

Rostlinná společenstva alpinského stupně se smilkou tuhou (*Nardus stricta*) v Hrubém Jeseníku

I. Charakteristika společenstev ve vztahu k dynamice cenopopulací smilky tuhé

Alpine plant communities with *Nardus stricta* in the Hrubý Jeseník Mts. (The Sudeten Mts., Czechoslovakia)

I. Description of the communities with respect to the dynamics of *Nardus stricta* coenopopulations

Jitka Klimešová

Botanický ústav ČSAV, Úsek ekologie rostlin, Dukelská 145, 379 82 Třeboň, Czechoslovakia

Klimešová J. (1992): Alpine plant communities with *Nardus stricta* in the Hrubý Jeseník Mts. (The Sudeten Mts., Czechoslovakia). I. Description of the communities with respect to the dynamics of *Nardus stricta* coenopopulations. - Preslia, Praha, 64:223-239 [in Czech].

Key words: Alpine plant communities, *Nardus stricta*, coenopopulation dynamics, Sudeten Mts., Czechoslovakia

Eleven types of communities in which *Nardus stricta* occurs were distinguished and mapped in the alpine zone of the Hrubý Jeseník Mts. The future success of *Nardus stricta* coenopopulations in these communities depends on disturbances which keep the grassland canopy open and thus make the seedling establishment possible. At present, such favourable conditions occur only in about 1% of the mapped area. In other communities, either the emergence of seedlings is exceptional or their survival is low.

Úvod

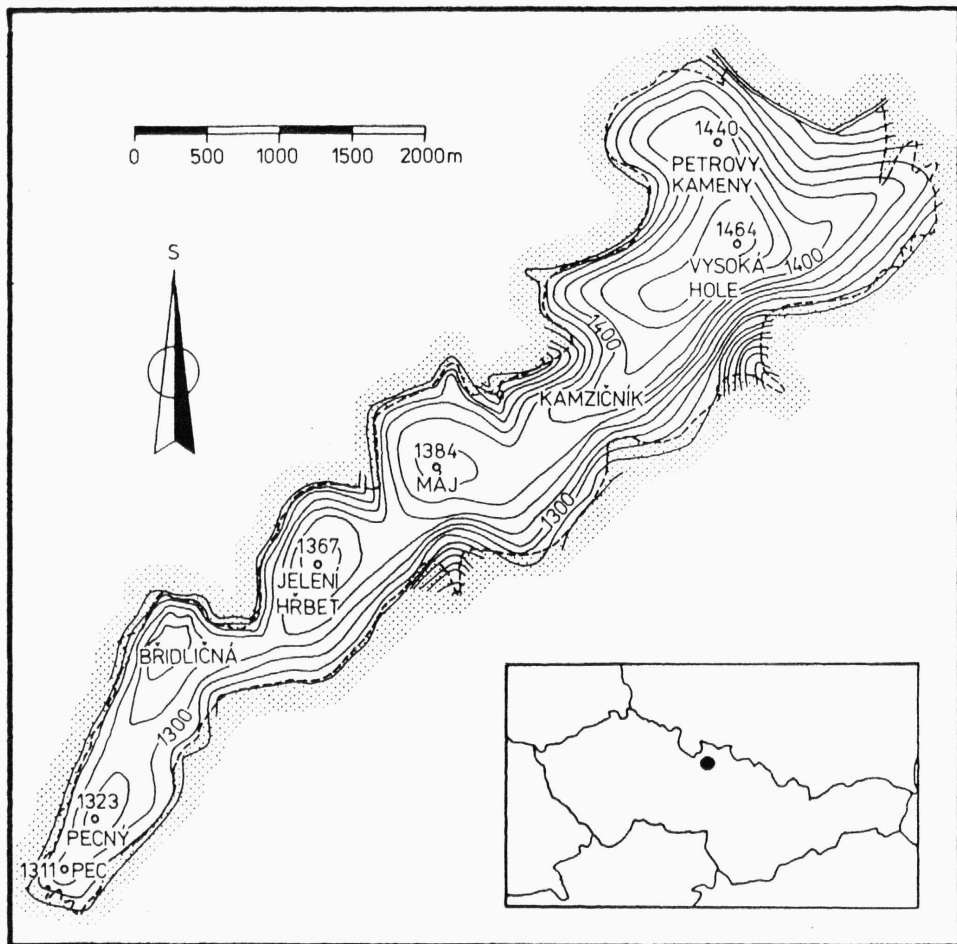
Zastoupení smilky tuhé ve vegetaci horských a podhorských oblastí zaznamenalo v posledním století velký výkyv. Zatímco ve třicátých letech byla publikována řada prací o šíření této trávy na horských pastvinách (Klečka 1930, 1935, Maloch 1931, 1932, Heddle et Ogg 1936), po druhé světové válce se v souvislosti se změnou hospodaření začínají objevovat zprávy o jejím ústupu (Šmarda 1957, Šmarda et al. 1963, Jeník 1983, Hofmann 1985). Také ze srovnání literárních údajů popisujících vegetaci Hrubého Jeseníku vyplývá, že se zde rozloha smilkových porostů zmenšila (Klimeš et Klimešová 1991).

To, co zvýhodňovalo smilku při její expanzi na nová území, byla pastva: dobytek spásal původní společenstva a narušoval drn sešlapem. Obnažená půda byla vhodná pro úspěšné uchycení semen smilky a její tuhé, štětinovité listy ji chránily před okusem. Degradovaná půda, ochuzovaná o živiny pastvou a erozí, zvýhodňovala *Nardus stricta* v konkurenci s ostatními druhy. Tak se smilka z původních společenstev na sněhových výležiskách, v enklávách mezi klečí, na okrajích rašelinišť apod. rozšířila na velké rozlohy tzv. smilkových holí (Svoboda 1939, Jeník 1958, Štursová 1974, Krahulec 1986).

Po skončení pastvy se v horských oblastech sice automaticky nezměnila kvalita půdy, ale změnil se podmínky pro přežívání druhů citlivých k okusu a sešlapu. V důsledku toho zarostly volné prostory mezi trsy smilky a to zamezilo jejímu

obnovování semeny; na bohatých substrátech začaly druhy s vyšším vzrůstem, náročnější na živiny, vytlačovat světlomilnou smilku.

Úkolem této práce je zachytit současné rozšíření smilkových porostů v Hrubém Jeseníku a zjistit, jaké faktory se podílejí na dynamice *Nardus stricta* při vyloučení pastvy. V druhé části příspěvku (Klimešová 1993) je pak zkoumána závislost výskytu smilky na sněhových poměrech lokality.



Obr. 1. - Mapa jižního hřebene Hrubého Jeseníku. Přerušovaná čára označuje alpskou hranici lesa (upraveno podle Plesníka - Plesník 1972). Plochy pod hranicí lesa jsou zvýrazněny tečkováním; vrstevnice po 20 m. Fig. 1. - Map of the southern ridge of the Hrubý Jeseník Mountains. Timberline is shown by dashed line (from Plesník 1972, modified). The areas located below the timberline are pointed up by dotting. Countour lines interval equals 20 m.

Popis území

Zájmovým územím byl alpský stupeň jižního hřebene Hrubého Jeseníku od Pece (1311 m n.m.) po Petrovy kameny (1440 m n.m.) (obr. 1). Oblast je vymezena alpskou hranicí lesa, která zde leží ve výšce 1250 až 1300 m n.m. (Plesník 1972).

Východní část Hrubého Jeseníku (ke které náleží i zkoumané území) je tvořena desenskou klenbou, která má rulové jádro s amfibolickými masívy a plášť devonských, méně metamorfovaných hornin. Ve vrcholové části vystupují chloriticko-sericitické ruly, které zasahují do zkoumaného území pouze v oblasti Petrových kamenů. Na části hřebene od Pece po Břidličnou vystupují z mocného souvrství grafitických fylitů kvarcitu. Zbývající část hřebene tvoří chloritické břidlice, ve kterých jsou jen malé polohy zelených břidlic a kvarcitu (Fišera 1982, Opletal et Hank 1984).

Trupovitý reliéf nejvyšších poloh hlavního (tj. jižního) hřebene Hrubého Jeseníku byl formován především kryogenními procesy v pleistocénu (Prosová 1963). Geomorfologické pochody jsou v současné době málo výrazné, pouze v dynamickém reliéfu Velké kotliny, Malé kotliny a Mezikotlí se projevuje erozní činnost tavných vod a lavin, nivace sněhových políček apod. (Jeník, Bureš et Burešová 1985).

Kulminační část Hrubého Jeseníku má chladné horské klima (Syrový 1958). Podrobnější popis klimatických poměrů je uveden ve druhé části článku (Klimešová 1993).

Metodika

Terénní práce byly prováděny v letech 1984 až 1986. Popisu a mapování společenstev se smilkou tuhou v Hrubém Jeseníku předcházelo fytoocenologické zpracování celého území (metodika např. Slavíková 1986), na základě kterého byly teprve vytypovány porosty se zastoupením smilky. Dále byly přednostně snímkovány ty části fytoceoz, ve kterých byla smilka přítomna; tento snímkový materiál je shrnut v práci Piňosové (Piňosová 1987), zde je uvedena pouze syntetická tabulka. Ve zkoumaném území bylo vylišeno jedenáct typů porostů a porosty k nim náležející byly mapovány (mimo typ č. 8: *Nardus-Deschampsia*) v srpnu 1986 do mapy 1:5000. V každém mapovaném porostu byla v terénu zaznamenána presence a abundance smilky. Takto vzniklá mapa sloužila k vytvoření mapy rozšíření porostů s *Nardus stricta* (obr. 2) a mapy rozšíření *Nardus stricta* (obr. 3); dále z ní bylo gravimetricky zjištěno zastoupení smilky tuhé na ploše mapovací jednotky (obr. 4). Procento, jakým se podílí jednotlivé mapovací jednotky na celkové ploše společenstev se smilkou tuhou (tab. 1) bylo gravimetricky zjištěno z mapy porostů s *Nardus stricta* (obr. 2).

Ontogenetická struktura cenopopulací (cenopopulace je chápána jako soubor všech jedinců daného druhu nacházejících se ve fytoceozě - Rabotnov 1969) byla zjišťována přiřazením 20 genet nebo ramet (sensu Harper 1977) smilky tuhé nacházejících se na ploše fytoocenologického snímku nebo v jeho okolí k následujícím ontogenetickým stádiím (podrobnosti k metodice a její diskuse viz Jakrllová 1988a, Klimešová 1992):

(1) Juvenilní rostliny - okrouhlé, pravidelné nekvetoucí trsy s listy juvenilního typu (krátké, světle zelené, měkké). Trs nemá hřebínek odumřelých listových pochev, kořenový systém je málo vyvinut, nejsou přítomny mrtvé kořeny.

(2) Generativní rostliny - rostliny jsou plodné (nesou letošní nebo loňská květenství), původní matefský trs se rozpadá na polykormon trsů, které ještě mohou

být spojeny hřebínky odumřelých listových pochev. Listy jsou dospělého typu (dlouhé, naředlé, tvrdé díky inkrustaci SiO_2). Byla-li patrná souvislost dceřiných trsů pocházejících z jedné mateřské rostliny, byl považován za jedince celý tento polykormon (tedy geneta). Trsy, které rostly jednosměrně a/nebo u nich nebyla patrná souvislost dceřiných trsů s mateřskou rostlinou, byly považovány za jedince tj. morfologicky a fyziologicky samostatné jednotky (ramety), a to bez ohledu na jejich původ.

(3) Senilní rostliny - neplodné rostliny (nejsou přítomná letošní ani loňská květenství) s listy dospělého nebo druhotně juvenilního typu. Trs má na bázi hřebínek odumřelých listových pochev. Kořenový systém je mohutnější než nadzemní část rostliny, převládají odumřelé kořeny. Pojetí jedince je stejné jako u předcházející kategorie.

Dále byl orientačně sledován výskyt semenáčků smilky tuhé, typ disturbance vedoucí k porušení souvislosti porostu a k ecesi zkoumaného druhu. Na základě literárních údajů o životním cyklu *Nardus stricta*, záznamů ontogenetické struktury populace a poznatků o ecesi byl vytvořen model dynamiky cenopopulací smilky tuhé v Hrubém Jeseníku.

Nomenklatura taxonů je uváděna podle práce Neuhäuslová et Kolbek (1982).

Výsledky a diskuse

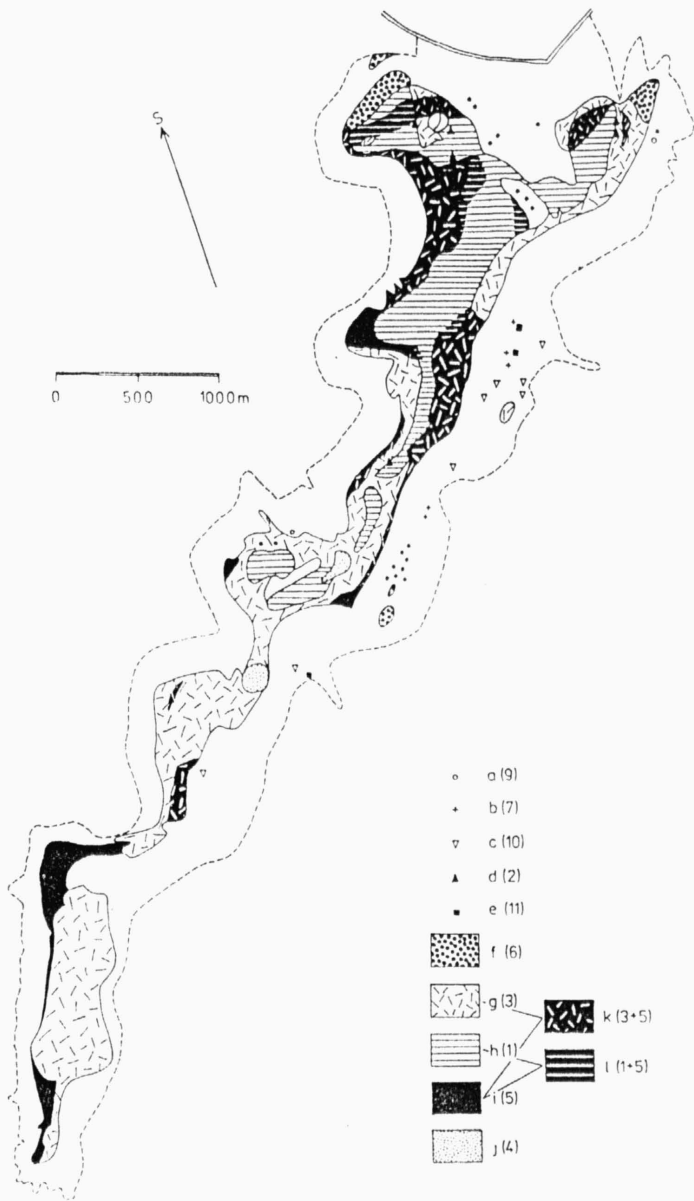
Rozšíření smilkových porostů v Hrubém Jeseníku

Porosty, v nichž se vyskytuje smilka tuhá, zabírají asi polovinu plochy jižního hřebene Hrubého Jeseníku nad alpskou hranicí lesa (obr. 2). Na celém tomto území však *Nardus stricta* není dominantou a na velké rozloze se vyskytuje jen řídce (obr. 3 a 4). Mimo jižní hřeben se porosty se smilkou tuhou nacházejí také na ostatních nelesných enklávách: na Pradědu, především v oblasti parkové hranice lesa na jižním a jihovýchodním svahu, na Malém Dědu zejména nad chatou Švýcárnou, mozaikovitě na Šeráku a Keprníku a ve vrcholových částech masivu Mravenčíku.

Na hlavním hřebeni Hrubého Jeseníku bylo vylišeno jedenáct typů fytoocenóz, ve kterých se vyskytuje smilka tuhá. Jejich současné rozšíření je zachyceno na mapě (obr. 2), stručná charakteristika je uvedena v tabulce č. 1 a floristické složení v tabulce č. 2.

Porosty se smilkou tuhou porůstají vrcholové plošiny hřebene, méně se vyskytují na svazích nebo v oblasti parkové hranice lesa. Převážně jsou v zimě kryty větší vrstvou sněhu a nacházejí se i na sněhových vyležiskách ve Velké kotlině (Klímešová 1993). Vodní režim mapovaných porostů je velmi různý: od vlhkých stanovišť v blízkosti pramenišť až po větry vysušované lokality na hranách hřebene.

Fytoocenózy se smilkou tuhou jsou většinou druhově chudé trávníky s jednovrstevným bylinným patrem do 20 cm, tvořené převážně druhy *Deschampsia flexuosa* a *Festuca airoides* (= *F. supina*). Je-li přítomna *Molinia caerulea* nebo *Calamagrostis villosa*, je bylinné patro dvouvrstevné. Mechové patro je vyvinuto nejvíce v keříčkových společenstvech. Pokryvnost bylinného patra je většinou stoprocentní, pouze porosty keříčků a stanoviště podléhající silné půdní erozi mají bylinné patro nezapojené. Mapované porosty přecházejí na svazích mozaikovitě do cenóz s dominantní borůvkou nebo třtinou chloupkatou, které se vyznačují nepřítomností druhů *Festuca airoides* a *Nardus stricta*.



Obr. 2 - Mapa alpinských společenstev se smilkou tuhou na jižním hřebeni Hrubého Jeseníku. Přerušovaná čára - alpská hranice lesa. a - *Polytrichum-Homogyne*; b - *Molinia-Calamagrostis*; c - *Nardus-Thesium*; d - *Carex-Calluna*; e - *Baeothryon-Pinguicula*; f - *Nardus-Potentilla*; g - *Deschampsia-Festuca*; h - *Carex-Deschampsia*; i - *Vaccinium-Cetraria*; j - *Molinia-Nardus*; k - mozaika porostů *Deschampsia-Festuca* a *Vaccinium-Cetraria*; l - mozaika porostů *Carex-Deschampsia* a *Vaccinium-Cetraria*. Čísla v závorce odpovídají označením typu porostu z tab. 1.

Fig. 2. - Alpine communities with *Nardus stricta* on the southern ridge of the Hrubý Jeseník Mts. Timberline is indicated by dashed line. Numbers in parentheses refer to the community types as stated in Table 1.

Tab. 1 - Charakteristika alpinských společenstev se smilkou tuhou na jižním hřebeni Hrubého Jesenku. Procentuální podíl plochy společenstva na celkové rozloze mapovaných porostů je uveden ve druhém sloupci (s výjimkou č. 8, které nebylo mapováno).

Table 1. - Characteristic of alpine communities with *Nardus stricta* on the southern slope of the Hrubý Jeseník Mountains. Number of the given community type and its name appear in the first column. Percentage contribution of a particular community to the total area of the mapped stands is given in the second column (except of the community type no. 8 which was not subjected to mapping). In the last column, the phytosociological classification is provided.

Název společenstva	%	Fyziognomie, stanoviště sousední porosty	Syntaxonomické hodnocení
1 <i>Carex rigida</i> - <i>Deschampsia flexuosa</i>	23	zapojené trávníky na náhorních plošinách; na svazích přecházejí difúzně do typu č. 3 a na hranách hřebene tvoří mozaiku s typem č. 5	<i>Cetrario islandici-Festucetum supinae avenelletosum</i> Rozsypalová in Burešová 1976
mozaika 1 + 5	3		
2 <i>Carex rigida</i> - <i>Calluna vulgaris</i>	0.5	otevřené porosty v návětrí tvořící enklávy uvnitř typu č. 1 nebo rostoucí na styku typu č. 1 a 5	<i>Cetrario islandici-Festucetum supinae callunetosum</i> Rozsypalová in Burešová 1976
3 <i>Festuca airoides</i> - <i>Deschampsia flexuosa</i>	46	zapojené trávníky na náhorních plošinách; na hranách hřebene tvoří mozaiku s typem č. 5 a na svazích přecházejí difúzně do porostů s dominantní <i>Calamagrostis villosa</i> a <i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Cetrario islandici-Festucetum supinae avenelletosum</i> Rozsypalová in Burešová 1976
mozaika 3 + 5	12		
4 <i>Molinia caerulea</i> - <i>Nardus stricta</i>	3	zapojené trávníky v okolí rašelinišť tvořící přechod mezi rašeliništními společenstvy a typem č. 3	<i>Sileno vulgaris-Calamagrostidetum villosae</i> Jeník, Bureš et Burešová 1980
5 <i>Vaccinium vitis-idaea</i> - 6 <i>Cetraria islandica</i>	6	nezapojená keříčkovitá společenstva na hranách hřebene (zvláště na kvarcitu) tvořící mozaiku s typem č. 1 a 3; v závětrří přecházejí difúzně do porostů <i>Vaccinium myrtillus</i>	<i>Calluno vulgaris-Cetrarietum islandicae</i> Šmarda 1950
6 <i>Nardus stricta</i> - <i>Potentilla erecta</i>	3	zapojené trávníky v terénních sníženinách v závětrří, vyskytující se ostrůvkovitě v porostech <i>Calamagrostis villosa</i> a <i>Vaccinium myrtillus</i> nebo na přechodech porostů holí k nim	<i>Nardo strictae-Festucetum supinae</i> Šmarda 1950
7 <i>Molinia caerulea</i> - <i>Calamagrostis villosa</i>	1	otevřené porosty na suchých skalkách v závětrných kotlinách, jsou obvykle enklávami v porostech <i>Calamagrostis villosa</i>	sukcesní stádia <i>Sileno vulgaris-Calamagrostidetum villosae molinietosum</i> Jeník, Bureš et Burešová 1980
8 <i>Nardus stricta</i> - <i>Deschampsia cespitosa</i>		otevřené porosty na cestách téměř ve všech typech společenstev	<i>Deschampsio cespitosae-Nardetum strictae</i> Husáková 1986

9 <i>Polytrichum formosum</i> - <i>Homogyne alpina</i>	0.5	Zapojené porosty na prameništích, většinou v porostech <i>Calamagrostis villosa</i>	částečně <i>Festuco supinae-Vaccinium myrtilli</i> Šmarda 1950
10 <i>Nardus stricta</i> - <i>Thesium alpinum</i>	1	zapojené trávnky tvořící lem prameništ a loučky ve Velké kotlině; na vlhčích částech prameniště přechází difúzně do porostů asociace <i>Poo chaixii-Deschampsietum cespitosae</i> Jeník, Bureš et Burešová 1980; na sušších místech přechází do porostů <i>Calamagrostis villosa</i>	<i>Thesio alpini-Nardetum strictae</i> Jeník, Bureš et Burešová 1980
11 <i>Baeothryon alpinum</i> - <i>Pinguicula vulgaris</i>	1	otevřené porosty vlhkých skal ve Velké kotlině; na vlhčích místech přechází difúzně do porostů s <i>Allium sibiricum</i> ; na sušších místech sousedí s porosty <i>Molinia caerulea</i>	<i>Pinguicula vulgaris-Trichophoretum alpini</i> (Šmarda 1950) Jeník, Bureš et Burešová 1980

Otázku sytaxonomie smilkových porostů řeší komplexně Krahulec (1986) pro Krkonoše a Orlické hory; poukazuje však na to, že situace v Hrubém Jeseníku je odlišná hlavně větším zastoupením metličky křivolaké a menší pokryvností smilky (viz též Jeník 1961). Klasifikací alpinských společenstev v Hrubém Jeseníku se zabývali: Šmarda (1950), Jeník (1961) a Jeník, Bureš a Burešová (1980). Zvolení vlastních užších jednotek pro účely této práce (jejich fytoocenologické hodnocení viz tab. 1) umožnilo detailnější pohled na vegetaci jižního hřebene Hrubého Jeseníku.

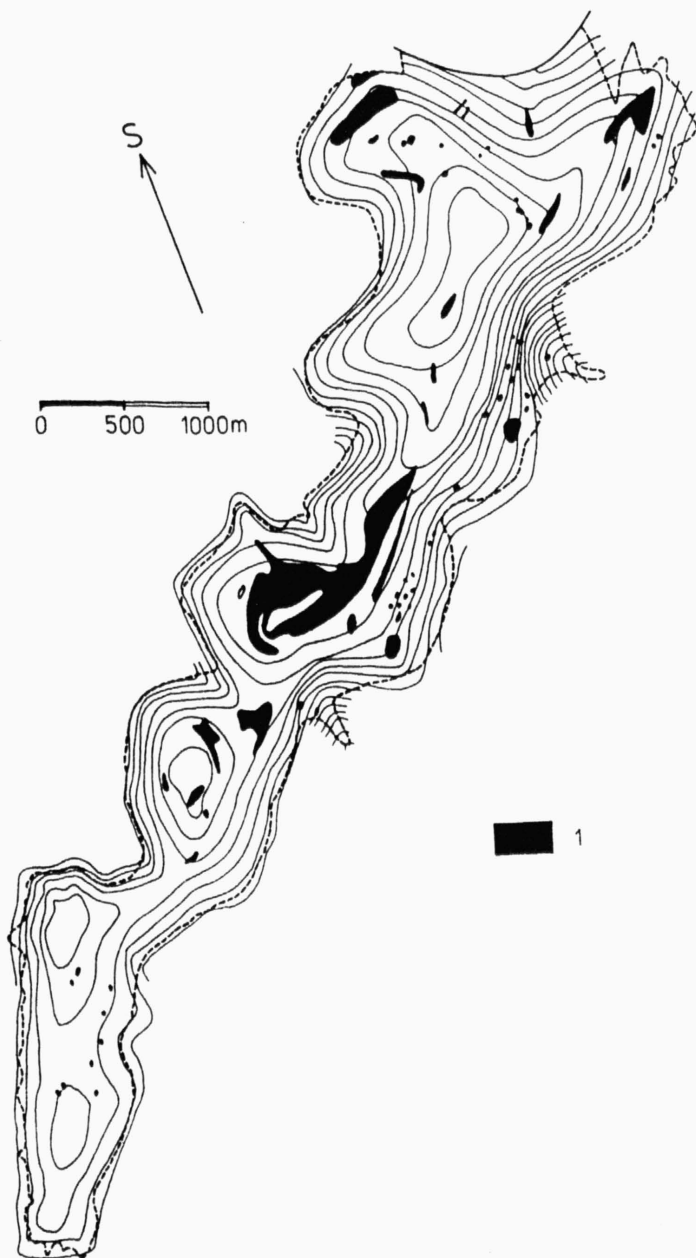
Dynamika cenopopulací smilky tuhé v Hrubém Jeseníku

Každou cenopopulaci ovlivňují specifické biotické a abiotické faktory, proto má i specifickou dynamiku. Ze zastoupení jedinců různých ontogenetických stádií v populaci a možnosti jejího obnovování (způsob rozmnožování druhu, podmínky ecese v daném společenstvu) je možno porovnat dynamiku různých cenopopulací, nelze však podat detailní predikci vývoje (Klimešová 1992).

Cenopopulace smilky tuhé v Hrubém Jeseníku (jejich charakteristiku viz. tab. 3) se v zásadě liší vlastnostmi, které souvisejí se zapojeností společenstva, ve kterém rostou: (1) rozmnožování - v nezapojeném porostu dochází k vegetativnímu i generativnímu rozmnožování, zatímco v zapojeném porostu se smilka rozmnožuje pouze vegetativně; (2) rozrůstání trsu - v nezapojeném porostu se trs smilky rozrůstá všesměrně, v zapojeném většinou jednosměrně.

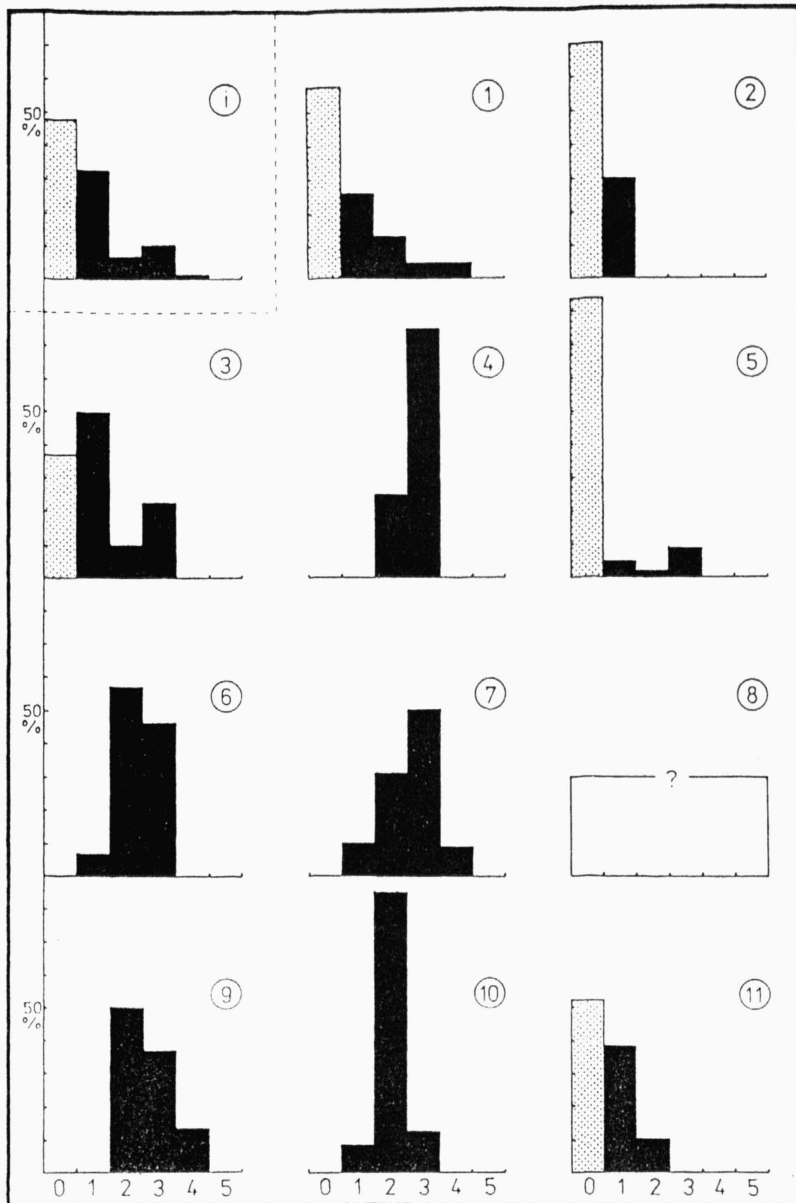
Protože vegetativní rozmnožování nemá u smilky význam pro obsazování nových stanovišť (Štursová 1974), musely všechny existující cenopopulace vzniknout ze semen. Úspěšná ecese semenáčků *Nardus stricta* je však možná pouze na holé minerální půdě nebo v nízkém mechovém koberci (Persikova 1959); v dnešních zapojených společenstvech musel být tedy v minulosti souvislý drn narušen.

Vznik jakékoli cenopopulace smilky si lze představit tak (obr. 5), že dojde k otevření porostu nějakou disturbancí a v prostředí je dostatek semen smilky, která se ve společenstvu úspěšně uchytí (obr. 5 - střední diagram v části a). Jsou-li ve společenstvu příhodné podmínky pro růst smilky, rostliny dospějí a začnou také produkovat semena, která mají možnost uchytit se v nezapojeném porostu (obr. 5 - horní diagram v části a).



Obr. 3 - Rozšíření smilky tuhé na jižním hřebeni Hrubého Jeseníku. 1 - Plochy s pokryvností smilky nad 5 %; přerušovaná čára - alpinská hranice lesa; vrstevnice po 20 m.

Fig. 3. - Distribution of *Nardus stricta* on the southern ridge of the Hrubý Jeseník Mountains. 1 - Areas in which *Nardus* cover exceeds 5 %. Dashed line indicates the course of timberline. Interval between contour lines is 20 m.



Obr. 4 - Pokryvnost smilky tuhé na ploše mapovaných porostů. Na ordinátě jsou vynesena procenta plochy porostů se smilkou tuhou. 0 - smilka se nevyskytuje (tečkovaný sloupec), 1 - pokryvnost do 5 %, 2 - 5 až 25 %, 3 - 25 až 50 %, 4 - 50 až 75 %, 5 - 75 až 100 %. i - pro všechny mapované typy porostů dohromady; 1 až 11 - pro jednotlivé typy porostů se smilkou tuhou (názyvy společenstev viz tab. 1.); společenstvo č. 8 nebylo mapováno.

Fig. 4 - Cover of *Nardus stricta* in the area which was subjected to vegetation mapping. Percentages of stands classified according to the *Nardus* cover are given on the y-axis. 0 - absent, 1 - cover up to 5%, 2 - cover 5-25%, 3 - cover 25-50%, 4 - cover 50-75%, 5 - cover 75-100%. i - presented for all the mapping types treated together; 1-11 - shown for the particular communities in which *Nardus stricta* occurred (see Table 1 for names of community types) except of community no. 8 which was not mapped.

Tab. 2 - Floristické složení alpinských společenstev se smilkou tuhou na jižním hřebeni Hrubého Jeseníku. (1) *Carex-Deschampsia*; (2) *Carex-Calluna*; (3) *Festuca-Deschampsia*; (4) *Molinia-Nardus*; (5) *Vaccinium-Cetraria*; (6) *Nardus-Potentilla*; (7) *Molinia-Calamagrostis*; (8) *Nardus-Deschampsia*; (9) *Polytrichum-Homogyne*; (10) *Nardus-Thesium*; (11) *Baeothryon-Pinguicula*. U porostů typu č. 1-3 a 5-10 jsou uvedeny konstante druhů; u porostů č. 4 a 11 jsou uvedeny prevalence druhů. Druhy s konstantí I (prezencí I) zaznamenanou pouze v jednom typu porostu nejsou zařazeny; diferenciální druhy - druhy vyskytující se s velkou stálostí ve všech nebo v některých alpinských společenstvech se smilkou tuhou v Hrubém Jeseníku.

Table 2. - Floristic composition of alpine communities with *Nardus stricta* on the southern slope of the Hrubý Jeseník Mountains. The rows in heading refer to the relevé number, total number of relevés made in the respective community type, and the total number of species recorded. In the community types 1-3 and 5-10 (see Table 1 for description) constancy is given (I - occurrence in 1-20% of relevés, II - 21-40%, III - 41-60%, IV - 61-80%, V - 81-100%) whereas the remaining ones are characterized by the number of occurrences. Those species were omitted which appeared only in one community type with the lowest constancy class (1-3, 5-10) or were present only in one relevé (4,11). Species occurring with high constancy in all or at least some of the alpine *Nardus* communities in the study area were considered as differential.

číslo porostu	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
počet snímků	8	7	25	4	23	8	10	6	7	6	4
počet druhů	7	7	7	8	10	10	10	6	15	32	15
diferenciální druhy											
E ₁											
<i>Carex rigida</i>	V	V	.	I
<i>Huperzia selago</i>	.	II
<i>Hieracium alpinum</i> agg.	.	I	r
<i>Homogyne alpina</i>	I	II	II	.	I	II	.	.	V	.	.
<i>Festuca airoides</i>	V	V	V	4	V	V	I	.	V	V	.
<i>Polygonum bistorta</i>	V	V	V	3	IV	V	.	I	V	IV	I
<i>Calamagrostis villosa</i>	IV	III	V	.	V	V	V	I	V	.	1
<i>Anthoxanthum alpinum et odoratum</i>	I	.	I	2	I	V	III	III	II	V	.
<i>Potentilla erecta</i>	II	I	I	3	I	V	I	.	III	V	3
<i>Calluna vulgaris</i>	.	V	I	.	III	II	III	.	I	.	3
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	.	.	I	.	V	r	.	.	III	I	.
<i>Vaccinium myrtillus</i>	.	.	I	.	V	III	IV	I	V	V	.
<i>Molinia caerulea</i>	.	.	.	4	.	.	IV	.	.	IV	.
<i>Deschampsia cespitosa</i>	.	I	V	II	V	2
<i>Polygonatum verticillatum</i>	.	.	I	.	.	I	.	.	.	IV	.
<i>Luzula cuprina</i>	.	.	I	.	I	I	I	.	.	IV	.
<i>Viola sudetica</i>	.	.	I	V	.
<i>Festuca rubra</i>	V	.
<i>Thesium alpinum</i>	V	.
<i>Potentilla erecta</i>	V	.
<i>Poa chaixii</i>	V	.
<i>Dianthus superbus</i>	V	.
<i>Geranium sylvaticum</i>	V	.
<i>Ajuga reptans</i>	V	.
<i>Hypochaeris uniflora</i>	IV	.
<i>Silene vulgaris</i>	II	.	.	IV	.
<i>Phleum alpinum</i>	IV	.

Nyní jsou dvě možnosti dalšího vývoje: (1) porost zůstává z nějakých důvodů nezapojen, cenopopulace smilky se v něm rozmnožuje semeny a současně dochází také k vegetativní reprodukci (obr. 5 - diagram č. 1); (2) porost se postupně zapojuje, smilka ztrácí možnost rozmnožovat se semeny a rozmnožuje se pouze vegetativně (obr. 5 - diagram č. 3). Jak naznačují šrafované šipky vedoucí od diagramů č. 1 a 3 (obr. 5) nezapojený porost se může zapojit (např. po ukončení pastvy), populace, rozmnožující se dlouhou dobu pouze vegetativně, zestárne a oba typy cenopopulací zaniknou. Uvážíme-li však dlouhověkost smilky tuhé, můžeme

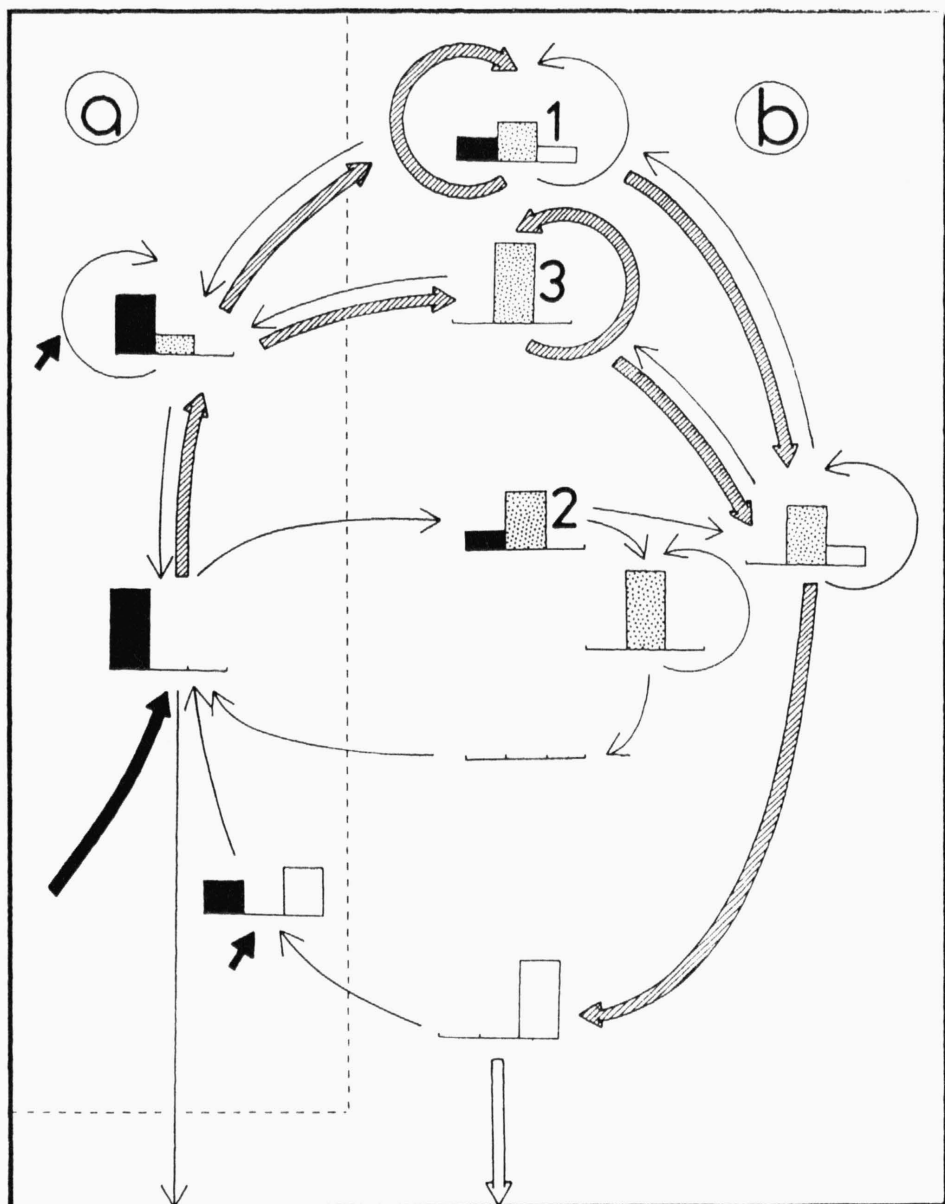
Tab. 3 - Charakteristika cenopopulací smilky tuhé v jednotlivých alpských společenstvech na jižním hřebeni Hrubého Jeseníku. J - juvenilní jedinci; G - generativní jedinci; S - senilní jedinci.

Table 3. - Ontogenetic structure (in %) of *Nardus stricta* coenopopulations in particular alpine communities on the southern slope of the Hrubý Jeseník Mountains. J - juveniles, G - generative individuals, S - senile individuals.

název společenstva	ontogenetická struktura [%]			druh disturbance	
	J	G	S	dříve	nyní
1 <i>Carex-Deschampsia</i>	0	79	21	pastva	sešlap zvěří kolem přírodních napajedel
2 <i>Carex-Calluna</i>	0	75	25	porost není zapojen díky extrémnosti stanoviště; ze stejných důvodů je úspěšná ecese vzácná	
3 <i>Festuca-Deschampsia</i>	0	86	14	pastva	sešlap na místech větší akumulace zvěří; maloplošné odstranění stařiny myšovitými hlodavci
4 <i>Molinia-Nardus</i>	0	94	6	pastva	sešlap zvěří kolem přírodních napajedel
5 <i>Vaccinium-Cetraria</i>	8	72	20	porost není zapojen díky extrémnosti stanoviště; ze stejných důvodů je úspěšná ecese vzácná	
6 <i>Nardus-Potentilla</i>	0	85	15	pastva	sešlap zvěří
7 <i>Molinia-Calamagrostis</i>	16	63	21	stržení drnu tavnou vodou, lavinou nebo procházejícími kamzíky; na sněhových výležkách brání uzavření porostu nivace a zkrácená vegetační sezóna	
8 <i>Nardus-Deschampsia</i>	velmi různá			sešlap na turistických cestách; ecese je úspěšná především na okrajích používaných cest a na opuštěných cestách	
9 <i>Polytrichum-Homogyne</i>	0	100	0	pastva a sešlap v okolí přírodních napajedel	sešlap zvěří kolem přírodních napajedel
10 <i>Nardus-Thesium</i>	0	85	15	travaření, pastva	sešlap zvěří kolem přírodních napajedel
11 <i>Baeothryon-Pinguicula</i>	77	23	0	povrchový tok vody udržuje holou minerální půdu; přežívání semenáčků je díky vysoké vlhkosti malé	

předpokládat, že i vzácné narušení souvislosti porostu a následná úspěšná ecese udrží po dlouhou dobu populaci složenou jen z plodných či senilních jedinců.

Vratme se ještě ke schématu znázorňujícímu vznik populace (prostřední diagram v části a). Dojde-li k ecesi smilky v místech nepříznivých pro její růst, (1) cenopopulace skládající se jenom z juvenilních jedinců zanikne, případně (2) juvenilní jedinci dospějí sice do reprodukčního věku, avšak přes to, že je porost nezapojen, k ecesi semenáčků nedochází (diagram č. 2), takže cenopopulace postupně zestárne a posléze z



Obr. 5 - Model dynamiky cenopopulací *Nardus stricta* v Hrubém Jeseníku (upraveno podle Uranov et Smirnova 1969): a - populace závislé na přísunu diaspor, b - populace nezávislé na přísunu diaspor. 1, 2, 3 - ontogenetická struktura cenopopulací v cenózách vyznačujících se následujícími vlastnostmi: 1 - nezapojeným porostem, příhodnými podmínkami pro růst smilky; 2 - nezapojeným porostem, málo příhodnými podmínkami pro růst smilky; 3 - zapojeným porostem (blíže viz text).

Histogramy znázorňují procentické zastoupení ontogenetických stádií v populaci (černé sloupce - juvenilní jedinci; tečkované sloupce - generativní jedinci; prázdné sloupce - senilní jedinci); plné šipky - přísun diaspor; šrafované šipky - nejpravděpodobnější vývoj ontogenetické struktury populace; šipky směřující k dolnímu okraji obrázku - zánik populace; stabilita ontogenetického spektra populace udržovaná generativním rozmnožováním je označena šipkou zleva k těmto histogramu; stabilita ontogenetického spektra populace udržovaná vegetativním rozmnožováním je znázorněna šipkou zprava.

porostu vymizí (šipka doprava od diagramu č. 2) nebo je cenopopulace zničena nepříznivými podmínkami aniž zestárne (šipka dolů od diagramu č. 2).

Díky změně zapojenosti porostu v sukcesi společenstev holí se u smilky v těchto společenstvech mění i směr rozrůstání trsu (obr. 6). Po uchycení semenáčku v neuzavřeném porostu se trs rozrůstá všesměrně (obr. 6 Bd). Dojde-li k zapojení porostu, trsy smilky omezené ve svém růstu konkurencí ostatních rostlin se začínou rozrůstat jednosměrně (obr. 6 cAa). Dojde-li opět k narušení souvislosti porostu, trs se začne zase rozrůstat všesměrně (obr. 6 bBd).

Při všesměrném rozrůstání trsu vzniká z jednoho mateřského trsu více samostatných trsů dceřiných než při jednosměrném rozrůstání trsu. V nezapojeném porostu je tedy vegetativní rozmnožování smilky intenzivnější než v zapojeném porostu.

Cenopopulace *Nardus stricta* je možno podle zapojenosti porostu a přítomnosti podmínek pro růst smilky rozdělit do tří skupin:

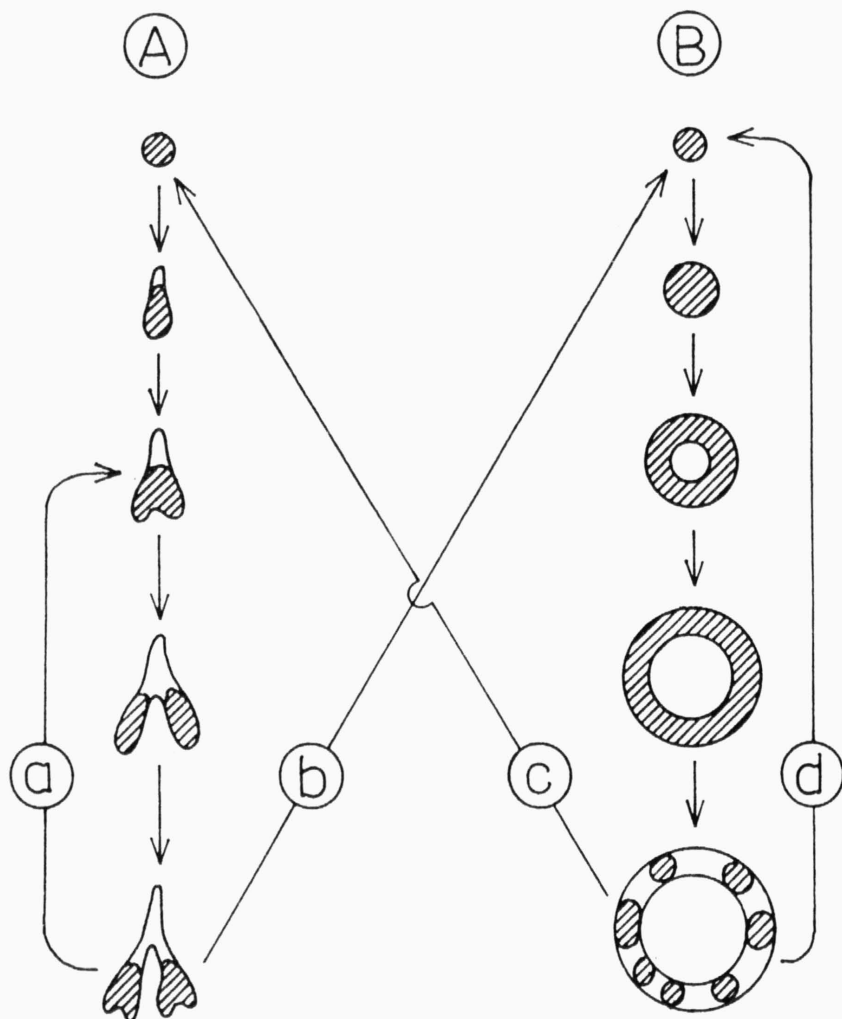
1. skupina zahrnuje nezapojené porosty v místech příznivých pro růst smilky (cenopopulace ve společenstvech *Molinia-Calamagrostis* a *Nardus-Deschampsia*). Smilka se rozmnožuje generativně i vegetativně a je přítomna ve všech porostech (s výjimkou intenzivně sešlapávaných cest, které se podobají spíše cenopopulacím druhé skupiny). Otevřenost porostu, umožňující ecesi smilky, je udržována erozní činností tavné vody nebo lavin (společenstvo *Molinia-Calamagrostis*) a sešlapem (společenstvo *Nardus-Deschampsia*). V těchto cenopopulacích rostou jedinci smilky různých ontogenetických stádií (obr. 5, diagram č. 1).

2. skupina zahrnuje nezapojené porosty v místech pro růst smilky málo příznivých (cenopopulace ve společenstvech *Carex-Calluna*, *Vaccinium-Cetraria* a *Baeothryon-Pinguicula*). Smilka se vyskytuje jen na malých plochách těchto porostů, a to tam, kde jsou lokálně příhodné podmínky pro její růst; ecese je závislá na přísunu diaspor z jiných cenopopulací, případně na zásobě semen v půdě. Populace jsou více méně stejnověké a vlivem nepříznivých podmínek (velká vlhkost - společenstvo *Baeothryon-Pinguicula*, málo sněhu - společenstva *Carex-Calluna* a *Vaccinium-Cetraria*) neexpandují do okolí, ale spíše živoří (obr. 5, diagram č. 2).

3. skupina zahrnuje zapojené trávníky holí (cenopopulace ve společenstvech *Carex-Deschampsia*, *Festuca-Deschampsia*, *Molinia-Nardus*, *Nardus-Potentilla*, *Polytrichum-Homogyne* a *Nardus-Thesium*). Smilka se rozmnožuje většinou vegetativně, trsy rostou jednosměrně. Pouze na malých plochách, na kterých došlo k porušení souvislosti porostu, rostou juvenilní jedinci, rozrůstající se všesměrně. Otevření porostu je nejčastěji způsobeno sešlapem spárkatou zvěří (jelen, kamzík). V některých porostech může umožnit ecesi smilky odstranění stařiny myšovitými hlodavci. Vegetativně vzniklé parciální trsy se nacházejí většinou v generativním

Fig. 5. - Model of coenopopulation dynamics in *Nardus stricta* (according to Uranov et Smirnov 1969, modified): a - populations dependent on diaspore input, b - population whose persistence is independent of diaspore input. 1, 2, 3 - ontogenetical structure of populations in stands which may be characterized by the following features: 1 - canopy not closed, conditions for *Nardus* growth are suitable; 2 - canopy not closed, conditions unfavourable for *Nardus* growth; 3 - canopy closed.

Histograms are used to show the percentage of particular phenostages (black bars - juveniles, dotted bars - generative individuals, open bars - senile individuals). Input of diaspores is indicated by solid arrows. Hatched arrows are showing the most probable development of the ontogenetical structure of the population. Disappearance of the population is shown by arrows running to the bottom part of the scheme. The arrow coming to the same histogram from the left suggests that the ontogenetical spectrum of the population is maintained stable by generative reproduction, whereas the arrow running from the right is used to indicate that the stability of the ontogenetical composition of the population is maintained by vegetative spread.



Obr. 6 - Rozrůstání trsu smilky tuhé. Obrýs znázorňuje bázi trsu shora; šrafovaně jsou zakresleny živé části trsu. A - jednosměrné rozrůstání trsu v zapojeném porostu, B - všesměrné rozrůstání trsu v nezapojeném porostu; a, d - rozrůstání trsu při nezměněných podmínkách; b, c - změna rozrůstání trsu při změně zapojenosti porostu; (blíže viz text).

Fig. 6. - Growth of the mat-grass tussock. The outline shows the tussock basis seen from above. Living parts of the tussock are indicated by hatching. A - growth in one direction occurring in closed stands; B - growth in all directions typical of open stands.

životním stádiu; v minulosti byla právě v těchto porostech význačným faktorem pastva ovcí a hovězího dobytka. Podmínky pro existenci smilky, ontogenetická struktura cenopopulací a způsob rozrůstání trsu byly tedy odlišné, podobně 1. skupině. Ve všech porostech 3. skupiny není smilka stejně zastoupena: je typická pro druhové složení společenstev *Molinia-Nardus*, *Nardus-Potentilla*, *Polytrichum-Homogyne* a *Nardus-*

-*Thesium* a naopak na velkých rozlohách porostů *Carex-Deschampsia* a *Festuca-Deschampsia* se nevyskytuje (obr. 4).

Autoři zkoumající dynamiku populací smilky v druhotných společenstvech po skončení obhospodařování (Jakrlová 1988a, b, Žiljajev 1986) metodou zjišťování ontogenetické struktury cenopopulace došli k závěru, že populace smilky s převahou plodících a/nebo senilních jedinců dříve nebo později zanikne. Shodují se na tom, že vyloučení narušení souvislosti porostu a tím i zamezení ecese smilky po ukončení pastvy, případně kosení, znamená ústup druhu. *Nardus stricta* je však natolik dlouhověká (Persikova 1959 udává asi 40 až 50 let), že může k udržení cenopopulace stačit velice vzácné narušení souvislosti porostu nebo může ve společenstvu přetrvávat stará populace smilky, i když činitel, který umožnil její vznik, již neexistuje - v našem případě pastva (viz také diskuse k obr. 5).

Téměř u všech zkoumaných cenopopulací z Hrubého Jeseníku převládají v ontogenetické struktuře plodní jedinci (tab. 3), což je dáno relativně dlouhým trváním generativního životního stádia ve srovnání s juvenilním a senilním (Persikova 1959). Nekvetení dospělých jedinců vlivem vnějších podmínek nebylo sledováno, ale vzhledem k tomu, že v cenopopulacích převládají rostliny plodící, lze usuzovat na jeho vzácnost. Poměrně hrubé závěry, jež lze učinit na základě studia ontogenetické struktury populace, se opírají především o výskyt a možnosti ecese juvenilních rostlin (které jsou v přírodě dobře rozeznatelné); absence sledování pravidelnosti kvetení v jednotlivých společenstvech není tedy na překážku interpretace výsledků.

Ze sledování sukcesních změn v některých pohořích vyplývá, že záleží na půdních vlastnostech lokality. Zatímco vymizení smilky tuhé z druhotných společenstev na vápenci se dá počítat na roky (Šmarda 1957), na fylitických břidlicích a flyš, poskytujících poměrně kvalitní půdy, jsou to již desítky let (Jeník 1983, Klimeš et Klimešová 1991) a na žulách Krkonoš se o ústupu dosud nedá mluvit. Urychlit či zpomalit celý proces by mohly také změny ve vlastnostech půdy vlivem znečištění ovzduší a sněhové poměry na lokalitě (Piňosová 1988).

Závěr

Porosty se smilkou tuhou osídlují náhorní plošiny jižního hřebene Hrubého Jeseníku a místy se vyskytují maloplošně na závětrném svahu. Výskyt smilky ve společenstvech je vázán na disturbanci, která porušením souvislosti porostu a půdního pokryvu umožní ecesi semenáčků; v této souvislosti můžeme rozdělit mapované porosty do tří skupin:

(1) Asi 1% plochy mapovaných porostů je ovlivněno erozní činností tavné vody, sněhových lavin a sešlapem. Bylinné patro těchto porostů proto není uzavřeno, probíhá zde obnovování *Nardus stricta* semeny a cenopopulace mají rozrůzněnou ontogenetickou strukturu.

(2) Asi 14% plochy mapovaných porostů má díky nepříznivým podmínkám (velká vlhkost, malá mocnost sněhové pokrývky apod.) nezapojený drn; ze stejných důvodů dochází k úspěšné ecesi smilky jen vzácně. Populace *Nardus stricta* jsou málo početné, stejnověké a nemají proto pro budoucnost druhu na jižním hřebeni Hrubého Jeseníku velký význam.

(3) Zbytek, asi 85% rozlohy mapovaných porostů, byl dříve ovlivňován pastvou, ale nyní je narušování porostu náhodné a maloplošné (sešlap zvěří kolem přírodních

napajedel apod.). V cenopopulacích smilky převládá vegetativní rozmnožování a tedy generativní a senilní jedinci. Budoucnost cenopopulací závisí na frekvenci narušení.

Poděkování

Můj dík za četné konzultace v průběhu práce patří manželům Burešovým a J. Osbornové. Za pročetení předcházející verze rukopisu děkuji F. Krahulcovi a L. Klimešovi.

Summary

Alpine communities with mat-grass (*Nardus stricta*) cover the summit plateau of the southern ridge of the Hrubý Jeseník Mts. and also sparsely occur in leeward slopes. The presence of *Nardus stricta* in these communities is linked with disturbances as the seedling establishment is only possible on bare ground under open canopy. Regarding such conditions, favourable for the species occurrence, three groups of *Nardus* communities can be distinguished:

(1) About 1% of the area under study covered with vegetation is affected by erosion from melting water, snow avalanches and trampling. Canopies of these stands are open which makes the consequent establishment of *Nardus stricta* seedlings possible; this is why both young and old plants are present and the ontogenetical structure of populations is differentiated.

(2) Nearly 14% of area is covered with communities possessing open canopy as a result of unsuitable environmental conditions (high moisture, thin layer of snow etc.). Establishment of *Nardus stricta* seedlings is possible but, owing to environmental stressors, their survival is uncertain. Populations of *Nardus stricta* are sparse and even-aged, which fact makes this group of communities not as much important for the future success of mat-grass communities in the Hrubý Jeseník alpine area.

(3) The remaining 85% of area were under the influence of pasture in the past but nowadays the openings in canopy are small-scale and infrequent (trampling of animals in the vicinity of natural water-holes etc.). Vegetative reproduction of *Nardus* prevails in these communities and, consequently, generative and senile individuals are the main components of its coenopopulations. The future success of *Nardus* coenopopulations in this group of communities depends on the frequency of disturbances.

Literatura

- Fišera M. [red.] (1982): Geologická mapa 1:25 000, list Karlova Studánka 14-244. - Ms. [depon. in: Knih. Ústřed. úst. geol., Praha].
- Harper J. L. (1977): Population biology of plants. - Academic Press, London.
- Heddl R. G. et Ogg W. G. (1936): Irrigation experiments on Scottish hill pasture. - J. Ecol., Cambridge, 24:220-231.
- Hofmann A. (1985): Magerrasen im Hinteren Bayerischen Wald. - Hoppea, Denkschr. Regensb. Bot. Ges., Regensburg, 44:85-117.
- Jakrlová J. (1988a): Stanovení populační struktury porostu. - In: Rychnovská M. et al.: Metody studia travinných ekosystémů, p. 45-51, Academia, Praha.
- Jakrlová J. (1988b): Populační analýza lučních rostlin. - Rostl. Výr., Praha, 34:135-145.
- Jeník J. (1958): Geobotanická studie lavinového pole v Modrém dole v Krkonoších. - Acta Univ. Carol. - Biol., Praha, 5/1:49-95.
- Jeník J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Kralického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. - Praha.
- Jeník J. (1983): Succession on the Polonina Balds in the western Bieszczady, the Eastern Carpathians. - Tuexenia, Göttingen, 3:207-216.
- Jeník J., Bureš L. et Burešová Z. (1980): Syntaxonomic study in Velká Kotlina cirque, the Sudeten Mountains. - Folia Geobot. Phytotax., Praha, 15:1-28.
- Jeník J., Bureš L. et Burešová Z. (1985): Subalpine cirque ecosystem: origin, patterns and factors of diversity in Velká Kotlina, the Sudetes Mountains. - Ms. [Depon. apud auctores, Praha, Podlesí].
- Klečka A. (1930): Studie o smilkových porostech na pastvinách šumavských. - Sborn. Čs. Akad. Zeměd., Praha, 5:101-138.
- Klečka A. (1935): Přspěvek k ekologii Nardet. - Sborn. Čs. Akad. Zeměd., Praha, 10:586-589.
- Klimeš L. et Klimešová J. (1991): Alpine tundra in the Hrubý Jeseník Mts., the Sudeten, and its tentative development in the 20th century. - Preslia, Praha, 63:245-268.
- Klimešová J. (1992): Poznámky k analýze ontogenetické struktury rostlinných populací. - Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, [v tisku].
- Klimešová J. (1993): Rostlinná společenstva alpínského stupně se smilkou tuhou (*Nardus stricta* L.) v Hrubém Jeseníku. II. Vztah mezi smilkovými porosty a sněhovou pokrývkou. - Preslia, Praha, 65 [in press].

- Krahulec F. (1986): Syntaxonomie společenstev se smilkou tuhou (*Nardus stricta*) v Krkonoších a v Orlických horách. - Ms. [Kand. dis. pr., depon. in: BÚ ČSAV, Píňhonice].
- Maloch M. (1931): Boržavské poloniny v Podkarpatské Rusi. - Sborn. Výzk. Úst. Zeměd. RČS, Praha, 67:1-198.
- Maloch M. (1932): Agrobotanická studie o Nardetech Boržavských polonin na Podkarpatské Rusi. - Sborn. Výzk. Úst. Zeměd. RČS, Praha, 83:1-192.
- Neuhäuslová Z. et Kolbek J. [red.] (1982): Seznam vyšších rostlin, mechorostů a lišejníků střední Evropy užitých v bance geobotanických dat BÚ ČSAV. - Píňhonice.
- Opletal M. et Hank J. [red.] (1984): Geologická mapa 1:25 000, list Dolní Moravice 14-422. - Ms. [Depon. in: Knih. Ústřed. úst. geol., Praha].
- Persikova Z. I. (1959): Formirovanie děrnovin i žizněnnyj cikl belovusa torčaščego. - Bjull. Moskov. Obšč. Ispyt. Prir., Moskva, 64/5:61-68.
- Piňosová J. (1987): Dynamika smilkových porostů v Hrubém Jeseníku. - Ms. [Dipl. pr.; depon. in: Knih. Kat. bot. PŕF UK, Praha].
- Piňosová J. (1988): Proč nejsou v Hrubém Jeseníku smilkové hole? - Živa, Praha 36/6:208-209.
- Plesník P. (1972): Horná hranice lesa v Hrubém Jeseníku. - Stud. Geogr., Brno, 29:33-73.
- Prosová M. (1963): Periglacial modelling of the Sudeten Mts. - Sborn. Geol. Věd, Antropozoikum, Praha, ser. A, 1:51-62.
- Rabotnov T. A. (1969): On coenopopulations of perenial herbaceous plants in natural coenoses. - Vegetatio, The Hague, 19:87-95.
- Slavíková J. (1986): Ekologie rostlin. - Státní pedagogické nakladatelství, Praha.
- Svoboda P. (1939): Lesy Liptovských Tater. - Praha.
- Syrový S. [red.] (1958): Atlas podnebí Československé republiky. - Praha.
- Šmarda J. (1950): Květena Hrubého Jeseníku, část sociologická. - Čas. Morav. Mus., Brno, 35:78-156.
- Šmarda J. (1957): Přírodněná regenerácia trávných porastov v Belanských Tatrách. - Sborn. Pr. o Tatran. Nář. Parku, Martin, 1:57-62.
- Šmarda J. et al. (1963): Druhotné spoločenstvá rastlín v Tatranskom národnom parku. - Bratislava.
- Štursová H. (1974): Přispěvek k ekologii porostů smilky tuhé (*Nardus stricta* L.) v Krkonoších. - Opera Corcont., Praha, 19:95-132.
- Uranov A. A. et Smirnova O. V. (1969): Klasifikacija i osnovnyje čerty populacij mnogoletnych rastěnij. - Bjull. Moskov. Obšč. Ispyt. Prir., Moskva, 74/1:119-134.
- Žiljajev G. G. (1986): Polivariantnosť ontogeneza travjanistych mnogoljetnikov v fitocenozech Karpat. - Ukr. Bot. Ž., Kiiv, 43/5:32-36.

Došlo 16. srpna 1992

Přijato 4. října 1992

H e g i G.

Illustrierte Flora von Mitteleuropa
Auflage 2, Band IV, Teil 2 B, Lieferung 1-3 (p. 1-248)

P. Parey, Berlin et Hamburg 1990, 248 str., 208 obr., 1 barev. tab., cena 135,- DM. [Kniha je v knihovně ČSBS.]

Nový šestí druhého vydání klasického Hegiho díla obsahuje zpracování 3 obtížných rodů čeledi *Rosaceae* z pera dvou nejlepších znalců těchto rostlin, jimiž jsou Gertrud Dahlgren (-Nordborg) (*Sanguisorba* incl. *Poterium*) a Sigurd Fröhner (*Alchemilla*, *Aphanes*).

Zmíněné rody patří v rámci čeledi *Rosaceae* k rodům se dřbánkovitou češulí a pokročilou redukcí květních orgánů. G. Dahlgren, autorka světové monografie rodu *Sanguisorba*, zůstává plně věrna své koncepci. Zde provádí většinou jen drobné úpravy a upřesnění; podstatněji se v méně známých územích změnil jen mapy celkového rozšíření podle návrhu E. J. Jägera.

Toto zpracování středoevropských druhů rodu *Alchemilla* je tím významnější, že se jedná o první autorovu syntézu nejen vlastních, ale i Pločkových a jiných prací roztroušených v evropské literatuře. Proto bude odrazovým můstkem pro všechna další díla floristická, fytogeografická a samozřejmě i taxonomická. Bohatý ilustrační doprovod zejména diakritických znaků a připojené mapy rozšíření mnoha druhů je třeba rovněž vysoko hodnotit.