

Biogeografie druhové diverzity rostlinných společenstev

Každý terénní botanik ví, že různé biotopy se výrazně liší počtem rostlinných druhů, které v nich rostou. Mokřady jsou zpravidla druhově chudé, travinná vegetace bývá často druhově bohatá a lesy jsou z hlediska počtu druhů většinou někde uprostřed. Nápadné rozdíly ale existují i v rámci stejných biotopů mezi různými územími. V lesích vápencových oblastí, jako je Český nebo Moravský kras, se najde v průměru mnohem víc druhů než na stejně velkých plochách na horninách chudých na báze. V mírně suchých trávnících nižších poloh moravských Karpat se zase vyskytuje zpravidla mnohem víc druhů než kdekoli jinde v Evropě. Lze ale tato empirická pozorování zobecnit? Má rozložení druhového bohatství v krajině nějaké zákonitosti, nebo je zcela nahodilé?

Na úvod jedna stoletá teorie

Brzy uplyne 100 let od doby, kdy švédský ekolog Olof Arrhenius formuloval první obecnou zákonitost vysvětlující rozdíly v počtech druhů. V r. 1921 uveřejnil v časopise *Journal of Ecology* krátký článek s jednoduchým názvem *Species and Area* (Druhy a plocha). Je samozřejmé, že na větším území najdeme zpravidla víc druhů než na menším území. Arrhenius však upozornil, že tato závislost není lineární, tedy když se zvětší plocha třeba 10×, počet druhů se 10× nezvýší. Kdyby tomu tak bylo, znamenalo by to, že když zaznamenáme na ploše o velikosti 10 m² třeba 10 druhů cévnatých rostlin, což je realistická hodnota, na ploše 100 m² by jich bylo 100, což by odpovídalo extrémně druhově bohatým společenstvům, ale na 1 ha už by jich muselo být 10 tisíc, tedy víc než celá česká flóra, a na ploše 1 km² jeden milion, tedy víc než celosvětová flóra.

Arrhenius objevil, že vztah mezi počtem druhů a velikostí plochy velmi přesně vyjadřuje mocninná funkce. To znamená, že při zvětšování plochy o konstantní násobek původní velikosti se počet druhů zvyšuje o menší, ale konstantní násobek, přičemž nezávisí na absolutní hodnotě ani velikosti plochy, ani počtu druhů. Např. při jakémkoli desetinásobném zvětšení plochy se zvýší počet druhů dvojnásobně. Kdybychom začali s 10 druhy na 10 m², tak by na 100 m² bylo 20 druhů, na 1 000 m² 40 druhů a na 1 ha by připadlo 80 druhů, tedy hodnoty, které v přírodě běžně zaznamenáváme. Jsme-li vyzbrojeni touto teoretickou znalostí, nijak nás nepřekvapí hrdé sdělení na tabuli u chráněného území, že se zde na ploše pouhého 1 km² (0,0013 % rozlohy České republiky) nachází 10 % druhů naší flóry. Ano, to je zhruba to procento, které bychom měli očekávat, a bylo by divné, kdyby bylo výrazně menší. Arrhenius nám dal důležité poučení pro další úvahy: při zkoumání rozdílů druhového bohatství bychom měli vždy

srovnávat počty druhů na stejně velkých plochách, nebo údaje z různých ploch pečlivě přepočítat na zvolenou jednotnou velikost s využitím mocninné funkce (viz také článek na str. 194–197 této Živy).

Od velkých území k malým plochám

Už v 19. století biogeografové věděli, že největší druhová diverzita rostlin a živočichů se nalézá v tropech a postupně ubývá směrem k pólům. V souladu s tímto trendem můžeme v Evropě pozorovat pokles počtu druhů od jihu k severu. Národní flóry jihoevropských zemí, jako je Španělsko, Itálie nebo Řecko, obsahují 5–7 tisíc původních druhů cévnatých rostlin. Ve flórách středoevropských zemí nacházíme jen 2–3 tisíce původních druhů (Živa 2013, 2: 69–72) a v případě severoevropských zemí méně než 2 tisíce druhů. Tento trend je velmi robustní – projevuje se nejen při srovnání zemí o podobné velikosti, ale i při srovnání Řecka s mnohem větším Německem a ještě větším Švédskem.

Když byla před několika lety vytvořena evropská mapa počtu rostlinných druhů v síti 50 × 50 km podle dat z Atlasu evropské flóry (Atlas Florae Europaeae), s překvapením se zjistilo, že největší rostlinná diverzita se nenachází ve Středozemí. Jako nejbohatší se ukázala flóra hornatých území na přechodu mezi Středozemím a zónou opadavých listnatých lesů, tedy podhůří Pyrenejí, Alp, severních Apenin, Dinárských hor a v menší míře i Karpat. Jednak v těchto oblastech dochází k prolínání jihoevropské a středoevropské flóry, jednak členitý reliéf zvyšuje počet různých biotopů v krajině, a tedy i možnost existence druhů s různými ekologickými nároky. Navíc zde v době ledové byla refugia mnoha druhů. Naproti tomu ve Středozemí, např. v jižní části Pyrenejského, Apeninského a Balkánského poloostrova, převládá flóra středozemní a k tak výraznému prolínání s flórou jiného biomu tu nedochází. Existuje zde však velké množství druhů

endemických, často reliktních, které v těchto oblastech přežily dobu ledovou. Ty výrazně zvyšují počty druhů v národních flórách, zpravidla mají ale jen malý areál. Proto nejsou flóry menších území ve Středozemí v průměru bohatší než flóry stejně velkých území ve střední Evropě.

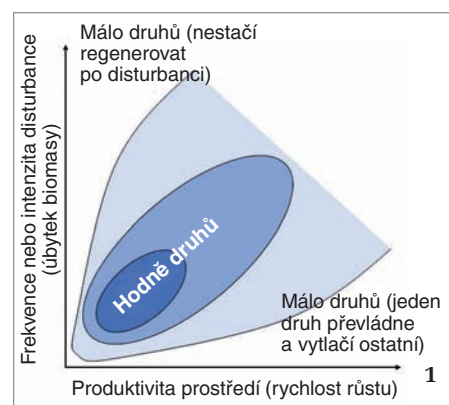
Srovnání flór velkých území, jako jsou celé státy, a menších území, třeba čtverců síťového mapování, tedy vede k odlišným závěrům. Jako u řady dalších zákonitostí v ekologii a biogeografii výsledek závisí na měřítku studia. Chceme-li vědět, jak a proč se mění druhové bohatství na malých plochách, které přímo pozorujeme při procházce po louce nebo v lese, nemůžeme předpokládat, že změny jejich diverzity budou kopírovat rozložení diverzity velkých oblastí (blíže v již zmiňovaném článku na str. 194–197). Potřebujeme provést samostatné studie založené na datech z malých ploch.

Na čem závisí druhové bohatství malých ploch?

Britský ekolog Philip Grime a Američané Joseph Connell a Michael Huston formulovali v 70. letech 20. století teorii, jak produktivita stanoviště (dostatek zdrojů a vhodné podmínky pro jejich využívání organismy) a disturbance (narušování porostu a odstraňování části živé biomasy) ovlivňují počty druhů na malých plochách (obr. 1).

Je-li produktivita nulová, počet druhů musí být nutně nulový. S rostoucí produktivitou počet druhů roste, protože je k dispozici víc zdrojů, jež využívá víc druhů. Poněkud paradoxní ale je, že když produktivita přeroste určitou mez, začne druhů

1 Závislost počtu druhů na produktivitě prostředí a frekvenci nebo intenzitě disturbance. Větší počty druhů znázorňuje tmavší odstín modré barvy. Pokud je produktivita prostředí malá a frekvence nebo intenzita disturbance velká (vlevo nahoře), většina druhů nestačí obnovovat biomasu odstraněnou disturbance a z porostu mizí – taková společenstva jsou druhově chudá. V případě velké produktivity a málo časté nebo jen mírné disturbance (vpravo dole) v porostu převládne jeden konkurenčně silný druh, který vytlačí druhy ostatní. Nejvíce druhů se vyskytuje v místech se střední produktivitou a střední mírou disturbance. Jsou-li tyto dva faktory v rovnováze, biomasa odstraněná disturbance stačí dorůst, ale současně je znemožněn rozvoj silných dominant. Upraveno podle: M. Huston (1979)



ubývat. Na hodně produktivních stanovištích se totiž zpravidla rozšíří jeden konkurenčně silný druh, který pro sebe využije velkou část zdrojů a ostatní druhy přeroste, zastíní nebo překryje vrstvou vlastní stařiny. V extrémním případě na velmi produktivním stanovišti může trvale růst jen jeden rostlinný druh. Říkáme, že vztah počtu druhů k produktivitě je unimodální, tedy má tvar jednovrcholové křivky – se zvyšováním produktivity počet druhů roste, dosáhne vrcholu a pak klesá.

Podobně i vztah počtu druhů k disturbance je unimodální – při zvětšování intenzity nebo frekvence disturbance počet druhů nejprve narůstá a po dosažení vrcholu se zase snižuje. Na málo narušovaných místech mají silné dominanty dost času, aby konkurenci vytlačily jiné druhy (např. dlouhodobým zastíněním vzrůstově nižších rostlin; obr. 2). Je-li porost narušován, třeba když se trávník občas poseče nebo přepase, biomasa dominantních druhů se omezí a vzniká prostor pro uplatnění konkurenčně slabších druhů. Počet druhů díky tomu roste. Když je ale disturbance ještě silnější nebo častější, stále méně druhů dokáže ztracenou biomasu obnovovat a citlivější druhy z porostu mizí. Počet druhů klesá a po velmi silné nebo velmi časté disturbance může klesnout až na nulu.

Kromě produktivity a disturbance, tedy vlastností konkrétního místa, jsou však počty druhů na malých plochách ovlivněny evoluční a biogeografickou historií flóry širšího území a procesy šíření druhů v krajině. Uvažujme dvě území, v nichž se vyskytuje stejný typ stanoviště se stejnou produktivitou a stejným režimem disturbance. V celkové flóře jednoho z těchto území však může být víc druhů schopných růst na daném stanovišti než ve flóře druhého území. Potom i na každé malé ploše na tomto stanovišti bude v prvním území zpravidla víc druhů. Tento vliv na druhovou bohatství malých ploch popisuje teorie druhového zásobníku (species pool), který je definován jako soubor druhů regionální flóry schopných růst na daném stanovišti. Ve střední Evropě je třeba mnohem víc druhů bazifilních, vázaných na půdy s vyšším pH, než druhů acidofilních, rostoucích na půdách kyselých. Vysvětluje se to tím, že v pleistocénu (v období přibližně od 2,588 milionu do 11 700 let před současností) v krajině naprosto převažovaly bazické půdy, a proto mnoho acidofilních druhů vymřelo, zatímco velká většina nově vzniklých druhů se vyvinula s adaptací na vyšší půdní pH. V posledních několika tisících let převažují půdy kyselé, toto období je však příliš krátké na to, aby se skladba flóry podstatně změnila. Proto na půdách vyvinutých na vápenci a dalších horninách s vyšším obsahem vápníku roste zpravidla víc druhů než na kyselých horninách, jako jsou žuly, ruly, žnělce nebo prvohorní břidlice.

Mapování maloplošné diversity vegetace České republiky

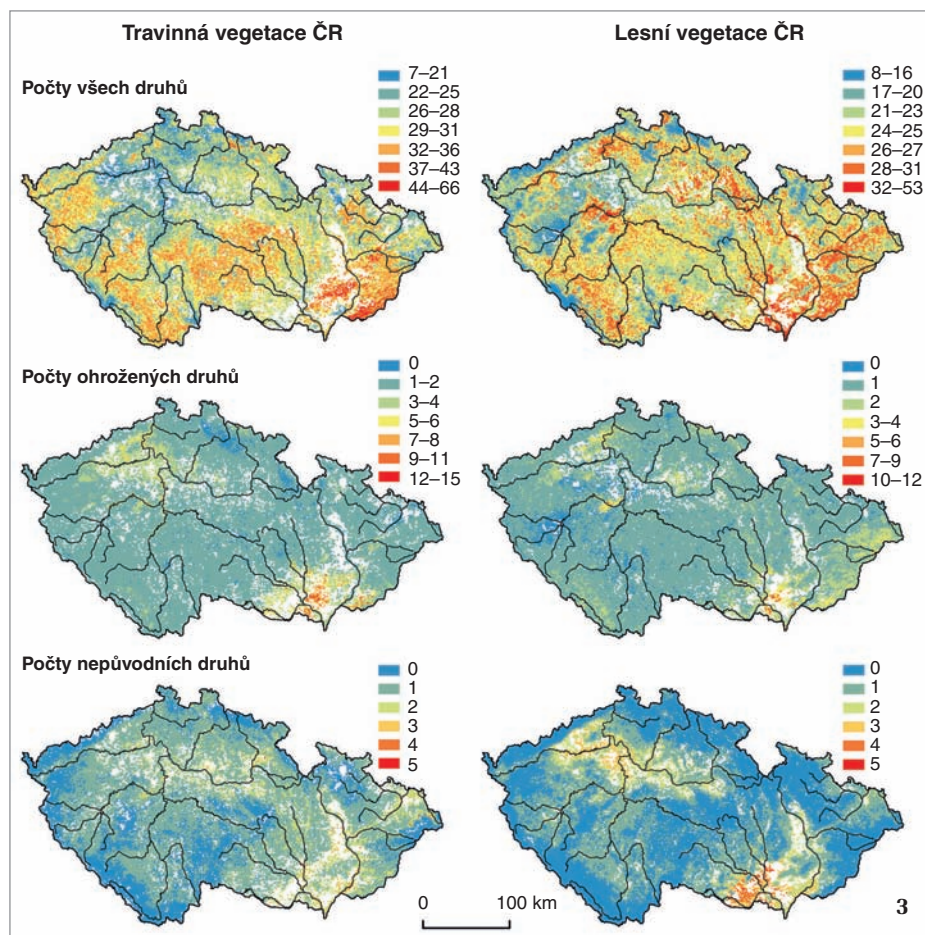
Před několika lety vzbudilo velkou pozornost zjištění mezinárodního týmu botaniků, že z pohledu počtu druhů na malých plochách patří louky Bílých Karpat k nejbohatším rostlinným společenstvům na světě (Živa 2012, 4: 175–180). Jak to ale



vypadá se zbytkem České republiky? Jaká jsou další území s druhově bohatými loukami a pastvinami? Jak je rozložena maloplošná druhová diverzita v lesích? A jsou druhově bohatá společenstva vždy ochrannásky cenná, mimo jiné tím, že obsahují větší počet ohrožených druhů?

Na tyto otázky jsme se rozhodli odpovědět analýzou velkého souboru fytoecologických snímků (záznamů rostlinných druhů z malých ploch v konkrétních biotopech; viz Živa 2010, 6: 265–266) z České národní fytoecologické databáze. Tato databáze obsahuje přes 110 tisíc snímků ze všech typů biotopů z celého našeho území. Snímky pro analýzu jsme pečlivě vybrali tak, abychom co nejvíc omezili vliv rozdílů ve způsobu a intenzitě sběru dat různými autory. Do mapy jsme vynesli

lokality snímků s počty všech zaznamenaných druhů, počty druhů z červeného seznamu a počty nepůvodních druhů české flóry. Současně jsme ke každé lokalitě získali údaje o nadmořské výšce, reliéfu, klimatických charakteristikách, geologickým podloží a o biotopech okolní krajiny. Poté jsme počty druhů modelovali pro celé území ČR (včetně území s chybějícími snímky) pomocí metody tzv. náhodných lesů, což je jeden z algoritmů umělé inteligence. Tato metoda umožnila jednak realisticky předpovědět očekávané počty druhů pro oblasti, z nichž chyběla data, jednak určit, které faktory jsou nejtěsněji spjaté s počty druhů, a tedy mohou počet druhů přímo ovlivňovat. V modelech jsme jako jednu z proměnných použili i velikost plochy snímků, díky čemuž jsme mohli





údaje z různě velkých snímků přímo srovnávat a následně předpovídat počet druhů pro takovou velikost plochy, která se v uvedené databázi vyskytovala nejčastěji, tedy 16 m² u travinné vegetace a 400 m² u lesní vegetace.

Travinná vegetace České republiky

Mapa počtu druhů v travinné vegetaci ukázala to, co se dalo očekávat: největší počty druhů v Bílých Karpatech (obr. 3). Nápadné druhové bohatství je ale charakteristické i pro jiné oblasti v nižších polohách flyšových Karpat, zejména v okolí Ždánického lesa, Chřibů a Hostýnských vrchů (obr. 4). Stejně jako v Bílých Karpatech i v těchto oblastech se dlouho zachovalo tradiční hospodaření a velké plochy luk a pastvin v krajině. Modely ukázaly, že podíl polopřirozené travinné vegetace v krajině v okolí dané plochy a propojenost různých travnatých pozemků je jedním z nejvýznamnějších faktorů, které podmiňují druhové bohatství. Poměrně jednotvárné půdní prostředí na flyšových sedimentech umožňuje existenci velké části druhů regionální flóry na většině míst v krajině. Některé z těchto trávníků mohou navíc na daném místě existovat po několik tisíciletí, což umožnilo postupně nahromadění množství lučních druhů.

Střední druhové bohatství model předpověděl ve středních nadmořských výškách Karpat i Českého masivu, např. na Českomoravské vrchovině, v podhůří Šumavy nebo Českého a Slavkovského lesa. V těchto oblastech byly dříve hojně ovsíkové a pcháčové louky i poháňkové nebo smilkové pastviny. Ty se sice skládají převážně z běžných mezofilních druhů, těch je ale při pravidelné seči nebo pastvě na malých plochách poměrně velké množství. Bohužel jejich diverzita dnes po opuštění mnoha pozemků rychle zaniká. Do modelování jsme zahrnuli i starší fytoocenologické snímky z druhé poloviny 20. století, které často byly druhově bohatší než dnešní porosty. Kdybychom měli pro modelování k dispozici dost snímků z několika málo nedávných let, pravděpodobně by model ukázal výrazně nižší druhové bohatství uvedených oblastí v důsledku změn hospodaření v krajině (intenzifikace hospodaření na některých pozemcích a současné opuštění pozemků v méně produktivních nebo hůře dostupných lokalitách).

Modely ukazují i další zajímavou věc: počty druhů v travinné vegetaci jsou vždy malé jak v nejsušších nížinách a pahorkatinách, např. severně od Prahy nebo jižně od Brna, tak v horských oblastech, jako jsou vysoká sudetská pohoří, Šumava nebo

2 Třtina křovištní (*Calamagrostis epigios*) je příkladem konkurenčně silného druhu, který se šíří na opuštěných loukách nebo pastvinách. Vytváří hustý vysoký porost a množství stařiny.

V takových porostech je schopno přežít jen několik málo druhů rostlin. Druhové bohatství původně obhospodařované louky se tak snižuje.

3 Geografické rozložení druhového bohatství travinné a lesní vegetace České republiky. Počty druhů jsou vztaženy k plochám 16 m² pro travinnou a 400 m² pro lesní vegetaci. Bílá místa v mapách označují území, kde se podle satelitních snímků nenachází daný typ vegetace nebo kde zaujímá jen nepatrnou plochu. Podle: J. Divíšek a M. Chytrý (2018)

4 Druhově bohatá travinná vegetace se u nás vyskytuje nejen v Bílých Karpatech, ale i v pahorkatinách jižní Moravy, především na jižních okrajích Ždánického lesa, např. na Špidlácích u Čejkovic.

5 Bylinné patro lesů na vápencích je obvykle druhově velmi bohaté. V podrostu teplomilné doubravy v Českém krasu vidíme na malé ploše kokořík vonný (*Polygonatum odoratum*), řimbabu chocholičnatou (*Tanacetum corymbosum*), jahodník obecný (*Fragaria vesca*), vikev plotní (*Vicia sepium*) a řadu dalších druhů. Snímky M. Chytrého

Moravskoslezské Beskydy. Pravděpodobně za to může menší produktivita těchto území, která je v nížinách omezena suchem, v horách nižšími teplotami a kratším vegetačním obdobím.

Největší počty ohrožených druhů se nacházejí v travinné vegetaci nižších poloh, zejména v oblasti jihomoravských pahorkatin včetně Pavlovských vrchů, méně v Bílých Karpatech a v Českém středohoří a navazující oblasti směrem k Praze. Nepůvodní druhy se výrazně soustřeďují na loukách kolem velkých nížinných řek a hojně se vyskytují i v nížinných travinných společenstvech mimo říční nivy.

České lesy

Floristickou diverzitu lesů u nás tvoří hlavně druhy bylinného patra, kterých je většinou o řád víc než druhů stromového a keřového patra. Mapa druhového bohatství lesů je tedy v podstatě mapou bohatství jejich bylinného patra. Bylinné patro lesů ale v průměru obsahuje mnohem méně druhů než travinná vegetace: ačkoli jsme přepočítali počty druhů v lesích na plochu 400 m² a v travinné vegetaci jen na 16 m², bylo na malých plochách travinné vegetace v průměru víc druhů než na velkých plochách v lesích.

Rozložení druhového bohatství lesů dává na mapách úplně jiný obrázek než rozložení diverzity travinné vegetace (obr. 3). Nižší polohy flyšových Karpat vynikají i zde jako jedny z nejbohatších oblastí, ale objevují se další ostrůvky výrazné druhové diverzity, především vápencové oblasti Českého a Moravského krasu, pošumavských vápenců a Pavlovských vrchů. Také na vápnitých sedimentech v České tabuli, zejména ve východních Čechách, se vyvíjejí druhově bohaté lesy. Zdá se tedy, že pro druhové bohatství lesů je rozhodující vliv velkého druhového zásobníku bazofilních druhů –



kdekoli se vyskytují bazické půdy, tam je potenciál ke vzniku lesů s druhově bohatým bylinným i keřovým patrem (obr. 5).

Modely také ukázaly, že podobně jako u travníků je pro druhové bohatství malých ploch důležitá rozloha polopřirozených travníků v okolní krajině, pro lesy je důležitá rozloha polopřirozených lesů v okolí. To jen zdůrazňuje význam druhového zásobníku, protože aby se mohl realizovat, musejí být druhy potenciálně schopné růst na dané lokalitě přítomné někde v okolní krajině, odkud se na lokalitu šíří. Ostrůvek přirozeného listnatého lesa uprostřed rozsáhlých smrkových monokultur je zpravidla druhově mnohem chudší než stejná velká plocha stejného typu listnatého lesa v krajině, v níž je takový les široce rozšířen.

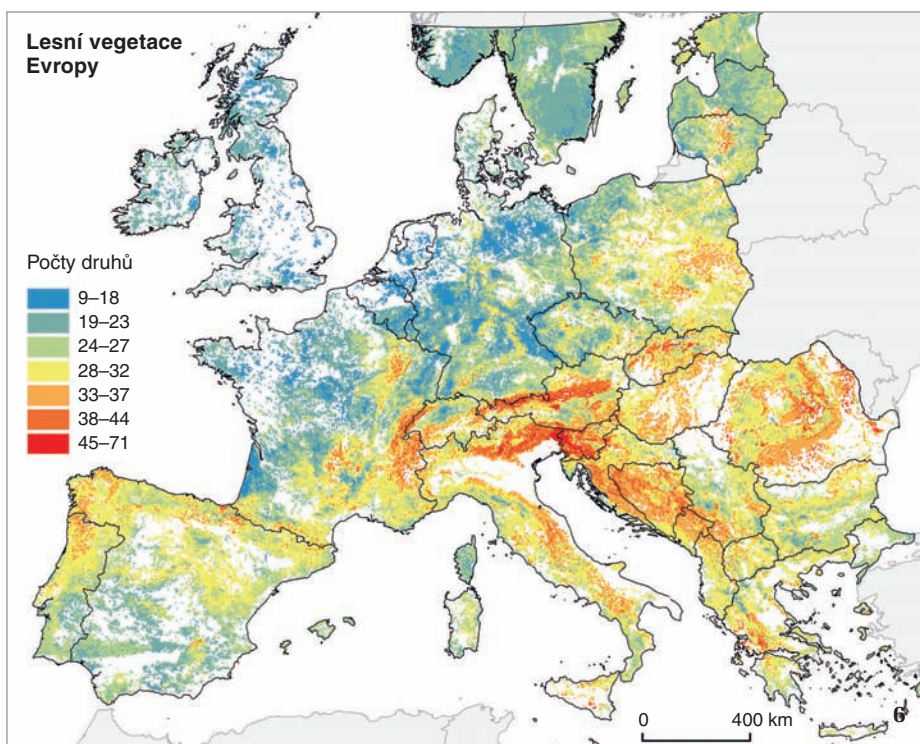
Z pozorování v přírodě víme, že druhové bohatství bylin a keřů v lesích závisí také na hustotě stromového patra. Když přejdeme na stejném podloží a půdě z rozvolněného lesa do stinného porostu s hustým stromovým patrem, druhů bylin v podrostu ubude kvůli nedostatku světla. To ale mapy na úrovni celé ČR nezachycují, protože husté i rozvolněné porosty se vyskytují všude a vliv různé hustoty stromového patra se tak zprůměruje. Mapy tedy zachycují spíše potenciál, kde se díky velkému druhovému zásobníku mohou vyvinout (a často vyvíjejí) druhově bohaté porosty.

Oblasti s větším počtem druhů z červeného seznamu v lesích se do značné míry kryjí s oblastmi s větším celkovým počtem druhů. Lze tedy s jistotou říci, že druhově bohaté lesy jsou také obecně cenné pro ochranu přírody, protože představují biotop ohrožených rostlin.

Nepůvodní druhy jsou v lesích, podobně jako v travinné vegetaci, hojněji zastoupeny v nivách velkých nížinných řek. Je známo, že lužní lesy výrazně postihují invaze druhů, jako jsou netýkavka žláznatá (*Impatiens glandulifera*), astřičky (*Symphytotrichum* spp.), křídlatky (*Reynoutria* spp.) nebo americké celíky (c. kanadský – *Solidago canadensis* a c. obrovský – *S. gigantea*). Kromě nich jsou invazemi postiženy také lesy v Dyjsko-svrateckém úvalu i mimo říční nivy. Tamní krajina je převážně odlesněná a přeměněná na ornou půdu a mnohdy jediné stromové porosty zde tvoří výsadby akátů nebo uměle založené větrolamy, v jejichž podrostu nepůvodní druhy často převládají.

Evropské lesy

Protože modelování druhového bohatství metodou náhodných lesů s využitím fytoocenologických snímků dávalo pro Českou republiku dobré výsledky, uplatnili jsme stejný přístup i na lesní vegetaci Evropy. Použili jsme snímky z nové rozsáhlé databáze European Vegetation Archive, která obsahuje 1,6 milionu fytoocenologických snímků z celé Evropy a je koordinována Masarykovou univerzitou v Brně. Opět jsme snímky vybrali tak, aby byly reprezentativní z hlediska geografického rozmístění a zastoupení různých typů lesní vegetace. Vzhledem k relativně malé hustotě fytoocenologických snímků jsme museli vyloučit některé oblasti severní a východní Evropy a omezit modelování převážně na střední, západní a jižní Evropu.



Evropská mapa druhového bohatství lesů ukázala nápadný trend nárůstu počtu druhů od chudého severozápadu Evropy směrem k jihovýchodu (obr. 6). Nejchudší lesy se nacházejí na Britských ostrovech a v nížinách severní Francie, Beneluxu, severního Německa a jižní Skandinávie. Naopak nejbohatší lesy se vyskytují v Alpách na vápencovém podloží, které lemují tento horský systém na jeho severním a jižním okraji. Poměrně bohaté jsou i další horské oblasti temperátní zóny Evropy jako Karpaty, Dinárské hory nebo Pyreneje. Ostatně přítomnost vápenců a členitost terénu model identifikoval jako jedny z nejdůležitějších faktorů ovlivňujících počty druhů.

Jižní části jihoevropských poloostrovů, zejména Pyrenejského, se projeví jako chudší. Druhové bohatství lesů na malých plochách tak do jisté míry odpovídá již zmíněným mapám počtu druhů ve čtvercové síti z Atlasu evropské flóry. To může naznačovat vliv druhového zásobníku na lokální druhové bohatství lesů v evropském měřítku. Tento vliv se podobně jako u českých lesů projevil rovněž výrazným zvýšením počtu druhů ve vápencových oblastech. Některé z nich, jako třeba Slovinsko a okolí, byly už dříve rozeznány jako významná glaciální refugia opadavých listnatých lesů a lesní flóry.

Zajímavé je také relativně velké druhové bohatství lesů ve východní části střední Evropy, a to i v nížinných oblastech, jako je Litva, východní Polsko nebo východ Rumunska. Zde lze jako možnou příčinu uvažovat vliv kontinentálního klimatu a navažujícího biomu lesostepi – lesy mají často rozvolněné stromové patro a ve světlém bylinném patře se uplatňuje řada lučních a stepních druhů.

Porosty s dostatkem světla v podrostu mohou být také výsledkem tradičního lesního hospodaření, jako je pařezení, výběrová těžba nebo lesní pastva. Zejména ve východní a střední Evropě (např. východní Polsko, Slovinsko nebo rakouské Alpy)

6 Druhové bohatství lesní vegetace Evropy. Počty druhů jsou vztaženy k plochám 400 m². Bílá místa na pevnině označují území, kde se podle satelitních snímků lesy nevyskytují nebo zaujímají jen nepatrnou plochu. Podle: M. Večeřa a kol. (2019)

můžeme najít oblasti druhově bohatých lesů, kde se tyto formy hospodaření podporující biodiverzitu zachovaly déle než jinde a vzácně přetrvávají dodnes.

Závěrem

Mapování diverzity vegetačních typů, které bylo umožněno teprve nedávno díky dostupnosti rozsáhlých vegetačních databází a vhodných modelovacích technik, ukazuje několik zajímavých věcí. Za prvé, rozložení druhového bohatství malých ploch nemusí nutně odpovídat rozložení celkového bohatství flóry mapovanému ve větších územních jednotkách, i když evropská mapa ukazuje některé shodné trendy. Za druhé, v různých vegetačních typech může být druhové bohatství rozloženo velmi odlišně a ovlivněno jinými faktory, jak ukazuje srovnání map floristické diverzity travinné a lesní vegetace v ČR. Za třetí, pokud modely odstraní vliv rozdílné velikosti zkoumaných ploch, rozložení druhového bohatství odráží zčásti produktivitu různých území, zčásti vlivy druhového zásobníku. Ty se projevují větším množstvím druhů jednak v oblastech s vápnitými půdami, jednak v oblastech, kde se daný biotop vyskytuje na větší rozloze, a umožňuje tak uchování velké části druhů, které se mohou v konkrétním rostlinném společenstvu na určité lokalitě vyskytovat. Významná je nepochybně i historická kontinuita porostů na jednotlivých lokalitách a blízkost glaciálních refugií. O vlivu těchto faktorů na současné druhové bohatství se však zatím ví poměrně málo.

Použitá literatura je uvedena na webové stránce Živý.