

Náčrt nelesní vegetace sutí kolinného až montánního stupně České republiky

An outline of the non-forest vegetation of stony debris in colline to montane belts in the Czech Republic

Jiří Sádlo a Jiří Kolbek

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

Sádlo J. et Kolbek J. (1994): An outline of the non-forest vegetation of stony debris in colline to montane belts in the Czech Republic. - Preslia, Praha, 66:217-236, [in Czech].

K e y w o r d s : Phytosociology, stony debris, vegetation relicts, Czech Republic

The plant communities of the following species were distinguished on stony debris in colline to montane altitudinal belts of the Czech Republic: *Cryptogramma crispera*, *Saxifraga sponhemica*, *Woodsia ilvensis*, *Polypodium vulgare*, *Saxifraga paniculata*-*Asplenium trichomanes*, *Galeopsis angustifolia*, *Gymnocarpium robertianum*, *Galium lucidum*-*Pimpinella major*, *Vincetoxicum hirsutinaria*, *Anthericum liliago*, *Sedum* sp. div., *Allium montanum*-*Sedum* sp. div., *Melica ciliata*-*Teucrium botrys*, *Biscutella laevigata*-*Sesleria albicans*, *Impatiens*-*Geranium robertianum*, *Vincetoxicum hirsutinaria*-*Calamagrostis arundinacea*, *Daphne mezereum*-*Dryopteris filix-mas*, *Dryopteris* sp. div., *Aconitum variegatum*-*Senecio germanicus*, *Polystichum aculeatum*-*Lunaria rediviva*, *Circaea alpina*-*Chrysosplenium alternifolium*, and *Ribes alpinum*-*Rosa pendulina*. The debris represent an autonomous biotope and vegetation unit. The problem of relict vegetation is discussed.

Úvod

Suťové lokality Českých zemí byly studovány např. z hlediska geomorfologie (Chábera 1955, Rubín, Balatka et al. 1986), bryologie (Pujmanová 1988, 1989, 1990), arachnologie (Růžička 1989, 1990, 1993) a entomologie (J. Růžička in prep.). V geobotanické literatuře existuje řada studií o stanovištních podmínkách sutí (Firbas 1924, Preis 1937, Brabec 1971, 1973) nebo o jednotlivých lokalitách a společenstvech (Firbas et Sigmond 1928, Klika 1929, 1933, 1936, 1939, 1941, 1951, Šimr 1931, 1948, Sýkora 1972, Kolbek et Petříček 1979, Kolbek 1983, Sádlo 1983, Chytrý 1993). V sousedních zemích byla suťová vegetace studována zejména na Slovensku (např. Maglocký et Mucina 1980, 1985, Valachovič 1990a), v Německu (např. Oberdorfer 1993, Walentowski 1993) a v Rakousku (Grabherr et Mucina 1993).

Zatímco stanovištním podmínkám sutí dnes rozumíme patrně již dosti dobře, povaha nelesní suťové vegetace je dosud známa jen útržkovitě. Předkládaná práce má poskytnout možnost ucelenějšího pohledu na ni. Studovaný okruh vegetace je natolik interpretačně obtížný a málo prozkoumaný, že práce může být považována pouze za první přiblížení.

Cílem je shrnout dosavadní literární údaje, podat přehled jednotek suťové vegetace a pokusit se o komplexnější pochopení této problematiky.

Problematika

Geobotanicky relevantní specifika sutí, jak jsou podávána středoevropskou ekologickou literaturou, lze shrnout do tří následujících bodů.

(1) Stanovištní podmínky: Sutě jsou budovány klastickým materiálem (kameny, bloky, balvany) řádově metrové mocnosti. Vznikají z různých typů hornin a na různých expozicích, často jako projev periglaciálního větrání. Mají plochu většinou alespoň stovky m² a setrvávají v bezlesém stavu minimálně desítky, většinou však stovky až tisíce let; některé si zachovaly bezlesí pravděpodobně po celý holocén (Ložek 1973). Převaha klastického materiálu působí (a) pohyblivost některých sutí, (b) extrémně xerothermní a „kontinentální“ povrchové mikroklima na exponovaných stanovištích, (c) existenci množství vzájemně propojených volných prostor uvnitř suti komunikujících s povrchem, a v důsledku těchto jevů (d) omezení pedogeneze na tvorbu primitivních půd (protorankery, protorendziny). Na ostrém rozhraní povrchového a podpovrchového mikroklimatu se vytvářejí lokální centra cirkulace vzduchu - ventaroly, jejichž okolí představuje velmi specifické mikrobioty s chladným a tepelně vyrovnanějším mikroklimatem ve vegetačním období (Brabec 1971, Kubát 1971, 1974). Uvedené vlastnosti umožňují charakterizovat sutě v rámci stanovišť středoevropské krajiny jako zvláštní, vyhraněný a ekologicky extrémní stanovištní fenomén.

(2) Biota sutí: Na bezlesé sutě je vázán specifický soubor druhů a společenstev, značně odlišných od okolní krajiny a často extrémních. Typický je společný výskyt taxonů vysloveně xerothermních i chladnomilných (Buchar et al. 1979, Růžička 1989). Vegetace vyšších rostlin kolonizuje zpravidla jen malou část povrchu suti. Chladnomilné organismy mají často arктоalpínské rozšíření a jejich refugiální výskyty na sutích nižších poloh přichází v úvahu interpretovat jako relikty starého holocénu (Šimr 1948, Ložek 1973, Růžička 1990). Taxonů vyšších rostlin vázaných výhradně nebo alespoň z větší části na suťová stanoviště je velmi málo: *Galeopsis angustifolia*, *G. ladanum*, *Teucrium botrys*, *Saxifraga sponhemica*, *Galium lucidum* agg., *Cryptogramma crista*, *Gymnocarpium robertianum*. Početnější je skupina druhů (často celkově vzácných), které se na určitých lokalitách udržují jedině díky vazbě na suťová stanoviště: např. *Woodsia ilvensis* na Milešově.

(3) Vztah stanovišť a bioty sutí: Výskyt specifické suťové bioty je nápadně korelován se specificitou stanovišť určité suťové lokality. Jen na části lokalit je však stanovištní suťový fenomén vytvořen dokonale, kdežto jinde je jen neúplný. Příkladem jsou maloplošné antropogenní sutě již při svém vzniku silně zazemněné a rychle zarůstající vegetací. V Českých zemích je udáváno 1922 suťových lokalit s plochou přes 10 000 m² (Růžička 1993) a počet sutí s plochou alespoň desítky m² lze odhadovat na desetitisíce. Většina lokalit je však zazemněná a pokrytá lesem, nebo postrádá specifickou suťovou vegetaci (např. většina antropogenních sutí), anebo jde o sutě vysokohorské. Lokalit se studovaným

okruhem vegetace jsou proto patrně jen stovky. Biotopy i vegetace sutí jsou ve Střední Evropě nejbohatěji vyvinuty v horských oblastech blízko lesní hranice a nad ní. Tuto skutečnost odráží mimo jiné i syntaxonomické členění suťových společenstev rostlin: nejvíce jednotek je odlišováno z vysokohorských sutí (cf. Mucina et Maglocký 1985, Grabherr et Mucina 1993, Oberdorfer 1993).

Pro zachycení variability suťového fenoménu lze v rámci sutí dále vymežit:

1 Lokální biotopy

(a) Otevřené suťové plochy - malý obsah jemnozeme, extrémní mikroklima a někdy i pohyb skeletu silně omezuje až znemožňuje ecesi rostlin.

(b) Boční a vrchní okraje sutí - zpravidla jsou částečně zazemněné a zároveň se silně pohyblivou, ale jen drobnozrnnou sutí v tenké vrstvě.

(c) Spodní části pohyblivých sutí - klastický materiál se hromadí a převrstvuje, často je zde mírný zástin, povrch suti je tvořen skeletem bez jemnozeme, kdežto hlouběji bývá trvale vlhko a vznikají tam primitivní mulové půdy. Místy se zde akumuluje i listový opad.

(d) Erozní hřbítky - pozůstatky někdejšího suťového povrchu vzniklé pohybem okolní suti. Zpravidla jsou pásovitě protaženy po spádnici a po stranách omezeny aktivním suťovým proudem. Na příčném průřezu jsou vyvýšeny nad povrch suti (většinou jen o několik cm). Tvoří je větší a méně pohyblivé kameny než v okolí a zpravidla obsahují větší podíl jemnozeme. Horní konec hřbítku je často tvořen nějakou zábranou stabilizující suti proti pohybu (velký balvan, skalka, náhodně uchycená dřevina).

(e) Okolí ventarol - exhalace podzemního vzduchu vytvářejí příznivější podmínky a eliminují vliv klimatických extrémů (v létě chladněji a vlhčeji, v zimě tepleji než v okolí). Zvláštní mikroklima indikují např. časté podzimní refluorescence rostlin (Kolbek 1983). Při kolonizaci okolí ventarol jsou rozhodující mechorosty, které zde lokálně dosahují zvýšené pokrývnosti (často masivní věncovité porosty kolem ústí ventarol).

(f) Zazemněné stinné plochy sutí - podobají se jednak stinným skalním stanovištím, jednak běžným stanovištím lesního interiéru. Mají však nepoměrně vyrovnanější teplotní a vlhkostní režim bez extrémních výkyvů. Ustálená vlhkost, akumulace humusu (z listového opadu apod.), jeho snadná dekompozice a často také příznivý vliv exhalací podzemního vzduchu působí, že v zástinu bývají vegetaci kolonizovány i velmi hrubozrnné blokové sutě a balvaniště.

2 Typy suťových lokalit

Geomorfologicky je studovaný okruh suťových lokalit členěn na suťová pole, droliny, suťové proudy, suťové kužele a osypy; jejich krajním pólem jsou balvaniště, balvanové proudy a balvanová moře (Rubín, Balatka et al. 1986). Jedno z možných řešení klasifikace sutí v Západních Karpatech uvádí Valachovič (1989). Z geobotanického hlediska, tj. podle ekologických podmínek a jim odpovídající vegetace pokládáme za výhodnější použít toto členění:

(a) Osypy - lokality s převahou pohyblivého málo zazemněného klastického materiálu o různé velikosti úlomků. Vznikly většinou teprve během postglaciálu. Udržují se opakovanými sesuvy materiálu a poměrně snadno mohou zcela zarůst. Sem patří i většina sutí antropogenního původu.

(b) Droliny - lokality s převahou nepohyblivého málo zazemněného kamenitého materiálu tvořeného úlomky o zhruba stejném tvaru a velikosti. Většinou vznikly už během glaciálů a dlouhodobě se udržují bez souvislé vegetace.

(c) Balvaniště - lokality s převahou rozměrných (přes 1m) nepohyblivých balvanů a skalních bloků.

(d) Zazemněné sutě - lokality vznikající z předchozích typů, s převahou nepohyblivého, alespoň na povrchu silně zazemněného kamenitého materiálu libovolné struktury. Většina jich postrádá specifickou nelesní suťovou vegetaci.

3 Regionální členění

Podle lokalizace výskytu, geomorfologie, geologické skladby a vegetace lze sutě ČR členit:

(a) Vysoké Sudety a Šumava: Vysokohorské sutě Krkonoš, Jeseníků a Šumavy tvořené hlavně granitoidy a krystalickými břidlicemi a lokalizované do návětrných částí anemoroografických systémů (horské hřebeny) a do jejich turbulentních prostor (kary, lavinové dráhy) při horní hranici lesa nebo nad ní. Stanovištně, flórou i vegetací se nápadně liší od ostatních skupin (Jeník 1961, Sofron et Štěpán 1971, Sýkora et Štursa 1973).

(b) Kaňonovitá údolní síť středočeských řek: Sutě mají velmi různé a vzájemně kontrastní geologické složení od kyselých po bazické horniny (algonkické slepence, břidlice, spility, diabasy, vápence). Většinou jsou to osypy pod skalami, často zazemněné a lokalizované do stinných inverzí. Charakteristickým jevem je, že suťová společenstva zde velmi často přecházejí na hojně se vyskytující antropogenní substráty (lomy, násypy tratí). Sutě jsou soustředěny do několika krajinných celků:

(ba) Křivoklátsko, na Berounce ohraničené Zvíkovcem a Berounem, se spilitovými a břidličnými osypy. Přírozené sutě jsou soustředěny hlavně do okolí Týřovic a Skryjí.

(bb) Český kras mezi Berounem a Prahou s vápencovými a diabasovými sutěmi a s velkou účastí sutí antropogenních (lomy). Přírozené sutě se vyskytují hlavně na Kačáku u Sv. Jana p. Skalou.

(bc) Povltaví mezi Slapy, Pikovicemi a Libčicemi s převahou břidličných sutí, většinou antropogenních a/nebo maloplošných.

(c) Severočeské vulkanické vrchy: Rozsáhlé území zhruba mezi vrchy Zlatníkem u Mostu, Klíčem u Svoru a Bezdězem. Převažují čedičové a znělcové droliny ležící v horní části svahů izolovaných vulkanických kopců a dosahující až montánních poloh (Milešovka). Antropogenních sutí je málo. Řada sutí je bez specifické suťové vegetace, zejména sutě xerotermních lokalit (Lounské středohoří) a mnohé sutě ve vyšších polohách jsou druhově velmi chudé.

(d) Opukové substráty České křídové tabule: Autoři znají zatím jen několik vzájemně izolovaných a heterogenních skupinek lokalit (Lounsko, Džbán, okolí Bělé pod Bezdězem).

Sutě jsou většinou mělké a maloplošné, z drobnějších kamenů prostoupených štěrkem a s větším podílem jílovité jemnozeme. Substrát má zřejmě vyšší jímavost vody a schopnost ji déle udržet. Proto sutě obvykle velmi rychle zarůstají rostlinstvem.

(e) Kyselé substráty mimo oblasti kaňonovitých údolí: Velmi rozsáhlá oblast, avšak s převahou sutí vzájemně izolovaných a floristicky i vegetačně dosti chudých. Suťové lokality mají velmi často pouze nezávisle rostoucí řídké populace několika nejběžnějších lesních acidofytů. Sutě jsou hojnější v pohořích než v pahorkatinách. Brdy mají vegetačně velmi chudé křemencové droliny. Šumava a její okolí má řadu sutí, nejvyšší již počítáme k sutím vysokohorským (*Allosoretum crispae*, *Gentiano pannonicae*-*Athyrietum alpestris*). Specifikem je existence přechodných lokalit mezi sutěmi montánními a vysokohorskými. Vegetace naprosté většiny sutí však nemá k sutím vysokohorským žádný vztah. Materiál sutí (žuly, ruly, kvarcity) bývá hrubý (často balvanová moře apod.), nepohyblivý a málo zazemněný.

(f) Moravský kras: Početné vápencové sutě této drobné oblasti jsou lokalizovány většinou do kaňonovitých údolí (soustavy Punkva/Bílá Voda a Křtinský potok). Zvláštním suťovým stanovištěm je dno Macochy představující vzácný případ velkoplošného primárního sciagenního (stinného) bezlesí. Přítomny jsou výslunné osypy, vzácně i droliny, a zazemněné nitrofilní sutě lesnatých inverzních poloh s význačnou tvorbou mulového humusu.

(g) Kaňonovitá údolí v Prebohemiku: Sutě jsou vyvinuty hlavně podél Dyje od Podhradí po Znojmo, podél Oslavy od Náměště po Oslavany a v údolí Jihlavy u Mohelna (mimo serpentinit). Stanoviště jsou pestré co do petrografického složení (od vápenců po poměrně kyselé granitoidy), geomorfologie (od drobnozrnných osypů po blokové droliny a balvaniště) i lokalizace v terénu (od výslunných jižních expozic po stinné inverzní polohy). Přes stanovištní podobnost se sutěmi středočeskými jsou vegetačně mnohem chudší (cf. Grulich et Chytrý 1993).

(h) Pavlovské vrchy: V této drobné, ale vegetačně významné oblasti jsou přítomny výslunné i zastíněné, většinou maloplošné vápencové osypy, včetně osypů antropogenních.

Další, ale podle našich znalostí jen málo významné oblasti výskytu sutí jsou např. Sušicko-horažďovické vápence, kulg Oderských vrchů aj.

Materiál a metody

Podrobněji jsme studovali nelesní vegetaci vyšších rostlin na cca 108 lokalitách, většinou zahrnujících několik blízkých suťových enkláv. Informace o několika desítkách dalších lokalit byly získány z literatury nebo podle ústních sdělení (M. Chytrý, V. Grulich, H. Härtel, Z. Skála).

Přehled terénně studovaných lokalit (v závorkách počet lokalit jednotlivých typů): Křivoklátsko: exponované, většinou velkoplošné osypy v údolí Berounky (10), zastíněné sutě, většinou maloplošné a v inverzních postranních údolích (5), balvanité rozpady při vrcholech kopců (2), antropogenní osypy na odlámaných skalách a náspech komunikací

Tab. 1. - Přehled popsáných společenstev, jejich orientační zařazení do vyšších syntaxonomických jednotek a výskyt v jednotlivých oblastech ČR. Vysvětlivky: Anal - *Androsacion alpinae*, Anva - *Androsacion vandellii*, Cyst - *Cystopteridiön*, Stic - *Stipion calamagrostis*, Gers - *Geranion sanguinei*, SScl - *Sedo-Scleranthetea*, AlyF - *Alyso-Festucion pallentis*, HelF - *Helianthemo-Festucion pallentis*, GAll - *Galio-Alliarion*, MuAc - *Mulgedio-Aconitetea*, SSal - *Sambuco-Salicion*; K - Křivoklátsko, Č - Český kras, V - Vltava lowland, S - severočeské vulkanické vrchy, M - Moravský kras, P - Prebohemikum, H - kyselé substráty mimo údolní oblasti, O - opukové substráty České křídové tabule, Z - Pavlovské vrchy; ? - nejasné syntaxonomické zařazení, * - zjištěný výskyt, x - pravděpodobný výskyt.

Table 1. - Overview of the distinguished communities, their provisional syntaxonomical treatment and occurrence in particular areas of the Czech Republic. For abbreviations of phytosociological units see the Czech caption. K - Křivokláts region, Č - Bohemian Karst, V - Vltava lowland, S - volcanic hills in northern Bohemia, O - clay slate substrata of the Czech cretaceous formation, Z - Pavlovské vrchy hills, ? - unclear syntaxonomical treatment, * recorded occurrence, x - probable occurrence.

Formační charakteristika společenstev / název společenstva / zařazení	rozšíření									
	K	Č	V	S	M	P	H	O	Z	
primitivní společenstva stabilních sutí blízka vegetaci skalních štěrbin:										
1 <i>Cryptogramma crista</i> (Anal).....				*				*		
2 <i>Saxifraga sponhemica</i> (Anal).....	*	*	*	*			*	*		
3 <i>Woodsia ilvensis</i> (Anva).....				*						
4 <i>Polypodium vulgare</i> (Anva).....				*			*	*		
5 <i>Saxifraga paniculata-Asplenium trichomanes</i> (Cyst).....	*			*						
primitivní společenstva pohyblivých sutí:										
6 <i>Galeopsis angustifolia</i> (Stic).....	*	*	*	*			*			x
7 <i>Gymnocarpium robertianum</i> (Stic).....	*	*		*			*			*
8 <i>Galium lucidum-Pimpinella major</i> (?Stic).....				*						
společenstva blízka květnatým lemům:										
9 <i>Vincetoxicum hircundinaria</i> (?Gers).....	*	*	x	*	*	*	*			x
10 <i>Anthericum liliago</i> (?).....	*	*	*	*						
společenstva blízka travinobylinné xerofilní vegetaci:										
11 <i>Sedum</i> sp. div. (SScl).....	*	*	*	*	*	*	x			x
12 <i>Allium montanum-Sedum</i> sp. div. (AlyF, HelF).....	*	*	*	*						x
13 <i>Melica ciliata-Teucrium botrys</i> (?Stic).....							*			x
14 <i>Biscutella laevigata-Sesleria albicans</i> (?).....							*			*
společenstva nitrofilních bylin:										
15 <i>Impatiens-Geranium robertianum</i> (GAll).....	*	*	*	*	*	*	*	*		x
společenstva blízka vysokobylinným nivám:										
16 <i>Vincetoxicum hircundinaria-Calamagrostis arundinacea</i> (?MuAc).....	*		*	*	x					
17 <i>Daphne mezereum-Dryopteris filix-mas</i> (?MuAc).....							*			
18 <i>Dryopteris</i> sp. div. (?MuAc).....	*	x	*	*	*	x				
19 <i>Aconitum variegatum-Senecio germanicus</i> (?MuAc).....	*	*	*	*	x	x				
20 <i>Polystichum aculeatum-Lunaria rediviva</i> (?MuAc).....				*	*					
21 <i>Circaea alpina-Chrysosplenium alternifolium</i> (?MuAc).....				*						
křovinná společenstva:										
22 <i>Ribes alpinum-Rosa pendulina</i> (SSal).....	*	*	*	*	x	*	*			

(8). Český kras: osypy vápencových lomů (12), osypy diabasových lomů (2), výslunné přirozené osypy (5), stinné přirozené osypy (4). Povltaví: výslunné přirozené osypy (4), stinné přirozené osypy (1), antropogenní sutě (4). Severočeské vulkanické vrchy: droliny v termofytiku (13), droliny v mezofytiku (8). Opukové substráty České křídové tabule (4). Kyselé substráty mimo údolní oblasti: balvaniště a hrubé sutě v Pošumaví (3), brdské křemencové droliny (1). Moravský kras: stinné osypy v inverzích (3), výslunné osypy (2), výslunné droliny (1). Kaňonovitá údolí v Prebohemiku: stinná balvaniště (3), výslunné osypy (4). Ostatní území: lomy (2), osypy (7).

Terénní výzkum nelesní vegetace byl zaměřen na ta společenstva, která jsme empiricky pokládali za specificky suťová, na rozdíl od „nespecifických“, „náhodných“, „cizorodých“ apod. Během výzkumu bylo postupně zpřesňováno a revidováno jak kritérium tohoto výběru, tak soubor vybraných společenstev. Za specifická pokládáme společenstva, která (a) kolonizují sutě jakožto blokovaná stadia primární sukcese, (b) alespoň část výskytů mají na lokalitách s plně vyvinutým stanovištním suťovým fenoménem, (c) nepřesahují na sutě z okolních stanovišť. Nezařazujeme sem tedy lokálně pronikající kontaktní společenstva, pro něž však suťové podklady nejsou nutným předpokladem k přetrvání, jako travinná společenstva třídy *Festuco-Brometea* a od nich odvozená invazní stadia s *Teucrium chamaedrys*, *Stachys recta*, *Thalictrum minus*, *Geranium sanguineum* (sensu Klika 1933) apod.

Krajním příkladem společenstva splňujícího uvedené kritérium je společenstvo s *Woodsia ilvensis*. Je vázáno převážně na stanoviště skalních štěrbin. Na sutích se vyskytuje jen vzácně, vždy však na lokalitách primárního bezlesí. Patří k nim v první řadě droliny pod vrcholem Milešovky, které náležejí k prvořadým lokalitám suťového fenoménu u nás.

Výchozím materiálem pro popis společenstev bylo cca 300 našich fytoecnologických snímků a řádově desítky snímků přejatých z literatury. Fytoecnologická data byla sbírána obvyklými metodami curyšsko-montpelliérské školy (Braun-Blanquet 1964). Jména rostlin jsou uvedena podle práce Neuhäuslová et Kolbek (1982) s výjimkami taxonů *Saxifraga sponhemica* (C.C.Gmelin) D.A.Webb a *Senecio germanicus* Wallr. Názvy syntaxonů (není-li uvedena autorská citace) jsou podle práce Moravec et al. (1983). Indikační druhové skupiny jednotlivých společenstev se týkají pouze skladby porostů na suťových stanovištích. Byly sestaveny z druhů s největší stálostí a z druhů, které mají podle našich zkušeností největší diferenční hodnotu oproti ostatním jednotkám.

Výsledky

Ve studované oblasti jsme zjistili celkem 22 nelesních společenstev vyšších rostlin, význačných pro biotopy sutí. Jejich přehled, orientační zařazení do vyšších syntaxonů a dosavadní známý výskyt ukazuje tab. 1. Jejich předběžná floristická diferenciacce je v tab. 2.

Tab. 2. - Předběžná floristická diferenciace popsaných společenstev. Zařazeny jsou pouze druhy, které nejméně v jednom společenstvu dominují, mají vysokou stálost nebo jsou diagnosticky významné. Vysvětlivky: D - druh s vysokou stálostí, tvořící fyziognomickou dominantu porostu; a - druh s vysokou stálostí, ale většinou jen nízkou lokální pokrývností; + - druh přítomen s nižší stálostí (výskyty zcela ojedinělé nebyly zaznamenány); * - provizorně stanovená indikační druhová skupina (dominantní, charakteristické a nejvýznamnější diferenciální druhy). Řazení společenstev podle tab. 1 a textu.

Table 2.- Preliminary floristic differentiation of the distinguished communities. Only those species that dominate at least one community, show a high constancy or are diagnostically important were included. D - species with a high constancy, representing a physiognomical dominant of the community; a - species with high constancy but usually low local cover; + - species occurring with low constancy (single occurrence was not considered); * - provisional group of indicator species (i.e. dominant, characteristic and most important differential species). Numbering of the communities corresponds to that in Table 1 and the text.

Community	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	
<i>Cryptogramma crispa</i>	D*
<i>Saxifraga sponhemica</i>	.	D*
<i>Woodsia ilvensis</i>	.	.	D*
<i>Asplenium septentrionale</i>	.	.	D*	+	+
<i>Hieracium pallidum</i>	.	.	a*
<i>Saxifraga paniculata</i>	D*
<i>Asplenium trichomanes</i>	a*	.	+	+	.
<i>Asplenium ruta-muraria</i>	a*	+
<i>Asplenium viride</i>	+	*
<i>Festuca ovina</i>	.	a*	.	+	a	.	.	.
<i>Galium pumilum</i>	.	a*	.	.	+	+
<i>Steris viscaria</i>	.	.	+	*	+	*	+	.
<i>Deschampsia flexuosa</i>	.	.	.	a*	+	+	.
<i>Galium lucidum</i>	a*	.	+	*	D*	+	+	+
<i>Chaenorhinum minus</i>	a*	.	+	*
<i>Galeopsis angustifolia</i>	D*	+	.	+	.	+
<i>Galeopsis ladanum</i>	+	*	.	+	+
<i>Teucrium botrys</i>	a*	+	*	.	a*
<i>Melica ciliata</i>	D*
<i>Galium mollugo</i> s.l.	.	+	+	.	.	+	a*	.	+	+
<i>Origanum vulgare</i>	a	+	.	D*	a*	+	+	+	+
<i>Pimpinella major</i>	D*
<i>Fragaria vesca</i>	.	+	.	.	.	+	a	.	a*	+	+
<i>Bupleurum falcatum</i>	+	.	.	+	a*	+	.	+
<i>Coronilla varia</i>	+	.	.	.	a*	+	+
<i>Ajuga genevensis</i>	+	.	.	+	*
<i>Anthericum liliago</i>	D*
<i>Silene nutans</i>	.	+	+	*	+
<i>Anthemis tinctoria</i>	+	+	*
<i>Sedum sexangulare</i>	D*	D*	a*
<i>Sedum acre</i>	a*	+
<i>Sedum reflexum</i>	+	.	.	.	+	a*	+
<i>Jovibarba sobolifera</i>	+	a*
<i>Acinos arvensis</i>	+	+	a*
<i>Allium oleraceum</i>	+	*
<i>Verbascum thapsiforme</i>	+	*
<i>Geranium columbinum</i>	+	+	*
<i>Echium vulgare</i>	.	+	.	.	.	+	+	.	a*

Community	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22		
<i>Festuca pallens</i>	.	a*	.	+	a*	.	++	
<i>Allium montanum</i>	.	+	D*	
<i>Stachys recta</i>	+	+	.	++	
<i>Seseli osseum</i>	+	+	.	a*	+	
<i>Thymus praecox</i>	+	.	.	.	+	.	.	a*	a*	
<i>Bothriochloa ischaemum</i>	a*	
<i>Campanula sibirica</i>	a*	
<i>Sesleria albicans</i>	a	.	.	.	+	D*	
<i>Biscutella laevigata</i>	a*	
<i>Carex humilis</i>	D*	
<i>Salvia pratensis</i>	+	a*	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	D*	++	++	
<i>Calamagrostis varia</i>	++	
<i>Lilium martagon</i>	++	
<i>Dryopteris filix-mas</i>	+	+	D*	D*	a*	a	a	.	.	.	
<i>Circaea alpina</i>	+	++	.	.	+	a*	.	.	
<i>Polystichum aculeatum</i>	++	.	.	.	++	.	.	
<i>Athyrium filix-femina</i>	+	++	.	.	+	.	+	
<i>Phegopteris connectilis</i>	++	
<i>Chamerion angustifolium</i>	+	a*	+	
<i>Petasites albus</i>	a*	
<i>Daphne mezereum</i>	++	
<i>Calamagrostis villosa</i>	a*	+	
<i>Gymnocarpium dryopteris</i>	++	
<i>Phyllitis scolopendrium</i>	++	.	
<i>Aconitum variegatum</i>	D*	.	.	.	
<i>Senecio germanicus</i>	+	D*	+	.	+	
<i>Laserpitium latifolium</i>	++	.	.	+	
<i>Stellaria nemorum</i>	a	.	.	.	a*	a*	.	
<i>Lunaria rediviva</i>	D*	+	.	
<i>Actaea spicata</i>	++	.	.	
<i>Chrysosplenium alternifolium</i>	a*	D*	.	
<i>Rosa pendulina</i>	++	++	
<i>Ribes alpinum</i>	D*	
<i>Rosa majalis</i>	+	++	
<i>Cotoneaster integerrimus</i>	++	
<i>Lonicera xylosteum</i>	+	a*	
<i>Sedum maximum</i>	.	a*	a*	.	a*	a*	a	a*	a*	+	a*	+	.	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	
<i>Cystopteris fragilis</i>	.	a*	.	+	a*	.	+	+	+	+	+	D*	
<i>Epilobium collinum</i>	+	a*	+	+	+	a	
<i>Geranium robertianum</i>	.	+	.	+	a*	+	a*	a*	+	a*	.	.	a*	++	a	a*	++	.	
<i>Poa nemoralis</i>	.	.	+	+	a	+	+	.	*	++	+	.	a*	.	+	+	++	++	
<i>Polypodium vulgare</i>	.	.	.	+	D*	a*	D*	.	.	+	.	.	
<i>Sedum album</i>	.	.	++	.	+	a	.	.	+	+	D*	D*	a*	.	+	
<i>Rubus idaeus</i>	.	.	.	+	+	.	+	+	++	++	.	a	D*	+	+	+	+	
<i>Dryopteris dilatata</i>	a*	+	+	D*	.	+	a	+	+	
<i>Cardaminopsis arenosa s.l.</i>	a*	a*	+	a*	a*	+	.	+	.	.	.	
<i>Gymnocarpium robertianum</i>	a	+	D*	a*	+	.	++	+	D*	.	.	
<i>Impatiens noli-tangere</i>	+	+	+	D*	.	a*	+	a*	D*	.	
<i>Urtica dioica</i>	+	+	a	+	D*	.	.	D*	D*	a*	a*	a*	
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	a*	++	D*	D*	++	.	.	.	++	+	a*	
<i>Fallopia convolvulus</i>	a*	.	+	+	.	++	D*	.	.	
<i>Fallopia dumetorum</i>	a*	.	+	+	+	+	+	
<i>Impatiens parviflora</i>	+	D*	a	+	
<i>Mercurialis perennis</i>	+	a*	.	+	a*	.	.	
<i>Galeobdolon luteum s.l.</i>	+	+	+	a*	+	+

1. Společenstvo *Cryptogramma crispa*

Acidofilní společenstvo hlubokých a velmi málo zazemněných, dlouhodobě stabilních drolin. Tyto maloplošné až fragmentární, většinou jednodruhové porosty jsou klasifikovány jako *Allosoretum crispi* Lüdi 1921. V ČR má optimum ve vysokohoří; mimo ně je udávána z jediné suťové lokality (Pujmanová 1989).

2. Společenstvo *Saxifraga sponhemica*

Společenstvo mírně bazických nevápenných drolin většinou severního kvadrantu, vázané nejčastěji na okolí ventarol. Zvláště hojně je v Českém středohoří, kde bývá vyvinuto velkoplošně. Syntaxonomicky je klasifikováno jako *Festuco-Saxifragetum* Stöcker 1962. Lit.: Šimr 1931, 1948, Brabec 1971, Knapp et Böhnert 1978, Kolbek 1983.

3. Společenstvo *Woodsia ilvensis*

Druhově chudé xerofilní společenstvo klasifikované jako *Woodsio-Asplenietum* Tx. 1937. V ČR je nejčastěji vázáno na skalní štěrbiny (Kolbek 1978, 1985). V Českém středohoří vystupuje jako pionýrské společenstvo na několika znělcových drolinách (Milešovka aj., Klika 1939). *Woodsia ilvensis* a s ní celé její společenstvo lze interpretovat jako reliktní (Šimr 1948, Oberdorfer 1993). Jiné možné vysvětlení: *W. ilvensis* se váže na reliktní lokality, ale snadno mezi lokalitami migruje, a tak nelze odlišit, co je reliktní a co výsadek (sensu Ložek 1976).

4. Společenstvo *Polypodium vulgare*

Druhově chudícké, nízkopokryvné, maloplošné až fragmentární společenstvo silikátových drolin a balvanišť. Podobné porosty se vyskytují na skalách. Syntaxonomicky může být snad označováno jako *Hypno-Polypodietum vulgaris* Jurko et Peciar 1963 nebo je mu velmi blízké. Lit.: Preis 1937, Kolbek et Petříček 1974.

5. Společenstvo *Saxifraga paniculata-Asplenium trichomanes*

Společenstvo vápencových suti osídluje jednak otevřené exponované droliny, jednak stabilizované zarůstající mechaté osypy v inverzních polohách a často v okolí chladných ventarol. Společenstvo řadíme do svazu *Cystopteridion*; jeho obdobou je acidofilnější společenstvo *Saxifraga paniculata-Polypodium (Androsacion vandellii)* ze suti v Porýní (Oberdorfer 1993).

6. Společenstvo *Galeopsis angustifolia*

Nízkopokryvné společenstvo krátkověkých bylin s častými druhy ruderálními. Osídluje erozní hřbítky a okraje výslunných, často břidličných nebo antropogenních osypů (lomy). Podmínkou výskytu je přítomnost minerální jemnozeme nehluboko pod povrchem suti. Na humusových půdách (mechové polštáře na kamenech) *G. angustifolia* neroste, proto je na drolinách společenstvo vzácné. Velmi hojně je v celém území Vltavsko-berounské

údolní sítě. Řadíme je k as. *Chaenorrhino-Galeopsietum angustifoliae*, kterou Valachovič (1990b) odděluje od *Galeopsietum angustifoliae* (Fran. Jura, Záp. Alpy) jako její východoalpско-západokarpatský vikariant. Český materiál lze k této asociaci skladebně i chorologicky jednoznačně přiřadit. Lit.: Klika 1933, 1951, Mikyška 1944, Brabec 1971, Sýkora 1972, Sádlo 1983.

7. Společenstvo *Gymnocarpium robertianum*

Společenstvo klasifikované jako *Dryopteridetum robertianae* Kaiser 1926 osídluje nejčastěji báze drobnozrnných vápnitých osypů (vápenec, opuka, spilit) se suchým nezazemněným povrchem a naopak vlhkým a humózním hlubším horizontem a s častým přespáváním kamení. Lit.: Kolbek 1990, Kolbek et Sádlo 1994.

8. Společenstvo *Galium lucidum*-*Pimpinella major*

Semixerofilní společenstvo nejisté syntaxonomické příslušnosti rostoucí v ČR asi jen v Moravském krasu. Osídluje boční a vrchní okraje a erozní hřbítky vápencových osypů. Jméno *Galium lucidum* bylo použito předběžně pro tetraploidní rostliny s nápadně šídlovitými a lesklými listy s hladkými okraji (zpracovává J. Štěpánková).

9. Společenstvo *Vincetoxicum hirundinaria*

Řídké květnaté porosty pohyblivých sutí na bazických silikátech a na vápencích. Společenstvo osídluje výslunné horní okraje sutí, erozní hřbítky a zazemňující se stabilizované plochy suťových osypů. Může být označováno jako *Vincetoxicetum officinalis* Kaiser 1926 (*Stipion calamagrostis*) nebo *Vincetoxico-Origanetum* Kolbek et Petříček 1979 prov. (*Geranion sanguinei*). V sukcesi na společenstvo navazují zpravidla cenózy tř. *Trifolio-Geranietae*. Lit.: Klika 1933, Sekera 1970, Sýkora 1972, Kolbek et Petříček 1979.

10. Společenstvo *Anthericum liliago*

Květnaté xerothermní maloplošné společenstvo osídlující drobnozrnné osypy (algonkické břidlice, spility, diabasy, trachyty) s vyšším podílem jemnozeme. Syntaxonomicky nejasné. Lit.: Kolbek 1985.

11. Společenstvo *Sedum sp. div.*

Skupina společenstev kobercovitých sukulentů osídlující výslunné drobnozrnné sutě s vyšším podílem jemnozeme na velmi různých podkladech od algonkických břidlic až po vápence. Syntaxonomicky nejednoznačná souborná jednotka s kombinací druhů xerothermních travinných společenstev, lemů a společenstev primitivních půd stabilizovaných i pohyblivých. Některé porosty bývají přiřazovány k as. *Allio montani-Sedetum albi*. Lit.: Klika 1933, Brabec 1971, Kolbek et Petříček 1974, Kolbek 1979.

12. Společenstvo *Allium montanum*-*Sedum* sp. div.

Druhově středně až dosti bohaté xerothermní porosty částečně zazemněných osypů různých geologických podkladů, s výjimkou výrazně kyselých substrátů. Zesílená akumulace jemnozemně v trsech *Allium montanum* umožňuje sukcesi ekologicky náročnějších bylin, než u předchozího společenstva. Shrnujeme sem dvě ekologicky podobné asociace, acidofilnější *Allio montani-Sedetum albi* Klika 1939 a bazifilní *Allio montani-Sedetum boloniensis* Klika 1942. Lit.: Klika 1933, Kolbek 1979, Kolbek et Petříček 1985.

13. Společenstvo *Melica ciliata*-*Teucrium botrys*

Druhově bohaté otevřené xerothermní společenstvo částečně zazemněných osypů krystalických vápenců, klasifikované jako *Melicetum ciliatae* Kaiser 1926 (syn. *Teucrio botryos-Melicetum ciliatae* Volk 1937). Společenstvo s vazbou na nižší polohy alpsko-karpatské oblasti lokálně přesahuje do Prebohemika (Chytrý 1990). Podobné porosty s dominantní *Melica transsilvanica* lze najít v xerothermní oblasti Čech (Klika 1933), ale podle našeho názoru je nelze s tímto společenstvem ztotožnit ani ekologicky.

14. Společenstvo *Biscutella laevigata*-*Sesleria albicans*

Společenstvo je zatím známo jen z údolí Bělé z mělkých drobnozrnných, částečně zahliněných sutí na opukách nebo vápnatých pískovcích. Syntaxonomicky je nejasné i s celým svým vegetačním kontextem (trávníky cf. *Epipactido-Seslerietum*, reliktní vápnomilné bory). Ze známých společenstev ČR se zdá nejbližší as. *Salvio verticillatae-Sanguisorbetum minoris* (cf. Studnička 1980).

15. Společenstvo *Impatiens*-*Geranium robertianum*

Skupina nitrofilních a mezofilních společenstev skladebně blízkých ruderálním lemovým společenstvům. Společenstvo kolonizuje stabilizované, částečně zazemněné, stinné a vlhké sutě na všech horninových podkladech. Na exponovaných sutích osídluje boční a spodní okraje cloněné přesahujícími korunami stromů. Nejhojnější a zároveň ekologicky málo specifické suťové společenstvo. Některé porosty lze označit jako *Epilobio-Geranium robertianum* Lohmeyer ex Görs et Müller 1969.

16. Společenstvo *Vincetoxicum hirundinaria*-*Calamagrostis arundinacea*

Vysokostébelné květnaté trávníky s výskytem na bazických, ale nevápнатých podkladech (hlavně žnělce) mimo xerothermní oblasti. Vyskytuje se jednak na skalnatých stanovištích, jednak na sutích; často jsou to lokality pravděpodobného primárního bezlesí. Nejčastěji kolonizuje zazemňující okraje drolin. Společenstvo bylo popsáno jako *Cynancho-Calamagrostietum arundinaceae* Sýkora 1972. Zařazení do vyšších syntaxonů je sporné: podle formální floristické podobnosti patří do sv. *Trifolion medii*; výskyt na reliktních stanovištích a přítomnost druhů jako *Calamagrostis varia* (Kolbek et Petříček 1979) naznačuje možný původ ve společenstvech tř. *Mulgedio-Aconitetea*.

17. Společenstvo *Daphne mezereum-Dryopteris filix-mas*

Horská kapradinová niva popsaná jako as. *Daphno-Dryopteridetum* Sýkora et Štursa 1973. Většina výskytů je na lavinových dráhách v karech a při horní hranici lesa (Sýkora et Štursa 1973, Krahulec 1990). Na sutích nižších poloh je známo z jediné lokality v horním Pojizeří (Burda, Sýkora et Slavík 1973), kde porůstá osypy skalních žlabů s akumulací sněhu a následným říčením a sjížděním sněhových bloků. Výskyt společenstva v relativně nízkých polohách (650 m n.m.) je tedy umožněn tím, že se místní stanovištní podmínky blíží vysokohorským.

18. Společenstvo *Dryopteris sp. div.*

Vysokobylinné kapradinové porosty na stinných zazemněných silikátových drolinách a balvaništích, většinou z minerálně slabších hornin. Patří sem zřejmě více typů společenstev. Jeden z nich popisuje Chytrý (1993) jako *Impatienti-Dryopteridetum filicis-maris*. Lit.: Preis 1937, Brabec 1971.

19. Společenstvo *Aconitum variegatum-Senecio germanicus*

Vzácné květnaté vysokobylinné společenstvo s účastí semixerofilních druhů náročných na živiny. Osídluje zazemněné osypy na vápnitých substrátech (vápence, opuky, spility). Syntaxonomicky je nejasné.

20. Společenstvo *Polystichum aculeatum-Lunaria rediviva*

Vysokobylinné společenstvo s hojnými kapradinami. Osídluje stinné skály, resp. jejich terásky a zazenňující se osypy v inverzních polohách. Zatím zjištěno jen na vápencích. Výrazný je velkoplošný výskyt společenstva na rozsáhlém suťovém kuželu na stinném dně Macochy.

21. Společenstvo *Circaea alpina-Chrysosplenium alternifolium*

Maloplošné společenstvo nízkých subtilních bylin v okolí ventarol na zastíněných sutích s vlhkým mikroklimatem. Zatím bylo zjištěno pouze v inverzních žlebech Moravského krasu.

22. Společenstvo *Ribes alpinum-Rosa pendulina*

Společenstvo popsané jako *Ribeso alpini-Rosetum pendulinae* (Sádlo 1991 ms.) má, jak je u křovinných cenóz časté, vazbu na více stanovišt. Mimo sítě a droliny se vyskytuje i na pasekách, na zastíněných skalách a v drobných porostních mezerách suťových lesů. Většinou osídluje stinné zazenňující se osypy obklopené lesem. Zcela unikátní je jeho výskyt na drolině pod vrcholem Milešovky, kde v rozsáhlých porostech s hojnou *Rosa majalis* kolonizuje okraje otevřené exponované znělcové droliny. Zde je evidentně vegetací primárního bezlesí.

Diskuse

Suť ve fytogeografickém kontextu střední Evropy

Zjištěný vysoký počet společenstev (22) kontrastuje s pouhými cca 5-6 známými společenstvy vysokohorských sůtí, ačkoli vysokohorské suť byly zkoumány dlouhodobě a řadou autorů (Jeník 1961, Sofron et Štěpán 1971, Jeník, Bureš et Burešová 1980 etc., cf. Moravec et al. 1983). Zároveň to odporuje zkušenosti obecně platné ve středoevropském měřítku, že centrum variability suťové vegetace je ve vysokohoří. Vysvětlit je to možné na základě srovnání sůtí v jednotlivých částech střední Evropy. Střední Evropu lze členit ve tři oblasti s odlišnou hojností výskytu sůtí, jejich lokalizací v krajině a skladbou i historií jejich bioty.

(1) Oblast formovaná kvartérním zaledněním: Naprostá převaha zarovnaných terénů a široké rozšíření glaciáluálních sedimentů působí, že přirozené suť prakticky chybějí. Roztroušené antropogenní suť mají ruderalní charakter; vegetace přirozených sůtí téměř chybí (cf. e.g. Passarge et Hofmann 1968).

(2) Alpsko-karpatská oblast: Soustava mladých pohoří s velkou průměrnou nadmořskou výškou. Suť jsou hojnou a poměrně velkoplošnou složkou krajinné mozaiky, stanoviště i bioticky značně rozrůzněnou (mrazové srážy, mury, vlastní suť a jim příbuzné tvary jako balvanová moře, suťové lavinové dráhy, morény a svahové odtrhy). Kolinní, montánní i vysokohorské suť lze chápat jako jednotný celek. Centrum mají ve vysokohoří; s nadmořskou výškou klesá jejich hustota i výraznost. Mozaika sůtí je nestálá: v mladém reliéfu suť rychle vznikají a sukcesí opět mizí. Řada suťových druhů nachází vhodné biotopy i mimo suť. To vše usnadňuje migraci druhů mezi lokalitami a tak na nich nelze jednoduše odlišit případné relikty od mladých výsadek. Suť nižších poloh a jejich rostlinstvo tedy v této oblasti není nutno vykládat jako samostatný geobotanický fenomén, nýbrž jako pouhý epifenomén sůtí vysokohorských, tj. jejich redukováný, málo vyvinutý derivát.

(3) Periglaciální oblast mimo alpsko-karpatská pohoří: Sem patří i území Českého masivu. Převažují méně členité povrchy stupně pahorkatin. Suťová vegetace má dvě oddělená centra: první ve vysokohoří, druhé v kolinním stupni. Vysokohorské suť jsou omezeny na nevelký počet maloplošných lokalit v několika nevelkých horských oblastech a jsou většinou součástí anemo-orografických systémů. S tím souvisí zdejší vysoká diferenciace vegetace tř. *Mulgedio-Aconitetea* (lavinové svahy) a naopak nízká diferenciace tř. *Thlaspietea rotundifolii*. Mnohem větší počet vegetačně zajímavých sůtí je soustředěn do kolinního (až montánního) stupně. Jejich výskyt souvisí s údolním (Jeník, Slavíková et al. 1964) a vrcholovým fenoménem; přesto vystupují jako celkem autonomní jednotka. Suťové lokality nižších poloh jsou výrazně prostorově izolovány od vysokohorských. Proto je snížena možnost migrace organismů mezi oběma typy. Toto přerušení má několik příčin. Montánních sůtí, které by návaznost zprostředkovaly, je málo a jsou izolované. Navíc jsou většinou budovány minerálně slabšími horninami a vegetačně bývají velmi chudé. Naproti tomu suť na bohatších podkladech a s výraznější vegetační náplní jsou

koncentrovány jednak nad lesní hranici (kary), jednak do pahorkatiny (vesměs teplé mezofytikum a termofytikum).

K oddělení jmenovaných skupin přispívá i celkově malé zastoupení vysokohorských suťových společenstev. V rámci třídy *Thlaspietea rotundifolii* zde totiž chybí okruh bazifilních cenóz analogických svazům *Petasition paradoxii*, *Arabidion alpinae*, *Papaverion burseri*, *Thlaspion rotundifolii* (Valachovič 1990a), známých z alpsko-karpatské oblasti. Podobně z okruhu acidofilní suťové vegetace je udáváno jen *Allosoretum crispi*.

Suťové lokality nižších nadmořských výšek jsou obecně značně stabilním, v čase málo proměnlivým prvkem krajinné mozaiky, málo podléhajícím sukcesním změnám. Takto izolovaná je i velká část jejich populací; typickým příkladem je reliktnost *Saxifraga sponhemica* (Šimr 1948, Ložek 1973, Kolbek 1983).

Specifika vegetace kolinně-montánních sutí České republiky

Suť střední Evropy mají tedy takové prostorové uspořádání a charakter biotopů a vegetace, že suť kolinního až montánního pásma periglaciální oblasti mimo alpsko-karpatskou soustavu lze vyčlenit jako samostatnou, dosti dobře ohraničitelnou skupinu. Tyto suť mohou být, na rozdíl od alpsko-karpatské oblasti, studovány nezávisle na sutiích vysokohorských. Jejich vegetační fenomén lze charakterizovat následujícím souborem znaků:

(1) Studovaná vegetace je celkem diferencovaným na více strukturních úrovních. Skladebně i strukturně se nápadně odlišuje od vegetace bezprostředního okolí i celé okolní krajiny a nelze ji analogizovat s vegetací ostatních typů středoevropských sutí.

(2) Specifická suťová vegetace je nejlépe vyvinuta na velkoplošných hlubokých drovinách s exhalacemi podzemního vzduchu, které jsou ovlivněny extrémním mezoklimatem (inverzní polohy, vrcholové mezoklima, turbulentní prostory nedokonalých AO-systémů) a obklopeny lesem. Suť v něm tvoří enklávy často spolu s vegetací skalního bezlesí (*Alyssso-Festucion*, *Seslerio-Festucion*, *Asplenietea*). Naopak maloplošné a krátkověké, okolní vegetací ovlivněné suť bývají vegetačně zcela nespecifické a tehdy jejich vegetaci nemá smysl pokládat za součást suťového fenoménu.

(3) Suťová vegetace je v mnoha ohledech chudá a organizačně jednoduchá. S větší mírou věrnosti je na suť vázán jen nízký počet druhů. Vegetace většinou zaujímá jen velmi malou část plochy suťové lokality. Na téže lokalitě bývá přítomno jen několik málo společenstev a rovněž jejich vegetační mozaika v rámci lokality bývá velmi jednoduchá. Zároveň však je vegetace sutí rozčleněna v dosti velký počet dobře diferencovaných společenstev. Jsou to společenstva i z jiných ekologických skupin, než z okruhu vlastní suťové vegetace (tř. *Thlaspietea rotundifolii*). Vysoce specifická, poměrně častá a dobře diferencovaná jsou např. společenstva charakteru vysokobylinných niv (cf. *Mulgedio-Aconitetea*).

(4) Mnohá společenstva jsou skladebně nezvyklá. Buď obsahují vzácné druhy, nebo jsou druhové kombinace velmi netypické z hlediska zkušenosti z běžných stanovišť. Taková společenstva bývají skladebně unikátní anebo mají extrémně disjunktivní areál (např. spol.

Galium lucidum-Pimpinella). Důležitým důsledkem toho je jejich obtížná klasifikovatelnost.

(5) Sukcese vegetace na sutích, pozorovaná v malém časovém a prostorovém měřítku, může mít značnou dynamiku: jednotlivé porosty rychle vznikají a opět zanikají. Sukcesní řady nelesních společenstev jsou krátké, nejvýš dvou až tříčlenné (např. volná suť - spol. *Vincetoxicum* - les). Na úrovni celé sutové lokality je patrně sukcese velmi pomalá: ačkoli se pozice jednotlivých porostů může případně měnit, velikost celkové plochy zaujaté vegetací se mění velmi pomalu.

(6) Sutě mají refugiální charakter. Na téže lokalitě bývají přítomny biotopy extrémní a zároveň silně rozrůzněné, od xerothermních po chladné a stinné. Přítomné populace mohou proto přežít i za rozsáhlejších změn makroklimatu. Zároveň je tím ztížena dlouhodobě úspěšná imigrace invazních, resp. apochorních (z hlediska postglaciálu mladších) druhů; okolní lesní vegetace může navíc působit jako migrační bariéra. Vegetace je proto patrně syngeneticky konzervativní, málo proměnlivá: společenstva se nemění průběžně účinkem jednotlivých dílčích imigrací, nýbrž dlouhodobě zachovávají stálou druhovou skladbu. Tak lze vysvětlit obecně předpokládanou reliktnost vegetace suti, tj. přežívání populací paleochorních (z hlediska postglaciálu starších) druhů a uchování paleochorních druhových kombinací nebo i celých společenstev.

(7) Koincidence reliktnosti stanovišť a zmíněných zvláštních skladebných, chorologických a ekologických rysů sutové vegetace nasvědčuje, že sutové lokality fungují jako refugia vegetačních reliktností. To otvírá možnost interpretovat vegetaci suti jako impakt jednotlivých etap vývoje postglaciální vegetace. Ve vegetaci suti lze pak odlišit tři skupiny společenstev představující odchylné časové vrstvy.

První částí jsou společenstva postrádající výraznější indikaci refugiálnosti a reliktnosti, často se schopností recentního synantropního šíření a s velkým přesahem na nesutové biotopy: spol. *Geranium robertianum-Urtica dioica*, *Sedum* sp. div., spol. *Galeopsis angustifolia*, spol. *Gymnocarpium robertianum*, spol. *Anthericum liliago*, spol. *Allium montanum-Sedum* sp. div., spol. *Polypodium vulgare*.

Druhou část sutové vegetace lze podle našeho názoru pokládat za reliktní z časnějších fází současného interglaciálu před jeho klimatickým optimem (preboreál - začátek boreálu). Většina společenstev je xerofilních, ale ne xerothermních, s výskytem arктоalpinských druhů a velmi nízkým zastoupením druhů nitrofilních. Jde zejména o společenstva *Woodsia ilvensis*, *Cryptogramma crista*, *Saxifraga sponhemica*, *Saxifraga paniculata-Asplenium trichomanes*, *Vincetoxicum hirundinaria*, *Biscutella laevigata-Sesleria albicans*, *Vincetoxicum hirundinaria-Calamagrostis arundinacea*.

Třetí část zahrnuje nitrofilní, ale nikoli synantropní společenstva. Mnoho jejich druhů vystupuje v karech nad současnou hranicí lesa. Tuto vegetaci lze snad připsat období od klimatického optima (atlantik - ?). Jsou to společenstva *Ribes alpinum-Rosa pendulina*, spol. *Daphne mezereum-Dryopteris filix-mas*, spol. *Aconitum variegatum-Senecio germanicus*, spol. *Polystichum aculeatum-Lunaria rediviva*, spol. *Circaea alpina-Chrysosplenium alternifolium*, spol. *Dryopteris* sp. div.

Závěr

Otevřené kolinní až montánní sutě jsou v Českých zemích prvkem minoritním z hlediska zaujmuté plochy i počtu lokalit. Nejsou analogizovatelné s jinými skupinami středoevropských sutí, naopak mohou být studovány samostatně. V rámci ostatních typů ekosystémů představují geobotanicky relevantní jednotku.

Suťový fenomén je nejlépe vyvinut na velkoplošných hlubokých mezoklimaticky ovlivněných sutích obklopených lesem. Projevuje se (a) extrémními stanovištními podmínkami, (b) přítomností zvláštního souboru fauny a flóry, (c) skladbou přítomné vegetace. Neméně důležitá je i (d) historická dimenze sutí. Velká část suťové vegetace je reliktní a přežívá díky refugiálnímu charakteru svých biotopů.

V této souvislosti lze předběžně rozlišit tři typy společenstev: (1) moderní, bez indikace reliktnosti, (2) pravděpodobné relikty z časného postglaciálu a (3) pravděpodobné relikty z klimatického optima postglaciálu. Většina společenstev je syntaxonomicky kritická a vyžaduje zpracování.

Poděkování

Za doplnění významných faktů a připomínky k textu děkujeme dr. I. Horáčkovi, dr. P. Pyškovi a oběma recenzentům. Článek byl vypracován za podpory GA AV ČR, grantu č. 60544.

Summary

In the colline to montane belts of the Czech Republic, there are rather few localities of open stony debris and the total area they cover is small. These habitats differ clearly from other Central European ecosystems in their ecological properties and vegetation. Further, they are different from other groups of debris localities elsewhere. Therefore, they represent an ecologically relevant, rather autonomous unit which can be studied separately.

The vegetation of 108 localities was studied and about 300 phytosociological relevés were made using the methods of Zürich-Montpellier school. Twenty-two plant communities were distinguished and characterized by their composition, ecology and syntaxonomy.

Deep large-scale debris enclosed by forest, strongly influenced by local mesoclimate, are most specific in their ecological and vegetation features. These are reflected by (a) extreme habitat conditions, (b) unique species set, (c) conspicuous composition of vegetation. The (d) historical dimension of debris is equally important. Many types of the vegetation under study are of relict nature and survive on the refugial debris biotopes.

In this context, we provisionally distinguish three types of communities: (a) modern, without relict indication, (b) probable early post-glacial relicts, and (c) probable relicts from the post-glacial climatic optimum. Syntaxonomy of the most communities is critical and needs a more detailed study.

Literatura

Brabec E. (1971): Příspěvek k ekologii sutí Českého Středohoří. - Ms. [Depon. in: Knih. kat. bot. Přír. fak. Univ. Karl., Praha, 84 p.]

- Brabec E. (1973): Ekologie sutí Českého Středohoří - druhé přiblížení. - Ms. [Depon. in: Knih. kat. bot. Přír. fak. Univ. Karł., Praha, 95 p.]
- Braun-Blanquet J. (1964): Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 3. Aufl. - Wien et New York.
- Buchar J. et al. (1979): Pavouci brněnského údolí. - Fauna Bohem. Septentr., Ústí n. L., 4:77-92.
- Burda J., Sýkora T. et Slavík B. (1973): Příspěvek k flóře a vegetaci údolí Klopotivého potoka u Příchovic. - Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 8:201-208.
- Firbas F. (1924): Studien über den Standortscharakter auf Sandstein und Basalt. - Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 40B:253-409.
- Firbas F. et Sigmond H. (1928): Vegetationsstudien auf dem Donnersberge im Böhmischem Mittelgebirge. - Lotos, Prag, 76B:113-172.
- Grabherr G. et Mucina L. [red.] (1993): Die Pflanzengesellschaften Österreichs. Teil II. - Gustav Fischer Verlag, Jena, Stuttgart et New York.
- Grulich V. et Chytrý M. (1993): Botanische Untersuchungen im Nationalpark Podyjí (Thayatal) und im grenznahen Österreich. - Verh. Zool.-Bot. Ges. Österreich, Wien, 130:1-31.
- Chábera S. (1955): Periglaciální zjevy v jižních Čechách. - Rozpr. Čs. Akad. Věd, Praha, Ser. Mat.-Nat., 65(4):49-66.
- Chytrý M. (1990): *Melicetum ciliatae* Kaiser 1926 na Znojemsku. - Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 25:71-75.
- Chytrý M. (1993): Bemerkungen zur Vegetation der primär waldfreien Flächen auf nichtxerothermen Standorten in Flusstälern des Südostrandes des Böhmischem Massivs. - Acta Mus. Mor., Sci. Nat., Brno, 77(1992):123-137.
- Jeník J. (1961): Alpínská vegetace Krkonoš, Králického Sněžníku a Hrubého Jeseníku. - Praha.
- Jeník J., Bureš L. et Burešová Z. (1980): Syntaxonomic study of vegetation in Velká kotlina cirque, the Sudeten mountains. - Folia Geobot. Phytotax., Praha, 15:1-28.
- Jeník J., Slavíková J. et al. (1964): Střední Vltava a její přehrady z hlediska geobotanického. - In: Jeník J. [red.], Vegetační problémy při budování vodních děl, Praha, p. 67-100.
- Klíka J. (1929): Ein Beitrag zur geobotanischen Durchforschung des Steppengebietes im Böhmischem Mittelgebirge. - Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 45/2:495-539.
- Klíka J. (1933): Studien über die xerotherme Vegetation Mitteleuropas. II. - Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 50/2:707-773.
- Klíka J. (1936): Studien über die xerotherme Vegetation Mitteleuropas. IV. - Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 54B:489-514.
- Klíka J. (1939): Zur Kenntnis der Waldgesellschaften im Böhmischem Mittelgebirge. - Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 60B:249-286.
- Klíka J. (1941): Rostlinosociologická studie křivoklátských lesů. - Věstn. Král. Čes. Společ. Nauk, Cl. Math.-Natur., Praha, (1941)/3:1-46.
- Klíka J. (1951): Xerothermní travinná společenstva v Českém středohoří. - Rozpr. Čes. Akad. Věd Um., Praha, Cl. 2, 60(1950)/25:1-47.
- Knapp H. D. et Böhnert W. (1978): Geobotanische Beobachtungen an natürlichen Waldgrenzstandorten im Böhmischem Mittelgebirge (České středohoří). - Feddes Repert., Berlin, 89:425-451.
- Kolbek J. (1978): Beitrag zur Kenntnis des *Woodsio-Asplenietum* und *Asplenietum septentrionalis* in Böhmen. - Preslia, Praha, 50:213-224.
- Kolbek J. (1979): Společenstva řádu *Festucetalia valesiacae* v Čechách - syntaxonomická revize. - Ms. [Kand. disert. pr.; depon. in: Knih. Bot. úst. Průhonice, 348 p.]
- Kolbek J. (1983): Geobotanické poznámky k výskytu *Saxifraga rosacea* v okolí ventarol na Křivoklátsku. - Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 18:173-178.
- Kolbek J. (1985): Málo známá rostlinná společenstva chráněné krajinné oblasti Křivoklátsko. - Preslia, Praha, 57:151-169.
- Kolbek J. (1990): Kapradorosty a jejich význam v rostlinných společenstvech. - Zpr. Čs. Bot. Společ., Praha, 25, Mater. 8:31-45.
- Kolbek J. et Petříček V. (1974): Vegetace Bobří soutěsky a její vztah k povodí dolní Ploučnice. - Sborn. Severočes. Mus., Ser. Natur., Liberec, 6:3-45.

- Kolbek J. et Petříček V. (1979): Vegetace Malého a Velkého Bezdězu a její vztah k Českému středohoří. - Sborn. Severočes. Mus., Ser. Natur., Liberec, 11:5-95.
- Kolbek J. et Petříček V. (1985): Flóra a vegetace širšího okolí Čertovy a Kněžské skály na Křivoklátsku. - Bohemia Centr., Praha, 14:109-160.
- Kolbek J. et Sádlo J. (1994): Zu Vorkommen und Ökologie von *Gymnocarpium robertianum* in Schutthalden- und Felsspaltengesellschaften. - Preslia, Praha, 66:115-131.
- Krahulec F. (1990): Alpine vegetation of the Králický Sněžník Mts. (The Sudeten Mts.) - Preslia, Praha, 62:307-322.
- Kubát K. (1971): Ledové jámy a exhalace v Českém středohoří II. - Vlastivěd. Sborn. Litoměřicko, Litoměřice, 8:67-89.
- Kubát K. (1974): Proudění vzduchu sutěmi jako ekologický faktor. - Opera Corcont., Praha, 11:53-62.
- Ložek V. (1973): Příroda ve čtvrtohorách. - Academia, Praha.
- Ložek V. (1976): Relikty a výsadky. - Živa, Praha, 21:180-184.
- Maglocký Š. et Mucina L. (1980): Gesellschaften aus dem Verband *Stipion calamagrostis* in der Südwestslowakei. - Folia Geobot. Phytotax., Praha, 15:125-135.
- Mikyška R. (1944): Lesy na Plzeňsku. Studie rostlinosociologická a ekologická. - Věstn. Král. Čes. Společ. Nauk, Praha, (1943)/13:1-60.
- Moravec J. et al. (1983): Rostlinná společenstva České socialistické republiky a jejich ohrožení. - Severočes. Přír., Litoměřice, příl. 1:1-110 et 1-18.
- Mucina L. et Maglocký Š. (1985): A list of vegetation units of Slovakia. - Doc. Phytosoc., Camerino, 9:175-220.
- Neuhäuslová Z. et Kolbek J. [red.](1982): Seznam vyšších rostlin, mechorostů a lišejníků střední Evropy užitých v bance geobotanických dat BÚ ČSAV. - Botanický ústav Průhonice, 224 p.
- Oberdorfer E. [red.](1993): Süddeutsche Pflanzengesellschaften I, II. - Ed. 3, Gustav Fischer Verlag, Jena.
- Passarge H. et Hofmann G. (1968): Pflanzengesellschaften des nordostdeutschen Flachlandes II. - Pflanzensoziologie, Jena, 16:1-298.
- Preis K. (1937): Die Besiedlung der Blockhalden in der Biberklamm. - Beih. Bot. Centralbl., Dresden, 57B:521-576.
- Pujmanová L. (1988): *Cryptogramma crispera* a *Gymnomitrium concinnatum* v Českém středohoří. - Severočes. Přír., Litoměřice, 21:67-69.
- Pujmanová L. (1989): Mechorosty sutí na Binově a Kamenci ve Verneřickém středohoří. - Severočes. Přír., Litoměřice, 23:91-95.
- Pujmanová L. (1990): Mechorosty Borče. - Severočes. Přír., Litoměřice, 24:91-96.
- Rubín J., Balatka B. et al. (1986): Atlas skalních, zemních a půdních tvarů. - Academia, Praha, 385 p.
- Růžička V. (1989): Spider (*Aranae*) communities of rock debris on a typical hillside in the České středohoří Mts. (North Bohemia). - Acta Entomol. Bohemoslov., Praha, 87:419-431.
- Růžička V. (1990): The spiders of stony debris. - Acta Zool. Fennica, Helsinki, 190:333-337.
- Růžička V. (1993): Structure and ecology of invertebrates communities of stony debris in Czech Republic. Research project. - Bull. Soc. Neuchâtel. Sci. Nat., Neuchâtel, 116:209-214.
- Sádlo J. (1983): Vegetace vápencových lomů Českého krasu. - Ms. [Dipl. pr.; depon. in: Knih. kat. bot. Přír. fak. Univ. Karl., Praha, 89 et 49 pp.]
- Sádlo J. (1991): Vegetace třídy *Rhamno-Prunetea* v České republice. - Ms. [Kand. dis. pr.; depon. in: Knih. Bot. úst. AV Průhonice, p. 1-197]
- Sekera M. (1970): Květena Bořeně (synekologická studie). - Ústí n. L., 136 p. [cyklostyl]
- Studnička M. (1980): Vegetace bílých stráňí Českého středohoří a dolního Poohří. - Preslia, Praha, 52:155-176.
- Sofron J. et Štěpán J. (1971): Vegetace šumavských karů. - Rozpr. Čs. Akad. Věd, Praha, Ser. Mat.-Nat., 81/1:1-57.
- Sýkora T. (1972): Příspěvek k vegetaci skupiny Klíče v Lužických horách. - Sborn. Severočes. Mus., Ser. Natur., Liberec, 4:53-96.
- Sýkora T. et Štursa J. (1973): Vysokostébelné nivy s dominancí kapradin v sudetských karech - *Daphno (mezevo)-Dryopteridetum* ass. nova. - Preslia, Praha, 45:338-354.

- Šimr J. (1931): Vegetace na drolinách Milešovského středohoří. - Věda Přír., Praha, 12:95-101.
- Šimr J. (1948): Společnost lomikamenu trsnatého na drolinách Českého středohoří. - Příroda, Brno, 41:55-58 et 79-85.
- Valachovič M. (1989): Ku klasifikácii vápencových sutín Západných Karpát. - Bull. Slov. Bot. Společ., Bratislava, 11:31-38.
- Valachovič M. (1990a): Historický vývoj názorov na vyššie syntaxóny radu *Thlaspietalia rotundifolii* v Európe a na Slovensku. - Preslia, Praha, 62:131-137.
- Valachovič M. (1990b): *Galeopsietum angustifoliae* - ekologická a geografická diferenciácia, syntaxonomická revízia. - Biológia, Bratislava, 45:61-70.
- Valachovič M. et Hadač E. (1986): Rastlinné spoločenstvá skalných sutín v Zadielskej doline. - Biológia, Bratislava, 41:21-28.
- Walentowski H. (1993): Der Vegetationskomplex des Basalt-Blockmeeres am Südosthang des Bauersberges bei Bischofsheim (Lange Rhön, Bayern). - Tuexenia, Göttingen, 13:257-281.

Došlo 8. března 1994
Přijato 20. července 1994