

# Vliv fragmentace krajiny na druhově bohatou vegetaci menších lesních celků Českého krasu

Mimořádná pestrost přírody Českého krasu odedávna přitahovala pozornost odborné veřejnosti. To platí zejména pro jeho centrální oblast s největšími lesními celky v území, v současné době chráněnými jako národní přírodní rezervace Karlštejn a Koda. Na toto území z jihozápadu navazuje strukturně rozmanitá, převážně zemědělská krajina s fragmenty menších lesů, která donedávna stála stranou hlavního zájmu odborníků. Přestože se v uvedené oblasti nenachází žádná rezervace, většina lesních stanovišť zde má zachovalou přírodu blízkou druhovou skladbu a vytváří mozaiku teplomilných světlých doubrav a stinnějších dubohabřin, na severních svazích přecházejících do lipových bučin, místy doplněnou porosty vzniklými sekundární sukcesí s bohatou příměsí jasanu, javorů a lip. Pestrá druhová skladba dřevin, méně intenzivní management v posledních desetiletích, prostorové uspořádání lesních fragmentů i povaha krajinné matrice – převládajícího typu krajinných složek – představují přírodné vlastnosti pro modelový výzkum dlouhodobého vlivu fragmentace lesa na diverzitu lesní vegetace i dalších skupin organismů. Takto zaměřený výzkum v daném území již bezmála dvě desetiletí probíhá, především formou individuálních projektů. Řada z nich byla iniciována a realizována společností Ekologické služby, s. r. o., na které postupně navazují další projekty. V tomto příspěvku se pokusíme shrnout nejzajímavější výsledky dosavadních výzkumů, které mimo jiné ilustrují obecnější problémy a úskalí ochrany druhového bohatství vegetace pozůstatků lesa v zemědělské krajině.

## Přírodní podmínky lesních stanovišť ve fragmentované krajině

Bylinné patro lesních stanovišť Českého krasu je známé mimořádnou druhovou bohatostí – fytoocenologické snímky o ploše 25 m<sup>2</sup> někdy zachytí i více než 80 druhů cévnatých rostlin. Neobyčejnou diverzitu lze z velké části vysvětlit příznivými přírodními podmínkami konkrétních stanovišť.

Mezi nejdůležitější patří dostatek světla a možná také variabilita světelných poměrů pod rozvolněným korunovým zápojem, a dále podloží tvořené převážně bazickými vápenci bohatými na živiny, včetně fosforu. Kromě zmíněných klíčových environmentálních podmínek stanoviště má významný vliv na druhové složení vegetace i rozloha a vlastnosti okolí, tedy prostoro-



- 1 Teplomilná doubrava s druhově bohatým bylinným patrem na jihozápadním svahu Telína, tedy vrchu Vysoká skála (472 m n. m.) u obce Vinařice, v jižní části chráněné krajinné oblasti Český kras
- 2 Medovník meduňkolistý (*Melittis melissophyllum*) – lesní specialista, který tvoří běžnou součást podrostu větších lesních ploch Českého krasu (zejména národní přírodní rezervace Karlštejn), ale je velmi vzácný v těch menších.
- 3 Centrální a jihozápadní část Českého krasu se studovanými lesními fragmenty. Podklad Český úřad zeměměřičský a katastrální. Orig. D. Kebrle
- 4 Kultivace semenných pastí ve skleníku před „sklizni“ semenáčků. Blíže v textu

vý kontext a jeho historie včetně způsobů hospodaření čili časový kontext (obr. 1).

Les, který v Evropě v postglaciálním období představoval dominantní typ krajinného pokryvu, byl lidskou činností postupně fragmentován a dnes existuje obvykle ve formě různé velikých, většinou ostře ohraničených „ostrovů“ obklopených zpravidla zemědělsky využívanou krajinou (v tomto případě nejběžnějším typem krajinné matrice) nebo průmyslovou a městskou zástavbou. Přírodní podmínky lesních stanovišť jsou do značné míry ovlivněny vlastnostmi krajinné matrice, a to tím více, čím jsou její vlastnosti ve vztahu k lesnímu prostředí kontrastnější a čím je rozloha lesního „ostrova“ menší. Vliv okolní krajiny bývá největší na okraji lesa a směrem do lesního interiéru odeznívá (okrajový efekt). Dosah okrajového efektu je pro různé jevy různý, někdy jde o pouhé desítky metrů, jindy až o několik set metrů. V důsledku toho mohou být malé lesní fragmenty ovlivněny okolní krajinou v celé ploše.

Typické rostlinné druhy lesních specialistů mají často omezenou nebo specificky podmíněnou schopnost se šířit, což limituje jejich disperzi zvláště mimo les. Lesní rostliny se obecně méně šíří, to je dáno jejich životní strategií – mnohdy jde o geofyty. Šíří se pouze na malou vzdálenost a je u nich běžná především myrmekochorie, autochorie a zoochorie (tedy roznos mravenci, šíření vlastními mechanismy a různými živočichy). Dále se lesní druhy vyznačují malou produkcí diaspor, které přetrvávají v půdě jen po velice krátkou dobu a jejich semena bývají málo klíčivá, semenáčky se hůře vyvíjejí. V semenné





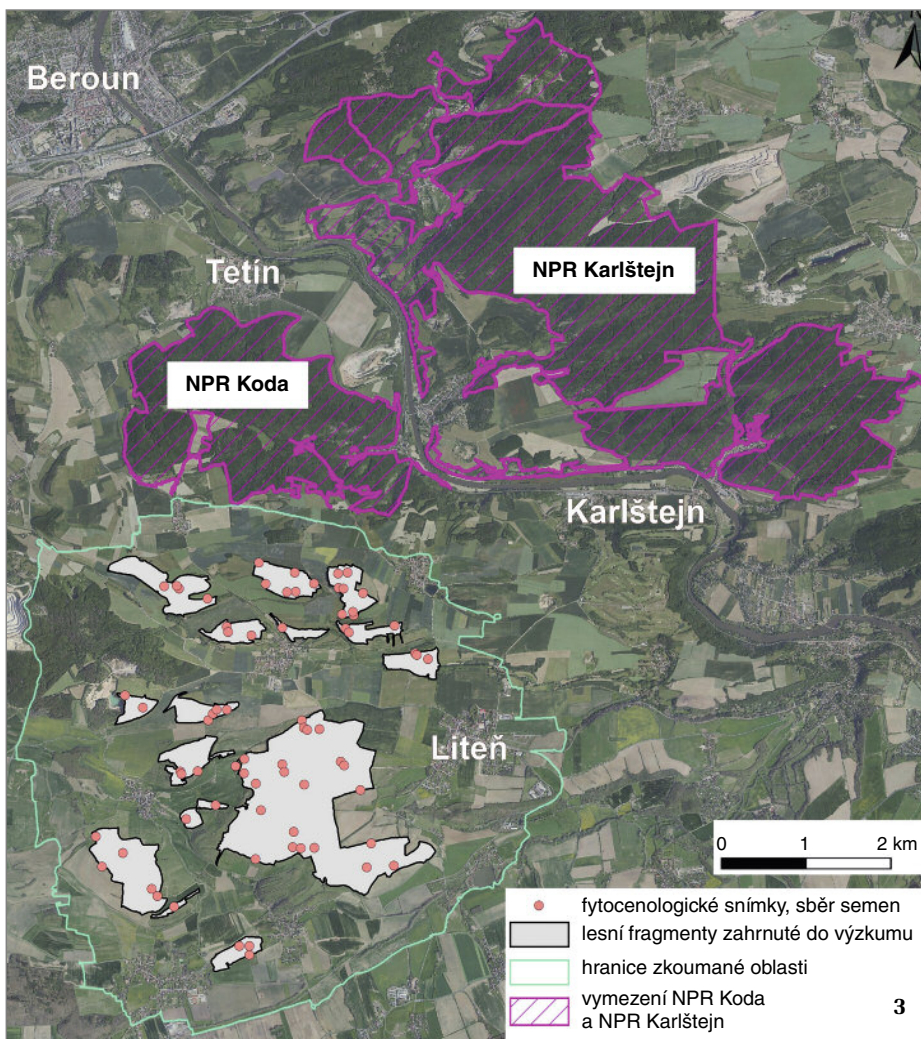
bance mají malé zastoupení (Hermý a kol. 1999). Tyto rostliny ale dokážou přežít na již obsazeném stanovišti. Významné je pro ně šíření vegetativní. Zejména pro myrmekochorní a autochorní druhy je kolonizační možnost osídlení vzdálenějšího lesního fragmentu prakticky nulová.

Sekundární prostorově izolované lesy tak mohou být desítky let ochuzené o běžné druhy lesních specialistů, které tvoří dominanty bylinného patra nedalekých lesních porostů s nepřerušenu kontinuitou lesa. Nelesní krajina je naopak zdrojem velkého množství diaspor druhů nelesních stanovišť, které se formou tzv. deště semen různými cestami šíří na území lesa. Část přízpusobivých druhů v tomto prostředí úspěšně vchází a dočasně či trvale se zde stává součástí společenstva bylinného patra – často na úkor původních lesních druhů. To může zásadním způsobem měnit složení lesní vegetace i průběh procesů v lesním ekosystému. Specifická druhově bohatá vegetace lesa tak může být ohrožena pronikáním prvků nelesní krajiny. Otázkám, jaká je rychlost a rozsah tohoto procesu, jaké jsou jeho důsledky pro lokální biodiverzitu a především, jak závisí na specifické kombinaci přírodních podmínek, historického a aktuálního hospodaření a využití krajiny, se věnuje výzkum v modelovém území jihozápadní části České krasu. V tomto příspěvku se pokusíme přiblížit význam fragmentace lesů pro druhovou bohatost bylinného podrostu jako jednoho ze studovaných problémů.

### Vliv fragmentace lesa na vegetaci

Prozkoumali jsme vegetaci a disperzi diaspor (semen a plodů) na území 24 lesních fragmentů rozptýlených zhruba na 30 km<sup>2</sup> obklopených zemědělskou krajinou s několika venkovskými sídly (obr. 3). Lesy zde pokrývají necelou čtvrtinu území, bezmála dvě třetiny okolní krajinné matrice náleží orné půdě a zbytek tvoří louky a pastviny, zastavěné a drobné vodní plochy. Nadmořská výška se pohybuje od 270 do 500 m n. m. a rozloha fragmentů v širokém rozpětí od necelého hektaru po 255 ha. Početné významné jsou však fragmenty s plochou řádově desítek ha. Přírodní podmínky, především komplikovanější morfologie území, vedly k lokálně poněkud nižší intenzitě zemědělství, než je ve středočeské krajině obvyklé. Častým jevem jsou opuštěné zemědělské plochy a sady mnohdy postupně přecházející v les. Ačkoli se v území nenachází žádné maloplošné chráněné území (pouze evropsky významná lokalita Mramor), lesní stanoviště tvoří pestrá škála poměrně zachovalých a cenných společenstev popsaná již v úvodu článku.

Území uvedených lesních fragmentů i všech významnějších složek krajinné matrice bylo za účasti desítek specialistů v minulých dvou dekádách studováno z řady pohledů. Výsledky prezentované v navazujícím textu vycházejí především z fytoocenologického snímkování 71 čtvercových ploch o velikosti 25 m<sup>2</sup> provedeného opakovaně v letech 2007 a 2019 na různých stanovištích 17 vybraných lesních fragmentů. Snímkování reálné vegetace bylo v letech 2007 a 2009 doplněno podrobným studiem diaspor přítomných v dešti semen. Ten byl sledován dvěma postupy.



Semena zachycená padacími pastmi zapuštěnými do půdy se vstupním otvorem v úrovni terénu byla mikroskopicky určována s využitím diasporologických atlasů a komparačních sbírek. Druhou metodou bylo použití mělkých perforovaných nádob naplněných sterilním půdním substrátem instalovaných na shodných místech jako předchozí, též do úrovně půdního povrchu. Po expozici v terénu byly nádoby přeneseny do skleníku, následující dvě vegetační sezony kultivovány a vzešlé juvenilní rostliny determinovány (obr. 4). Jednotlivé druhy byly s využitím databáze

české flóry a vegetace Pladias ([www.pladias.cz](http://www.pladias.cz), Chytrý a kol. 2021) rozděleny do kategorií podle afinity k lesnímu prostředí: lesní specialisté – druhy vyskytující se hlavně v lese, generalisté – rostoucí v lese i bezlese, druhy bezlese – přítomné zejména v otevřené krajině. Druhy byly dále klasifikovány podle převládajícího způsobu šíření – větrem (anemochorní) nebo vlastními silami (autochorní).

V průběhu let byl pořízován rozsáhlý soubor dat o prostředí všech ploch. Jde především o hlavní environmentální charakteristiky – půdní chemismus, popis struktury



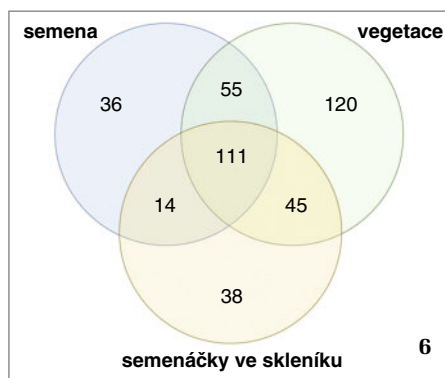
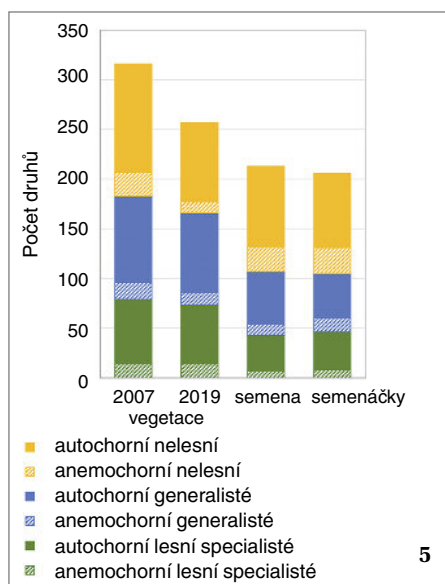


lesa, širší prostorový a historický kontext. Zvláštní místo zaujímá popis světelných poměrů v podkorunovém prostoru, který patří ke stabilně nejnvýznamnějším vysvětlujícím proměnným. Světelné poměry jednotlivých ploch byly popsány prostřednictvím analýzy hemisférických fotografií a přímým měřením v červené (660 nm) a bílé infračervené části spektra (730 nm). Tato data jsou využívána při hodnocení výsledků pozorování bioty území. Autoři článku tímto děkují všem spolupracovníkům, kteří se na popisovaném výzkumu podíleli či dosud podílejí.

### Lesní vegetace a déšť semen

V bylinném podrostu lesních fragmentů bylo zaznamenáno celkem 322 druhů cévnatých rostlin v r. 2007 a 267 druhů v r. 2019 (obr. 5). Pokles počtu druhů nelze jednoznačně považovat za doklad klesající diversity podrostu, spíše může být důsledkem meziroční variability přítomnosti druhů ve fytoecologických snímcích. V celkovém počtu 92 428 semen zachycených v semenných pastech bylo zjištěno 216 druhů cévnatých rostlin, další semena byla určena pouze do 52 rodů a 13 čeledí. V celkovém počtu 13 933 semenáčků vzešlých ve skleníku bylo určeno 208 druhů a další juvenilní rostliny byly zařazeny do 12 rodů. Distribuce druhů členěných podle afinity k lesnímu prostředí v reálné vegetaci, semenech i semenáčcích byla obdobná. Celkem 111 druhů bylo zaznamenáno ve všech třech skupinách – v reálné vegetaci, přímo determinovaných semenech sebraných pomocí pastí a semenáčcích kultivovaných ve skleníku (viz obr. 6). U všech převládá autochorní způsob šíření (obr. 5).

Ve vegetaci bylinného podrostu dominovaly druhy lesních specialistů, jako je svízeľ vonný (*Galium odoratum*), jaterník podléška (*Hepatica nobilis*), a bažanka vytrvalá (*Mercurialis perennis*), a generalistů – válečka prapořitá (*Brachypodium pinnatum*) a lípnice hajní (*Poa nemoralis*). Nezanedbatelnou součástí bylinného patra v reálné vegetaci představovaly semenáčky dřevin, hlavně javor babyka (*Acer campestre*), jasan ztepilý (*Fraxinus excelsior*) a dub zimní (*Quercus petraea*), a rychle kolonizující generalisté – česnáček lékařský (*Alliaria petiolata*), svízeľ přítula (*G. aparine*), kopřiva dvoudomá (*Urtica dioica*) – tedy výrazně nitrofilní druhy. V případě deště semen, dokumentovaného oběma použitými metodami, byla distribuce jednotlivých druhů i proporce jejich výskytu na jednotlivých plochách i mezi lokalitami výrazně odlišná od poměrů v reálné vegetaci. Jedna třetina všech semenáčků ve skleníku náležela třem taxonům – druhům z okruhu vrbovky čtyřhranné (*Epilobium tetragonum* agg.), lípnici hajní a kopřivě dvoudomé. Podobně polovinu celkově zachycených semen tvořila semena pouhých tří druhů – lípnice hajní, kopřivy dvoudomé a třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos*). Déšť semen anemochorní třtiny křovištní pokrýval celkem rovnoměrně plochu všech lesních fragmentů (83 % ploch), navzdory relativně vzácnému výskytu druhu v reálné bylinné vegetaci lesů (asi 10 % ploch). Semena tohoto větrem šířeného druhu nebyla zaznamenána jen na někte-



rých plochách ležících hlouběji v interiéru největšího lesního fragmentu (obr. 7). Naproti tomu semena běžných druhů lesních specialistů byla pravidelně dokumentována ve snímcích z interiéru větších lesních fragmentů a chyběla pouze v některých snímcích z lesních okrajů či drobných ploch lesa s přerušenou kontinuitou (obr. 8). Druhy lesních specialistů obvykle podstatným způsobem rozšiřovaly celkovou pestrost dokumentovaného deště semen, avšak počet sebraných semen nebo vzešlých semenáčků byl všeobecně nízký.

### Druhová bohatost bylinného podrostu a přírodní podmínky fragmentů

Počet druhů cévnatých rostlin v podrostu obecně vzrůstal se vzdáleností od lesního okraje, zatímco v případě semen a semenáčků se neprojevil žádný jednoznačný trend (obr. 9). Pozitivní vliv vzdálenosti od okraje lesa byl zjištěn jak pro skupinu lesních specialistů, tak generalistů, naopak počet druhů nelesních stanovišť s postupem do nitra fragmentu spíše klesal. Počet druhů bylinného podrostu měl vždy velmi silnou (pozitivní) odezvu na kvalitativní světelné charakteristiky (poměr světelného záření v oblasti krátkovlnného a dlouhovlnného červeného záření), avšak v případě druhové diversity lesních specialistů to neplatí a vztah ke světlu je zde spíše opačný. Tomu odpovídá i zjištění, že zatímco počet druhů lesních specialistů byl nejnižší na jižních a nejvyšší na severních svazích, v případě generalistů tomu bylo naopak. Nejvyšší počty druhů vázané na centra větších lesních fragmentů nelze vysvětlit přítomností světlých lesostepí,

5 Počet druhů cévnatých rostlin ve fytoecologických snímcích v letech 2007 a 2019 a ve sběrech semen a semenáčků vzešlých ze sběru semen ve skleníku. Druhy jsou klasifikovány podle jejich afinity k lesnímu prostředí a převládajícímu způsobu šíření. Blíže v textu

6 Počty druhů cévnatých rostlin zaznamenaných v reálné vegetaci (fytoecologických snímcích), sběrech semen a semenáčků vzešlých ve skleníku

7 a 8 Výskyt nelesní třtiny křovištní (*Calamagrostis epigejos*, obr. 7), se semeny šířícími se větrem, a lesního specialisty jaterníku podléšky (*Hepatica nobilis*, 8) ve fytoecologických snímcích v letech 2007 a 2019 (viz mapa lokalit na obr. 2), sběrech semen a semenáčků vzešlých ve skleníku. Zatímco třetina křovištní se prozatím prosazuje v reálné vegetaci zejména menších lesních fragmentů, jaterník podléška v některých menších lesních fragmentech zcela chybí.

9 Počet druhů cévnatých rostlin ve fytoecologických snímcích v letech 2007 a 2019, semenných pastech a semenáčků ve skleníku v intervalech vzdálenosti od okraje lesa. Minimální vzdálenost (osa x) vyjadřuje nejkratší vzdálenost od okraje plochy k okraji lesa. Boxy ukazují medián, dolní a horní kvartil, minimum a maximum a případné odlehle hodnoty.

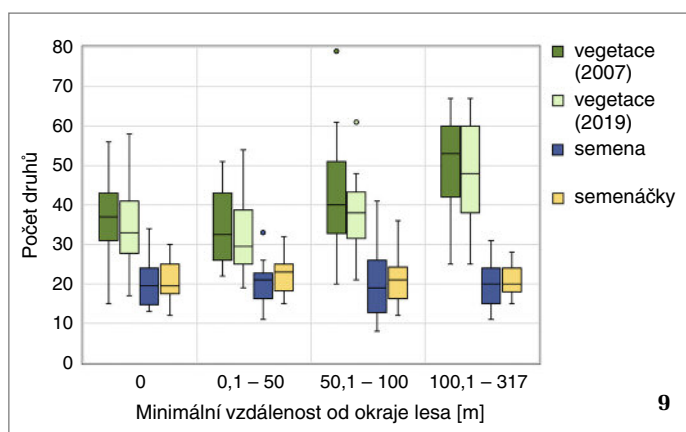
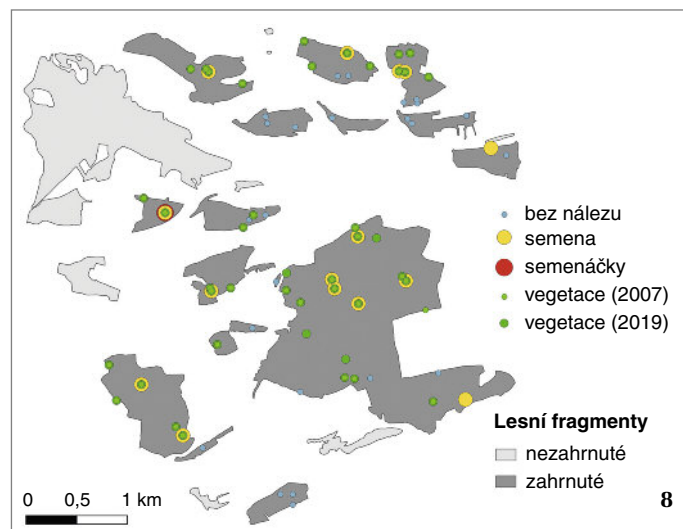
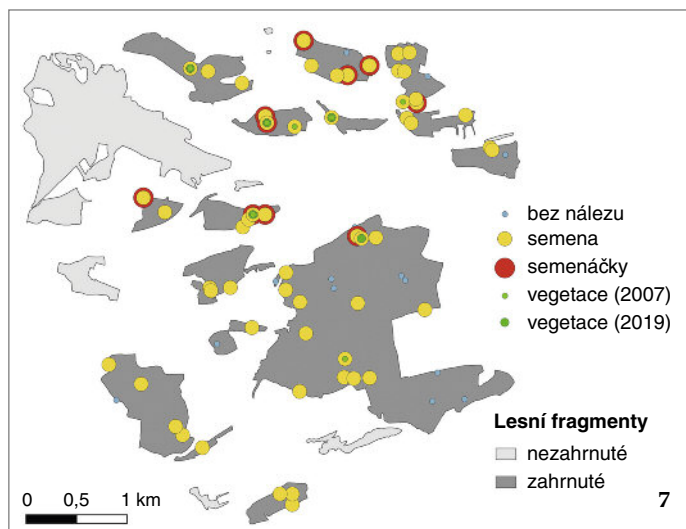
10 Řada typických lesních specialistů kvete časné zjara a vytváří dekorativní trsy – např. violka lesní (*Viola reichenbachiana*). Snímky a orig.: J. Hofmeister, pokud není uvedeno jinak

neboť ty téměř chybějí v obou největších lesních celcích a naopak pokrývají velkou část jižních svahů několika menších lesů.

Složení bylinné vegetace fytoecologických snímků v blízkosti okrajů lesních fragmentů je možné označit za podmnožinu druhů vyskytujících se v jejich interiéru. Ačkoliv druhová bohatost deště semen má doložitelný vliv na diverzitu bylinného podrostu, průměrný počet druhů ve vzorcích semenného deště se se vzdáleností od okraje lesa nemění. Počet druhů lesních specialistů v dešti semen (zachyceném oběma postupy) se vzdáleností od okraje lesa narůstá, počet generalistů však zůstává konstantní, stejně jako v případě nemnoha zachycených nelesních druhů.

### Budoucnost pestrého bylinného patra

Provedený výzkum jednoznačně doložil, že vzdálenost od okraje ovlivňuje druhové složení podrostu i deště semen. V této souvislosti je důležité si uvědomit, že okrajový efekt zřejmě působí na velké části území lesních fragmentů. Pokud bychom uvažovali, že tento efekt, podstatně snižující pestrost druhů podrostu, má dosah 100 m do interiéru lesních fragmentů, znamenalo by to, že jen 38 % plochy fragmentů v modelovém území se nachází mimo vliv lesního okraje. Při výzkumu území jsme zjistili, že průměrná roční teplota vzduchu na okraji lesních fragmentů je o 0,3 °C vyšší než v interiéru lesa ve vzdálenosti 100 m od okraje (Hofmeister a kol. 2019). Kdybychom přijali myšlenku, že reálný dosah vlivu matrice na mikroklima porostu je 100 m, pak by tímto způsobem, vzhledem k aktuální fragmentaci lesa ve sledované



oblasti, bylo ovlivněno 40 % celkové rozlohy lesních porostů (Estreguil a kol. 2013). Z toho lze odvodit významnou limitaci pro vytvoření a udržení optimálních podmínek lesních stanovišť, již jen z důvodu rozdělení lesního prostředí. Pokud bychom uvažovali ještě větší dosah okrajového efektu (např. 200 m), pak by se plocha lesních fragmentů v našem modelovém území ležící mimo dosah vlivu lesního okraje snížila na 17 %, přičemž skutečný, neovlivněný, rozlohou nezanedbatelný lesní interiéru by zůstal pouze v největším fragmentu. Navzdory vysoké druhové bohatosti cévnatých rostlin můžeme v lesní vegetaci modelového území zaznamenat náznaky, že pro některé lesní speciality je stávající stupeň fragmentace překážkou pro vytvoření početných a plošně rozšířených populací. Jen zcela ojediněle lze v jednotlivých částech lesa najít druhy jako např. medovník meduňkolistý (*Melittis melisso-phyllum*, obr. 2) a ostřice prstnatou (*Carex digitata*), které jsou běžnou součástí podrostu v největších lesních celcích Českého krasu (NPR Karlštejn a NPR Koda).

Kromě dlouhodobého vlivu fragmentace lesa bývá za největší hrozbu pro mnohé druhy bylinného patra pokládán nárůst korunného zápoje v důsledku spontánního, hospodařením nedostatečně usměrňovaného vývoje dřívějších pařezin a středních lesů. Způsobuje kvantitativní (množství světla) i kvalitativní změny (poměr fotosynteticky významných vlnových délek procházejících korunami stromů) ve světelných poměrech v podkorunném prostoru, na což – jak doložil i náš výzkum – citlivě reaguje diverzita podrostu. S pokračujícím

nárůstem biomasy a především nekromasy dřevin dochází také k akumulaci živin. Vyšší dostupnost dusíku může v půdách Českého krasu, většinou bohatých na bazické živiny (vápník, hořčík a draslík) i fosfor, vyvolat razantní změnu úživnosti lesního stanoviště vedoucí k rozšíření nízkého počtu druhů náročných na živiny na úkor početných, na živiny nenáročných druhů bylin. Vzhledem k tomu, že náročné druhy většinou vyžadují i více světla, může jeho klesající množství v důsledku vytváření korunného zápoje současně bránit jejich okamžitému prosazení v bylinném patře lesa (Verheyen a kol. 2012). Prosvětlení provedené v rámci standardních hospodářských aktivit či jako aktivní managementový zásah na podporu druhové bohatosti bylin pak v těchto podmínkách paradoxně může vést k (přechodnému?) rozšíření druhů náročných na živiny a ochuzení vegetace (blíže str. 62–66 této Živy). A to tím spíše, kdyby byl zásah proveden s nedostatečným odstraněním biomasy dřevin, zejména drobných větví. Další pokles druhové bohatosti podrostu se za těchto podmínek zdá nevyhnutelný: dojde k němu buď kvůli pokračujícímu poklesu dostupnosti světla zvyšováním korunného zápoje, nebo prosazením na živiny náročných druhů cévnatých rostlin po prosvětlení. Naštěstí nám průběh některých z uvažovaných procesů v nedávné minulosti dává naději, že vývoj může být i jiný. Již na přelomu tisíciletí bylo v lesích Českého krasu popsáno šíření určitých bylin i dřevin náročných na živiny, např. svízele přituly, kakostu smrdutého (*Geranium robertianum*), krablice mámivé (*Chaerophyllum*

*temulum*), kopřivy dvoudomé a jasanu ztepilého (Hofmeister a kol. 2002, 2004). V té době byly dávány do souvislosti se zvyšujícími se emisemi sloučenin dusíku (hlavně z automobilové dopravy) s předpokladem proměny – a ochuzení – druhového složení lesní vegetace. Rychlost nástupu těchto procesů navíc budila dojem, že půjde o změnu velmi rychlou. Aniž bychom dnes mohli potvrdit, že tyto procesy již v lesích Českého krasu neprobíhají, přece jen je zřejmé, že přinejmenším jejich rychlost i průběh doznaly během času mnoha z pohledu druhové bohatosti vegetace pozitivních změn (Hofmeister a kol. 2013, 2022).

V tomto příspěvku jsme se pokusili představit modelové území s pestrou a cennou lesní vegetací v jihozápadní části Českého krasu mimo maloplošná chráněná území, dokumentovat vliv krajinné matrice na tato lesní společenstva a vyzdvihnout jeho potenciální význam v měřítku střední Evropy. Současně jsme nastíhali nepříznivé důsledky fragmentace lesa a akumulace živin na změny vegetace těchto stanovišť. Přesto věříme, že se i v čase klimatické změny podaří udržet dosud zachovalou mimořádnou biologickou rozmanitost těchto lesních stanovišť.

**Kolektiv spoluautorů: Kateryna Baltaziuk, Aleš Tenčík a Viktor Iarema**

*Výzkum proběhl především s finanční podporou projektů Technologické agentury ČR v letech 2005–07 (SM/6/69/05) a 2007–11 (SP/2D3/139/07).*

Použitá literatura uvedena na webu Živy.