromě nich to byli ještě v Itálii NĚGRI (1914) a ve Francii LENOBLE (1926) a FOURNIER (1927). Ale koncepce individualistického pojetí druhů a koncepce společenstev si zdaleka neodporují (cf. AUSTIN 1985). Ramenského posun v pojetí dokumentovala velice

přesvědčivě PONYATOVSKAYA (1961). Posun v myšlení Braun-Blanqueta je velice dobře doložen v pracích z roku 1921 a 1928. V roce 1921 (p. 311) BRAUN-BLANQUET píše: „TANSLEY... vergleicht die Assoziation nicht mit Unrecht mit einem Quasiorganismus.“<sup>8)</sup> V roce 1928 (p. 271) však píše: „Bekannt ist ja CLEMENTS phantasievoller Vergleich der Schlussgesellschaft mit einem Organismus, ...“<sup>9)</sup>. V dalším textu zcela přesvědčivě ukazuje jasně individualistické chování jednotlivých druhů. Tento Braun-Blanquetův názor a jeho vývoj je doložen glosami Jacka Majora uvedenými již u výše citovaného článku Ponyatovské. AUSTIN (1985) zdůrazňuje, že existují dva případy chybné interpretace individualistické a kontinuální hypotézy: vegetace se může měnit kontinuálně s nenáhodným rozložením optim a hranic jednotlivých druhů. Často dochází ke ztotožňování pozice na transektu s pozicí na gradientu, což nemusí být pravda. Nemusí být totiž prostorový vztah mezi stanovišti s navazujícími hodnotami proměnného faktoru (studovaného gradientu). Nejde o kontinuum prostorové, ale abstraktní, v mnohorozměrném druhovém prostoru.

#### PRAGMATICKÉ ŘEŠENÍ NASTÍNĚNÝCH PROBLÉMŮ

Řešení nastíněných problémů spojených se změnou paradigmat<sup>10)</sup> fytoecologie vidíme především v tom, že se nebudeme omezovat na fenomény demonstrované pouze v určité prostorové či časové škále a nebudeme se na ně koncepčně vázat (a tím si svazovat ruce a myšlení). Naopak, vždy si musíme být vědomi toho, v jaké škále pracujeme a že k dobrému porozumění problému je vhodné dívat se i z hlediska sousedních škál. Za vhodné se nám jeví neomezovat se přemírou koncepcí a termínů, které nemají přímý vztah ke studovaným fenoménům. Např. při koncepci rostlinného společenstva doporučujeme použít co nejširší pojetí a při jeho studiu ukázat, k jakým jevům dochází na různých prostorových či časových úrovních. Samozřejmě, pokud chceme společenstva klasifikovat, jsme nuceni nějaké zúžení udělat či konvencí vymezit podmínky pro abstrakci, jíž klasifikace nesporně je.

Přitom je třeba mít na zřeteli, že podobnost s idiotaxonomickou klasifikací je jen lákavou analogií. Zde platí, že klasifikace dá jen tehdy stejné výsledky, pokud budeme dodržovat dohodnuté konvence! Jako výhodný přístup se nám jeví klasifikovat to, co se opakuje (v prostoru i v čase), v úvahu by měla být brána i významnost (častost) určitých typů vegetace. Hierarchické uspořádání fytoecologických jednotek umožňuje klasifikaci na mnoha různých úrovních. Znamená to ale opustit striktně lineární schéma logických tříd, tak, jak bylo definováno Moravcem (MORAVEC 1975). Teoretickou neúnosnost tohoto přístupu ukazuje BRABEC (1980). Určité vzácnější typy nebo i jedenkrát se vyskytující společenstva je možno zařadit třeba až k nejvyšším jednotkám systému. Tak to činí i deduktivní způsob klasifikace (KOPECKÝ 1978, KOPECKÝ et HEJNÝ 1971, 1978 etc.). Slabinou tohoto přístupu je to, že je silně podmíněný určitou robustností, stálostí používaných jednotek (což bohužel není splněno). Nakonec toto řešení je jen logickým dotažením

<sup>8)</sup> TANSLEY... srovnává asociaci ne neprávem s quasiorganismem.

<sup>9)</sup> Známe je Clementsovo fantazie plně srovnání klimaxového společenstva s organismem.

<sup>10)</sup> Za paradigma (sensu KUHN 1981) je pokládán všeobecně přijatý model či vzor. O změně paradigmat ve fytoecologii píše podrobněji MIRKIN (1984, 1987).

toho, že i klasici fytoecologie zařazovali do svazů i společenstva nejasného ranku — Gesellschaft.

Ale cílem nové vegetační vědy (či fytoecologie) není jen popsání a zařazení jednotlivých společenstev do jednotného systému. Tím by se měla zabývat pouze okrajově. Daleko důležitější se nám jeví porozumění společenstvům. A zde právě hierarchický přístup ke studovaným fenoménům z hlediska různých škál může nesmírně přispět.

I ve vědě o vegetaci se stále více začíná prosazovat hypoteticko-deduktivní přístup, který vede k formulaci testovatelných hypotéz. Teorie je považována za užitečnou pouze tehdy, je-li schopna poskytnout testovatelné predikce (předpovědi). KEDDY (1987) považuje právě za velký nedostatek ekologie společenstev skutečnost, že kromě sbírání dat a sporů o koncepcce trpí malou schopností tvořit testovatelné hypotézy. Z tohoto důvodu se pak ostatní (např. populační) přístupy mohou jevit jako výhodnější a hlavně efektivnější z hlediska tvorby obecné teorie. Pro fytoecologii platí Keddyho slova dvojnásob. Koncepcce mohou být více či méně užitečné, ale nelze je testovat a tedy ani vyvrátit. Případná pře o správnost koncepcce tedy není rozhodnutelná. Některé koncepcce lze přeformulovat jako testovatelné hypotézy, jak to učinili SHIPLEY et KEDDY (1987) s individualistickou a „community unit“ koncepcí rostlinných společenstev. Koncepcce formulované ve starších pracích v sobě často zahrnují řadu zamlčených předpokladů. Jejich přeformulování často vyžaduje značné zpřesnění a hypotézy odpovídají původním koncepcím jen přibližně. Proto považujeme starší práce o koncepcích spíše za zdroj inspirace a nikoliv za zdroj testovatelných hypotéz. Ze současného hlediska je vidět, jak průkopnický byl ELLENBERG (1953) již v době před více než 30 lety, kdy vyslovil určitou hypotézu a snažil se ji ověřit experimentem (a je jedno, zda tato hypotéza v současné době platí či ne). Je velká škoda, že tento přístup nenalezl ve střední Evropě půdu a nebyl výrazněji následován, zejména klasickými fytoecology. U nás byla výjimkou např. práce Slavíkové (SLAVÍKOVÁ 1958). Daleko cílevědoměji by měla být sbírána data, zejména k testování hypotéz. V současnosti například činíme predikce na základě bezděčně odpozorovaných, nikoliv cílevědomě sbíraných skutečností.

Často diskutovaná otázka, zda je lepší přístup Gleasona z roku... či Clementse z roku... by měla být nahrazena přesně formulovanými hypotézami vhodnými pro testování, které mohou být uvedenými pracemi inspirovány.

SHIPLEY et KEDDY (1987) rozlišují dva typy hypotéz: hypotézy o mechanismech a hypotézy o uspořádání (pattern). První je potřeba testovat pomocí manipulačních experimentů, druhé pomocí pozorovaných zákonitostí ve struktuře při použití vhodných statistických metod. Jak ukazuje např. AUSTIN (1986), je jednou z brzd dalšího vývoje vědy o vegetaci skutečnost, že přístupy studující rostlinná společenstva „zdola“ (tj. pomocí experimentů) a „shora“ (pomocí zákonitostí ve složení) nejsou plně propojeny. Navíc jsou přístupy částečně odděleny i geograficky. Zatímco např. u amerických ekologů převládá experimentální přístup, u nás je tradičně ve značné převaze popisný přístup. Žádné z těchto „vychýlení“ nepovažujeme za užitečné. U nás je velmi málo vyvinut přístup manipulačních experimentů, které jsou nejlepší cestou k pochopení organizace společenstev (DIAMOND 1986, AUSTIN 1986, GOLDBERG et WERNER 1983, GOLDBERG 1987). Přitom naši hydrobiolo-

gové byly průkopníky tohoto směru (HRBÁČEK et al. 1961) a dosáhli díky němu světového uznání.

Klasická fytoecologie se soustředila zejména na vyšší rostliny. Dnes je zřejmé, že mnohé procesy nelze pochopit, pokud zanedbáme heterotrofní složky ekosystému. Proto je výrazným rysem současné ekologie společenstev, že studuje interakce více trofických úrovní. Za velmi perspektivní považujeme studium herbivorie, opylování a vztahy s půdními organismy, jako je např. mykorrhiza.

Klasická fytoecologie má velkou výhodu ve standardizovaném sběru materiálu a jeho zpracování. Sběr je velmi dobrým kompromisem mezi požadavky na reprezentativnost na jedné a požadavky na podrobnost na druhé straně. Z těchto důvodů představuje v současné době zřejmě nejefektivnější metodu k zachycení heterogenity v krajinném až kontinentálním měřítku. Díky hierarchickému systému lze na různých škálách velikosti zpracováváného území zvolit odpovídající vhodný rank hierarchického systému (při malých územích např. asociaci a jí podřazené jednotky, při velkých územích jednotky od svazu výše). Velké uplatnění nalézá fytoecologie v krajinném plánování (viz její velké využití v NSR a zejména v Japonsku). Velké množství poznatků je např. skryto v našich geobotanických mapách (MIKYŠKA et al. 1968, MICHÁLKO et al. 1986). Je škoda, že číst uvedené mapy může jen malé množství odborníků, tj. těch, kteří rozumějí legendě. A ta se nikde kromě geobotaniky nepřednáší. Fytoecologie poskytla velmi dobrou představu o geografické proměnlivosti vegetace a o jejím složení. Tato znalost, vysoká zejména ve střední Evropě (ELLENBERG 1982, OBERDORFER 1979), je často až předmětem zájvu i v méně prozkoumaných územích (BARBOUR et MAJOR 1988, SINKER et al. 1985, VALENTINE 1978). Znalosti o abiotickém prostředí „typů společenstev“ jsou vysoké, ale pohybují se převážně na korelativní úrovni. A zjištění korelace ještě neznamená zjištění příčiny!

Jednou z nedostatečně využívaných možností fytoecologie je její využití při extrapolaci výsledků ekosystémových výzkumů i výsledků intenzivního experimentálního studia do krajiny. Například DIAMOND (1986 : 12) doporučuje jako jednu z možností zobecnění výsledků terénních pokusů provést experimenty ve více typech společenstev a jejich význam vážít zastoupením typů společenstev v území. Podobně moderní ochrana přírody musí vycházet z ochrany typů společenstev (jejich stanovišť), k čemuž může klasická fytoecologie poskytnout cenné informace (např. MORAVEC et al. 1983).

Předpokladem je ovšem snaha o potlačení izolace, schopnost používat stejného jazyka a též snaha o nepřehlížení ostatních ekologických poznatků. Samozřejmě za těchto okolností se fytoecologie změní, nezůstane tak samostatnou (a zároveň i izolovanou) vědou. Na druhé straně se tak mohou ukázat i její přednosti a může vhodně doplnit současnou rostlinnou ekologii. Protože fytoecologie pracuje převážně observační a srovnávací metodou, může ekologii poskytovat smysluplné hypotézy k dalšímu testování a zároveň tak pokročit od korelativních zjištění ke kauzálním vysvětlením.

## PODĚKOVÁNÍ

Autoři děkují za cenné diskuse a za připomínky k tomuto článku D. Blažkové, L. Klimešovi, P. Kovářovi, J. Moravcovi, R. Neuhäuslovi, K. Prachovi, M. Rychnovské, J. Sádlovi a J. Slavíkové. Jejich názory byly pro nás podnětné, i když ne vždy shodné s našimi. Myšlenky uvedené v článku odrážejí plně názory autorů, na jejichž vrub patří i případné chyby a omyly.

## LITERATURA

- ALECHIN W. W. (1926): Was ist eine Pflanzengesellschaft? Ihr Wesen, und ihr Wert als Ausdruck des sozialen Lebens der Pflanzen. — *Repert Spec. Nov.*, Berlin, 37 : 1–50.
- ALLEN T. F. H. et STARR T. B. (1982): *Hierarchy. Perspectives for ecological complexity.* — Chicago et London.
- AUSTIN M. P. (1980): Searching for a model for use in vegetation analysis. — *Vegetatio*, The Hague, 33 : 33–41.
- AUSTIN M. P. (1982): Use of relative physiological performance value in the prediction of performance in multispecies mixtures from monoculture performance. — *J. Ecol.*, Oxford, 70 : 559–570.
- AUSTIN M. P. (1985): Continuum concept, ordination methods, and niche theory. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, Palo Alto, 16 : 39–62.
- AUSTIN M. P. (1986): The theoretical basis of vegetation science. — *Trends Ecol. Evol.*, Amsterdam, 1/6 : 161–164.
- AUSTIN M. P. (1987): Models for the analysis of species response to environmental gradients. — *Vegetatio*, Dordrecht, 69 : 35–45.
- AUSTIN M. P. et AUSTIN B. O. (1980): Behaviour of experimental plant communities along a nutrient gradient. — *J. Ecol.*, Oxford, 68 : 891–918.
- BARBOUR M. G., BURK J. H. et PITTS W. D. (1987): *Terrestrial plant ecology.* — Menlo Park etc.
- BARBOUR M. G. et MAJOR J. [red.] (1988): *Terrestrial vegetation of California.* — California.
- BARKMANN J. J. (1973): Synusial approaches to classification. — In: WHITTAKER R. H. [red.], *Ordination and classification of communities. Handbook of Vegetation Science*, Vol. 5, p. 435–491, The Hague.
- BECKING R. W. (1957): The Zürich-Montpellier school of phytosociology. — *Bot. Rev.*, Lancaster, 23 : 411–488.
- BERRYMAN A. A. (1981): *Population systems. A general introduction.* — New York et London.
- BLÁŽEK B., HADAČ E. et HOLUBIČKOVÁ B. (1875): Gnoseologické předpoklady sběru dat ve fyto-ecologii. I. Dvě poznávací strategie. Evropská škola. II. Americká škola. Komplementarita obou směrů. — In: *Automatizace sběru dat v ekologii*, Liblice, p. 13–21 (I.), 23–33 (II.).
- BRABEC E. (1980): Proč není kalkul tříd adekvátním modelem klasifikace. — *Zpr. Čs. Bot. Společ.* 15, Praha, Mater. 1 : 47–50.
- BRAUN-BLANQUET J. (1921): *Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage.* — *Jahrb. St. Gall. Naturwiss. Gess.*, St. Gallen, 57 : 305–351.
- BRAUN-BLANQUET J. (1928): *Pflanzensoziologie.* — Wien.
- BUCKLEY R. C. (1987): Interactions involving plants, Homoptera, and ants. — *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, Palo Alto, 18 : 111–135.
- CHESSON P. L. et CASE T. J. (1986): Overview: Nonequilibrium community theories: chance, variability, history, and coexistence. — In: DIAMOND J. et CASE T. J. [red.], *Community ecology*, p. 229–239, New York etc.
- CZERMAK B. (1977): Untersuchungen über Vorkommen und Aktivität epigäischer Arthropoden im Glocknergebiet. — In: CERNUSCA A. [red.], *Alpine Grassheide Hohe Tauern*, Veröff. öst. MaB-Hochsgebirgsprogrammes Hohe Tauern 1 : 141–153.
- DIAMOND J. (1986): Overview: Laboratory experiments, field experiments, and natural experiments. — In: DIAMOND J. et CASE T. J. [red.], *Community ecology*, p. 3–22, New York etc.
- DIETVORST P. et al. (1982): A new approach to the minimal area of a plant community. — *Vegetatio*, The Hague, 50 : 77–91.
- DIRZO R. et SARUKHÁN J. (1984): Perspectives on plant population ecology. — Sunderland.
- ELLENBERG H. (1953): Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Pflanzenarten. — *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, Berlin, 65 : 351–361.
- ELLENBERG H. (1982): *Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen.* — Stuttgart.
- EGGLER F. R. (1983): Platonic ideas and Theophrastan „characters” in the history of vegetation science. — [Přednáška na Univ. of Wisconsin, Madison].
- FARRIS M. A. et SCHAAL B. A. (1983): Morphological and genetic variation in ecologically central and marginal populations of *Rumex acetosella* L. (Polygonaceae). — *Amer. J. Bot.*, Lancaster, 70 : 246–255.
- FEDOROV V. D. et GILMANOV T. G. (1980): *Ekologija.* — Moskva.
- FEOLI E. (1984): Some aspects of classification and ordination of vegetation in perspective. — *Studia Geobot.*, Trieste, 4 : 7–21.
- FOURNIER P. (1927): Qu'est-ce que l'association du Hêtre? — *Bull. Soc. Bot. France*, Paris, 74 : 416–429.

- GALIANO (1983): Detection of multi-species patterns in plant populations. — *Vegetatio*, The Hague, 53 : 129–138.
- GILLER P. S. (1984): Community structure and the niche. — London et New York.
- GOLDBERG D. E. (1987): Neighborhood competition in an old-field plant community. — *Ecology*, Durham, 68 : 1211–1223.
- GOLDBERG D. E. et WERNER P. A. (1983): Equivalence of competitors in plant communities: a null hypothesis and a field experimental approach. — *Amer. J. Bot.*, Lancaster, 70 : 1098–1104.
- GOODALL D. W. (1977): Dynamics changes in ecosystems and their study: the roles of induction and deduction. — *J. Environm. Management*, Denver, 5 : 309–317.
- GREIG-SMITH P. (1986): Chaos or order — Organisation. — In: KIKKAWA J. et ANDERSON D. J. [red.], *Community ecology. Pattern and process*, p. 19–29, New York etc.
- HERBEN T. (1986): Problém využití fytoocenologických znalostí v ČSSR — pokus o rozbor. — *Preslia*, Praha, 58 : 223–229.
- HERBEN T. (1987): Bryophytes in vegetation sample plots: What is their correlation with vascular plants. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 22 : 35–41.
- HOUFEK J. (1976): Klimatické příčiny mizení rostlin v současnosti a studium těchto příčin. — In: ŠTĚPÁN J. [red.], *Ekologie krajiny*, Acta Ecol. Nat. Reg., Praha, 1977 : 25–26.
- HRBÁČEK J. et al. (1961): Demonstration of the effect of the fishstock on the species composition of zooplankton and the intensity of metabolism of the whole plankton association. — *Verh. Int. Verein. Limnol.*, Stuttgart, 14 : 192–195.
- HUNTLEY B. et BIRKS H. J. B. (1983): An atlas of past and present pollen maps for Europe: 0–13 000 years ago. — Cambridge.
- KEDDY P. A. (1987): Beyond reductionism and scholasticism in plant community ecology. — *Vegetatio*, Dordrecht, 69 : 209–211.
- KOPECKÝ K. (1974): K otázkám nového pojetí klasifikace antropogenních\* nitrofilních společenstev v Čechách. — *Acta Inst. Bot. Acad. Sci. Slovacae*, Bratislava, ser. A., 1 : 245–254.
- KOPECKÝ K. et HEJNÝ S. (1971): Nitrofilní lemová společenstva víceletých nitrofilních rostlin severovýchodních a středních Čech. — *Rozpr. Čs. Akad. Věd.*, ser. math.-natur., Praha, 81/9 : 1–126.
- KOPECKÝ K. et HEJNÝ S. (1978): Die Anwendung einer „deduktiven Methode syntaxonomischer Klassifikation“ bei der Bearbeitung der strassbegleitenden Gesellschaften Nordostböhmens. — *Vegetatio*, The Hague, 36 : 43–51.
- KRAHULEC F., LEPŠ J. et RAUCH O. (1980): Vegetation of the Rozkoš reservoir near Česká Skalice (East Bohemia) I. The vegetation development during the first five years after filling. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 15 : 321–362.
- KREBS C. J. (1972): *Ecology: the experimental analysis of distribution and abundance*. — New York.
- KUHN T. S. (1981): Štruktúra vedeckých revolúcií. — Bratislava.
- KWIATKOWSKA J. et SYMONIDES E. (1985): Statistical analysis of the phytocoenosis homogeneity. — *Acta Soc. Bot. Polon.*, Warszawa, 54 : 449–521.
- LENOBLE F. (1926): A propos des associations végétales. — *Bull. Soc. Bot. France*, Paris, 73 : 873–893. [n.v., cit. sec. PONYATOVSKAYA 1961].
- MATESSI C. et JAYAKER S. D. (1981): Coevolution of species in competition: A theoretical study. — *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, Washington, 78 : 1081–1084.
- MCCAUGHTON et WOLF L. L. (1979): *General ecology*. — New York.
- MICHALKO J. et al. (1986): Geobotanická mapa ČSSR. Slovenská socialistická republika. — Bratislava.
- MIKYŠKA R. et al. (1968): Geobotanická mapa ČSSR. I. České země. — *Vegetaco ČSSR A2*, Praha.
- MIRKIN B. M. (1984): O paradigmaty v fitocenologii. — *Žurn. Obščej Biol.*, Moskva, 46/6 : 749–757.
- MIRKIN B. M. (1985a): [rec.] J. MORAVEC a kolektiv. Rostlinná společenstva České socialistické republiky a jejich ohrožení. — *Bot. Žurnal*, Moskva, Leningrad, 70/12 : 1718–1722.
- MIRKIN B. M. (1985b): Teoretičeskije osnovy sovremennoj fitocenologii. — Moskva.
- MIRKIN B. M. (1987): Paradigm change and vegetation classification in Soviet phytocoenology. — *Vegetatio*, Dordrecht, 68 : 131–138.
- MORAVEC J. (1969): Succession of plant communities and soil development. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 4 : 133–164.
- MORAVEC J. (1973): The determination of the minimal area of phytocoenoses. — *Folia Geobot. Phytotax.*, Praha, 8 : 23–47.
- MORAVEC J. (1975): Poznámky k vývoji a současnému stavu syntaxonomie. — *Preslia*, Praha, 47 : 347–362.



- MORAVEC J. et al. (1983): Rostlinná společenstva České socialistické republiky a jejich ohrožení. — Severočes. Přír., Litoměřice, Příloha 1983/1 : 1—110.
- MUELLER-DOMBOIS D. et ELLENBERG H. (1974): Aims and methods of vegetation ecology. — New York.
- NEGRI G. (1914): La unita ecologiche fondamentali in fitogeografie. — Atti R. Accad. Sci. Torino 49 : 1—14. [n.v., cit. sec. PONYATOVSKAYA 1961].
- NEUHÄUSL R. (1980): Teoretická povaha středoevropské fytoocenologické klasifikace. — Zpr. Čs. Bot. Společ., 15, Praha, Mater. 1 : 13—20.
- NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ Z. et NEUHÄUSL R. (1969): Fytoocenologická a ekologická terminologie. Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 4, Příloha 1 : 1—94.
- NOY-MEIR I. et VAN DER MAAREL E. (1987): Relations between community theory and community analysis in vegetation science: some historical perspectives. — Vegetatio, Dordrecht, 69 : 5—15.
- OBERDORFER E. (1979): Pflanzensoziologische Exkursionsflora. — Stuttgart.
- O'NEILL R. V. et al. (1986): A hierarchical concepts of ecosystems. — Princeton.
- ODUM E. P. (1971): Fundamentals of ecology. — Philadelphia.
- PIANKA E. R. (1977): Evolutionary ecology. — New York.
- PICKETT S. T. A. et WHITE P. S. (1985): The ecology of natural disturbance and patch dynamics. — Orlando.
- PIELOU E. C. (1977): Mathematical ecology. — New York.
- PONYATOVSKAYA V. M. (1961): On two trends in phytocoenology. — Vegetatio, The Hague, 10 : 373—385.
- RABOTNOV T. A. (1987): Eksperimentalnaja fitocenologija. — Moskva.
- RAVERA O. (1984): Consideration on some ecological principles. — In: COOLEY J. H. et GOLLEY F. B. [red.], Trends in ecological research for the 1980s, p. 145—162, New York.
- REJMÁNEK M. (1984): Perturbation-dependent coexistence and species diversity in ecosystems. — In: SCHUSTER P. [red.], Stochastic phenomena and chaotic behaviour in complex systems, p. 220—230, Berlin etc.
- SHUGART H. H. (1984): A theory of forest dynamics. — New York etc.
- SHIPLEY B. et KEDDY P. A. (1987): The individualistic and community-unit concepts as falsifiable hypothesis. — Vegetatio, Dordrecht, 69 : 47—55.
- SINKER C. A. et al. (1985): Ecological flora of the Shropshire region. — Shrewsbury.
- SLAVÍKOVÁ J. (1958): Einfluss der Buche (*Fagus sylvatica* L.) als Ädikator auf die Entwicklung der Krautschicht in den Buchenphytozönosen. — Preslia, Praha, 30 : 19—42.
- TURKINGTON R. (1985): Variation and differentiation in populations of *Trifolium repens* in permanent pastures. — In: WHITE J. [red.], Studies in plant demography. A festschrift for John L. Harper, p. 65—82, London etc.
- TÜXEN R. (1970): Bibliographie zum Problem des Minimi-Areals und der Art-Areal-Kurve. — Exc. Bot., Stuttgart, B 10 : 291—314.
- UNDERWOOD A. J. (1986): What is a community? — In: RAUP D. M. et JABLONSKI D. [red.], Pattern and processes in the history of life, p. 351—367, Berlin etc.
- USHER M. B. et BOOTH R. G. (1986): Arthropod communities in a maritime antarctic moss-turf habitat: multiple scales of pattern in the mites and collembola. — J. Animal Ecol., Oxford, 55 : 155—170.
- VALENTINE D. H. (1978): Ecological criteria in plant taxonomy. — In: STREET H. E. [red.], Essays in plant taxonomy, p. 1—18, London etc.
- WEBB III T. (1986): Is vegetation in equilibrium with climate? How to interpret late-Quaternary data. — Vegetatio, Dordrecht, 67 : 75—91.
- WEBB III T. (1987): The appearance and disappearance of major vegetational assemblages: Long-term vegetational dynamics in eastern North America. — Vegetatio, Dordrecht, 69 : 177—187.
- WESTHOFF V. et VAN DER MAAREL E. (1978): The Braun-Blanquet approach. — In: WHITTAKER R. H. [red.], Classification of plant communities, p. 287—399, The Hague.
- WHITE J. [red.] (1985): The population structure of vegetation. — In: Handbook of vegetation science Vol. 3, Dordrecht.
- WHITTAKER R. H., GILBERT et CONNELL J. (1979): Analysis of two-phase pattern in a mesquite grassland. — J. Ecol., Oxford, 67 : 935—952.
- WIEGLEB G. (1986): Grenzen und Möglichkeiten der Datenanalyse in der Pflanzensoziologie. — Tuexenia, Göttingen, 6 : 365—377.
- WIUM ANDERSEN S. (1987): Allelopathy among aquatic plants. — Arch. Hydrobiol., Stuttgart, Beih. Ergebn. Limnol. 27 : 167—172.

L. Murmann-Kristen:

### Das Vegetationsmosaik im Nordschwarzwälder Waldgebiet

Dissertationes Botanicae 104, J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, Berlin — Stuttgart 1987, 290 str., 51 obr., 62 tab., cena 160,— DM. (Kniha je v knihovně ČSBS.)

Recenzovaná publikace má všechny přednosti disertačních prací: ucelenost, názorné podání látky, snahu obsáhnout námět v úplnosti, vyrovnat se se všemi řešenými problémy atd. Proto možno tolerovat i některé nedostatky, které běžně doprovázejí tento druh prací a vyplývají z nižší úrovně empirického poznání a spíše scholastického zvládnutí příslušné literatury.

Práce má obvyklou strukturu popisných fytoocenologických studií. Po stručné informaci o zkoumaném území (geologie, geomorfologie, půda, podnebí, vývoj vegetace v období pozdřího glaciálu, kulturní historie a dějiny lesa, majetkové poměry) následuje kapitola věnovaná metodice a podrobná charakteristika rostlinných společenstev (té je věnováno téměř 200 stran).

Autorka začleňuje do vegetačních rozborů i společenstva kultivovaných dřevin, označovaná v německé literatuře termínem „Forst“. Zde rozlišuje skupiny hospodářských typů lesa se stanovištně, popř. i flórově cizími druhy dřevin (např. typ se smrkem, modřínem, duglaskou, dubem červeným apod.) a typy blízké potenciální přirozené vegetaci (např. typ s bukem a ušlechtilými listnáči). Škála přirozenosti těchto porostů je však založena pouze na složení stromového patra, což v mnoha případech zkrlesuje skutečnou biocenotickou hodnotu porostů (i porosty tvořené stanovištně cizími dřevinami mohou mít relativně zachovalé bylinné patro, odpovídající přirozené vegetaci, a naopak porosty přirozené dřevinné skladby mohou mít zcela změněné a degradované závislé synusie).

Zajímavý je pokus charakterizovat oblasti rozšíření přirozených lesních společenstev komplexu aktuální vegetace, zachycené sigmasociologickou metodou. Vyžaduje to dokonalou znalost všech společenstev území. Tento postup však poskytuje velmi názorný obraz vegetační struktury základních krajinných celků a možnosti další interpretace v oblasti tvorby a ochrany krajiny a ochrany přírodních zdrojů. S cílem charakterizovat stupeň „přirozenosti“ popsanych sigmaspolečenstev rozlišila autorka tři kategorie vegetace: 1. Přirozená a přírodě blízká, 2. antropicky stimulovaná, avšak v přírodní krajině předpokládaná a 3. antropogenní společenstva. Sigmasociologickou metodou charakterizovala stavbu všech přirozených komplexů lesní vegetace.

Samostatná kapitola je věnována ochraně přírody. Obsahuje informace o vzácných druzích a společenstvech a všimá si ochranné hodnoty druhově chudých lesních společenstev (toto hledisko bylo a je obecně zanedbáváno v ochraně přírody, která preferuje ochranu bohatých a diverzních biotopů na úkor chudých, ale reprezentativních ukázek dřívě obecných, dnes zanikajících ekosystémů). Dále je analyzován ústup listnatých dřevin a jedle, navržena kritéria pro vymezení chráněných lesních území, charakterizován stav ochrany popsanych lesních „sigmaspolečenstev“. Zajímavé jsou postřehy o možnostech ochrany biotopů v hospodářských lesích. Kapitola končí stručným hodnocením zkoumaného území jako rekreační oblasti.

Práce přináší cenný materiál z dosud málo prozkoumané části pohorí Černého lesa. Při hodnocení vychází vesměs z lokálních zdrojů informací a přidržuje se tradičního syntaxonomického pojetí. Odkrývá však aktuální problémy, které stojí před současnou naukou o vegetaci, a snaží se o jejich řešení v rámci zkoumaného území. Ukazuje, že při syntetickém vyhodnocení floristické skladby a struktury vegetace získává ekolog pracující v krajinném měřítku základní prostředky pro interpretaci vztahů mezi neživou přírodou, biocenosami a lidskou činností.

R. Neuhäusl