

Organismální, individualistické a integrované pojetí vegetace

Organismal, individualistic and integrated concepts of vegetation

Jaroslav Moravec

MORAVEC J. (1989): Organismální, individualistické a integrované pojetí vegetace. [Organismal, individualistic and integrated concepts of vegetation.] — *Preslia, Praha*, 61 : 21–41.

Keywords: Classification of vegetation, individualistic and integrated approaches

The organismal, individualistic and integrated concepts of vegetation (or plant communities) reflecting different ideas on the nature of these natural objects are outlined. According to the organismal concept, climax formations represent adult complex organisms and succession their ontogeny. The individualistic concept is based on three principles: (1) existence of vegetation continuum, (2) individualistic behaviour of species, and (3) multidimensional variability of vegetation. The following conclusions arise from them: (1) plant communities (phytocoenoses) are not natural objects (wholes) as such but merely mixtures of plants coexisting on the same site, (2) the classification of vegetation is arbitrary, and (3) the vegetation phenomena can be reduced to phenomena of plant individuals. The integrated concept considers the phytocoenoses (plant communities in the strict sense) as real functional wholes (systems) where plant individuals are integrated both by the environment and by interactions between individuals of the same and of different species. The principles of the individualistic concept, but not the above conclusions arising from them, are compatible with the integrated concept. The conclusions of the individualistic concept are discussed and shown as not fully justified despite the validity of the basic principles of this concept.

Botanický ústav ČSAV, 252 43 Průhonice

ÚVOD

Názory na povahu vegetace či rostlinných společenstev se začaly polarizovat v prvních desetiletích našeho století do dvou antagonistických přístupů — organismálního a individualistického. Tento rozpor však byl přehlášen konfliktem mezi curyšsko-montpelliérskou a upsalskou fytocenologickou školou a ve třicátých a čtyřicátých letech se na něj prakticky zapomnělo. Opět ožil až v padesátých letech ve Spojených státech amerických znovobjevením Gleasonových prací o individualistickém pojetí rostlinného společenstva. Na jejich základě CURTIS a jeho spolupracovníci (např. CURTIS et McINTOSH 1951, CURTIS 1955) a WHITTAKER (např. 1951, 1956) formulovali teorii vegetačního kontinua, odmítali klasifikaci vegetace a prosazovali metody ordinace jako jediné vhodné a objektivní pro studium vegetace. Během dalších dvaceti let se ukázalo, že ordinace nemůže klasifikaci nahradit a že se oba postupy mohou navzájem doplňovat. Nicméně se zdá, že argumenty vznesené proti tradiční (tj. nenumerné) klasifikaci z pozice individualistického pojetí vegetace stále platí a že tudíž s klasifikací vegetace, zejména podle curyšsko-montpelliérské školy, není něco v pořádku. Toto stanovisko podpořilo i proniknutí individualistického pojetí do oblasti vegetační dynamiky v minulém desetiletí, kde vyhrloilo dva antagonistické tábory (viz McINTOSH 1981: 18, SCHOENER 1986), které lze v češtině označit

jako redukcionistický a ekosystémový. Na rozdíl od ekosystémového pojetí sukcese navazujícího na Clementsovu teorii prohlašují redukcionisté, že sukcesí lze odvodit z životních vlastností a chování zúčastněných druhů a nepovažují sukcesí za ekosystémový proces.

V české odborné literatuře dosud chybí soubornější informace o této problematice. Předložený článek se snaží tuto mezeru vyplnit a pomoci našim čtenářům překlenout jak jazykové bariéry cizojazyčných článků, tak nedostupnost některých z nich.

JEDNOTLIVÁ POJETÍ VEGETACE

Organismální a individualistické pojetí vegetace, resp. rostlinných společenstev bývají stavěna proti sobě jako neslučitelné a nesmiřitelné přístupy, z nichž platit může jen jeden, a tudíž druhý musí být nutně chybný. Oba tyto přístupy však představují spíše póly gradientu názorů, mezi nimiž leží další názory na vegetaci.

Organismální pojetí

Autorem tohoto pojetí je CLEMENTS (i když sám toto označení nepoužil). CLEMENTS (1907: 219 a možná že již 1905) považoval formaci, jakožto základní prvek („jednotku“) vegetace, za komplexní organismus jevící jak vývoj, tak strukturu. Autor tehdy považoval jednotlivá fyziognomicky odlišná stádia sukcese za odlišné formace. V obsáhlé monografii o sukcesí však CLEMENTS (1916) zúžil pojetí formace pouze na klimaxovou formaci, kterou považoval za dospělý komplexní organismus a sukcesí za jeho ontogenezi (viz např. l.c.: 3: „Succession is the universal process of formation development...“; l.c.: 125: „The climax formation is the adult organism, the fully developed community...“).

Zdá se, že Clementsovy názory nenalezly mnoho následovníků. V Evropě narazily na ostrou kritiku (viz např. GAMS 1918), a ani TANSLEY (1920), největší obdivovatel Clementsův, jeho pojetí v původní verzi nepřijal. Rovněž autoři curyšsko-monpelliérského směru Clementsovo pojetí sukcese nepřijali a interpretovali sukcesní série jako směnu syntaxonomicky rozdílných stádií a nepovažovali je za vývoj klimaxů.

Označení „organismální pojetí“ bylo však později použito i v širším nebo dokonce odlišném smyslu. WESTHOFF (1970: 14) považuje za zastánce tohoto pojetí všechny autory, pro něž rostlinné společenstvo představuje organizovaný systém. Další použití označení „organismální pojetí“ vyplývá z klasifikační paralely mezi jednotlivým porostem (Einzelbestand, Assoziationsindividuum — BRAUN-BLANQUET 1928: 20) a rostlinným jedincem a mezi asociací a druhem jakožto základními jednotkami klasifikačních systémů (viz MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG 1974: 23—24). MIRKIN (1986: 8) odvozuje organismální pojetí z definice asociace předložené na mezinárodním botanickém kongresu v Bruselu v r. 1910 jako základní jednotky klasifikačního systému analogické Linnéovu druhu.

Individualistické pojetí

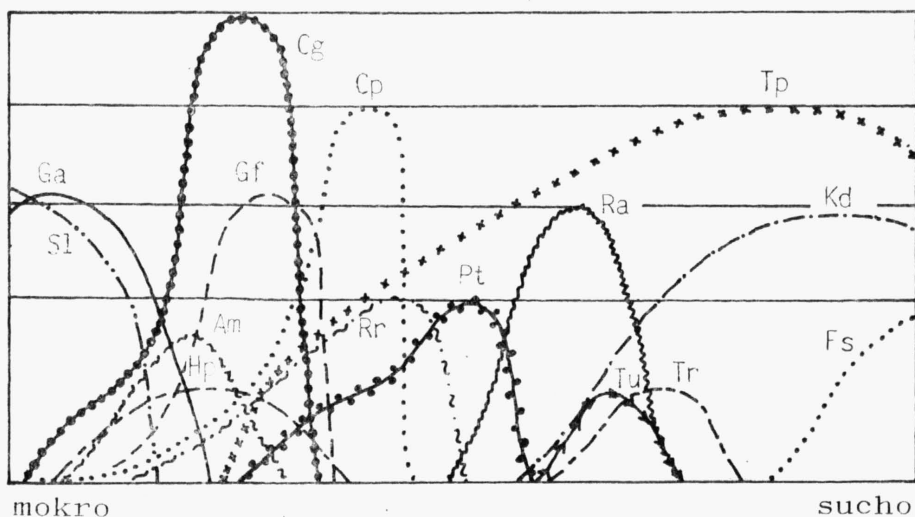
Tento výraz zavedl GLEASON (1917: 464) v kritice Clementsovy knihy o sukcesí (CLEMENTS 1916). První kroky k tomuto pojetí učinil pravděpodobně již RAMENSKIJ v r. 1910 nezávisle na Clementsových názorech. Jako

další z iniciátorů tohoto pojetí bývá uváděn NEGRI (1914). Gleason (l.c.) považuje rostlinné společenstvo (autor na tomto místě používá výraz „rostlinná asociace“, avšak nikoliv ve smyslu klasifikační jednotky) za pouhou směs nezávislých rostlinných jedinců a předpokládá, že vegetační jevy lze redukovat na jevy pozorovatelné u rostlinných individuí („The development and maintenance of vegetation is... merely the resultant of the development and maintenance of the component individuals... the phenomena of vegetation depend completely upon the phenomena of the individual“). Proto lze Gleasonovo pojetí označit jako individualisticko-redukcionistické (viz též McINTOSH 1981: 18).

Mnohem úplnější verzi individualistického pojetí (bez použití tohoto označení) zveřejnil nezávisle na Gleasonovi RAMENSKIJ (1924) na základě mnoha tisíc kvantitativních analýz vegetace (hlavně luční). Autor shrnul své názory do těchto pravidel:

„Pravidlo kontinua vegetačního krytu“ (Pravilo nepreryvnosti rastitel'nogo pokrova) se opírá o překrývající se křivky kvantitativního zastoupení populací hojnějších druhů podél ekologického transektu v terénu (viz obr. 1). Podobné grafy, avšak pro generalizované ekologické gradienty, zveřejnil o 30 let později WHITTAKER (1956, 1967) rovněž jako oporu teorie vegetačního kontinua (a přímé gradientové analýzy vegetace).

„Pravidlo ekologické individuality rostlinných druhů“ (Pravilo ekologičeskoj individualnosti rastitel'nyh vidov) praví, že každý druh je rozložen svým vlastním způsobem podél měnících se podmínek prostředí..., že neexistují dvě shodné křivky kvantitativního rozložení různých druhů... a že



Obr. 1. Křivky kvantitativního zastoupení populací hojnějších druhů podél vlhkostního gradientu sledujícího transekt luční vegetací (dle Ramenského [RAMENSKIJ 1924]): Am — *Alisma michaletii*, Cg — *Carex gracilis*, Cp — *Caltha palustris*, Fs — *Festuca sulcata*, Ga — *Glyceria aquatica*, Gf — *G. fluitans*, Hp — *Heleocharis palustris*, Kd — *Koeleria delavignei*, Pt — *Poa trivialis*, Ra — *Ranunculus acer*, Rr — *R. repens*, Sl — *Scirpus lacustris*, Tp — *Trifolium pratense*, Tr — *T. repens*, Tv — *Taraxacum vulgare*.

druhová specifičnost rozložení je výrazem fyziologické konstituce každého druhu.

„Pravidlo mnohorozměrnosti vegetačního krytu“ (Pravilo mnogomernosti rastitelnogo pokrova) vyjadřuje skutečnost, že proměnlivost vegetace nesleduje pouze jeden ekologický gradient nýbrž „mnohorozměrný prostor“ gradientů ekologických faktorů, které svými rozmanitými kombinacemi vytvářejí proměnlivost ekotopů.

Těmito třemi pravidly vymezil RAMENSKIJ pojem reálného vegetačního kontinua, tj. skutečného komplexu rostlinných společenstev v přírodě, spojených navzájem přechody v souladu s plynulou změnou ekologických faktorů. Autor však uvádí dále, že tato pravidla se uplatňují i při popisu rozmanitých cenóz rozsáhlých oblastí. Je-li fytoocenologický materiál dostatečně obsáhlý a úplný, pak zřetelně vychází najevo nekonečná rozmanitost více či méně zřetelně odlišných rostlinných „grupirovek“ a též okolnost, že každý podrobně a kvantitativně zapsaný vegetační snímek jeví neopakující se individualitu. Autor píše dále, že snímky mohou být sestaveny v plynulé ekologické řady, které je spojují v jediný složitý systém.

Těmito výroky formuloval RAMENSKIJ (1924) pojem „syntaxonomického vegetačního kontinua“ (tento termín však nepoužil — VASILEVIČ 1969 mluví v tomto smyslu o taxonomickém kontinuu). Toto kontinuum je generalizované, vyplývá ze srovnávacího zpracování vegetačních snímků a v přírodě je přímo pozorovat nelze.

Uvedené závěry vedly Ramenského (RAMENSKY 1930) k použití ordinačních postupů („Ordnung“ — z toho termín „ordination“ — viz GOODALL 1954) při zpracování fytoocenologických dat známých jako Ramenského ekologické řady. Tím se tento autor stal skutečným zakladatelem gradientové analýzy vegetace dávno před americkými autory (viz WHITTAKER 1967: 210). Přes tyto názory však RAMENSKIJ (1924) jednoznačně píše, že princip ekologické individuality druhů není v rozporu s existencí vnitřně integrovaných cenóz a jeho přístup lze označit jako individualisticko-integrovaný.

GLEASON zveřejnil úplnější verzi individualistického pojetí zcela nezávisle na Ramenském v r. 1926. Jelikož jde opět o reakci na Clementsovy názory, dotýká se autor rovněž povahy rostlinných společenstev (autor i v této práci užívá místo tohoto termínu výraz „rostlinná asociace“). Gleasonovo individualistické pojetí lze shrnout do dvou pravidel (GLEASON 1926: 26):

1. Pravidlo individuality druhů vyjádřené Gleasonovou často citovanou větou „...every species of plant is a law unto itself, the distribution of which in space depends upon its individual peculiarities of migration and environmental requirements“, která říká zhruba to, že každý druh je rozšířen v závislosti na svých zvláštnostech migrace a nároků na prostředí.

2. Rostlinné společenstvo představuje pouhou koincidenci výskytu různých rostlinných jedinců na téže místě („juxtaposition of individuals of the same or different species“ — l.c.: 25), jež závisí pouze na koincidenci stanovištního výběru a migrace („depend solely on the coincidence of environmental selection and migration“ — l.c.: 26), a nepředstavuje tudíž organickou entitu jako takovou (GLEASON 1917: 473).

V prvním bodě formuloval GLEASON princip individuality druhů téměř týmiž slovy jako RAMENSKIJ. V druhém bodě však opakuje dřívější reduktionistické stanovisko.

Podobné myšlenky jako GLEASON (1926: 25) zveřejnil nezávisle na něm v témže roce LENOBLE (1926: 887), a to v rámci kritiky prací některých autorů euryásko-montpellierského směru, hlavně z pozice odlišného chování a hodnocení těchto druhů v různých územích. Tato práce však neměla vliv na znovuoživení individualistického pojetí vegetace v anglofonní oblasti v polovině našeho století.

Pojetí reálných vegetačních jednotek

Toto pojetí označil WHITTAKER (1967: 78) jako „community-unit theory“ a charakterizoval je jako pojetí, které uznává existenci reálných, víceméně odlišitelných vegetačních jednotek v přírodě, nikoliv pouze v hierarchické struktuře klasifikačního systému. Jinými slovy — vegetační jednotky jsou skutečnými přírodninami (entitami) a nikoliv pouze kategoriemi (tj. logickými třídami) našeho poznání.

Toto pojetí stojí mezi organismálním a individualistickým pojetím, avšak blíže k organismálnímu, a v uvedené podobě nenalezlo mnoho následovníků. Zastával je např. DU RIETZ (1921) a ALJECHIN (ALECHIN 1925). Avšak označení „community-unit theory“ či „community-unit approach“ bývá užíváno i v mnohem širším smyslu, a to pro všechny přístupy, které klasifikují rostlinná společenstva do abstraktních vegetačních jednotek (či typů) na základě společných znaků či vlastností, jako je tomu v integrovaném pojetí (viz WERGER 1974: 99).

Pojetí reálných vegetačních jednotek je obdobou názorů, že druhy jsou reálnými přírodními tvůrky a nikoliv pouze taxonomickými kategoriemi (viz např. LJBUBIŠČEV 1971, příp. ČÍZEK et KRÍSA 1987).

Integrované pojetí

Toto pojetí vzniklo jako odpověď na nedostatky jak organismálního, tak individualistického pojetí, a stojí proto mezi oběma pojetími, avšak blíže k individualistickému. Za předchůdce tohoto pojetí lze považovat Clementsovu přednášku z r. 1901 (CLEMENTS 1904), v níž autor považuje vegetaci za entitu, jež „vykazuje určité jevy, které jsou charakteristickým projevem sil ležících v jejím základu. Tyto jevy jsou její zvláštností a jsou zcela odlišné od oněch primárních činností jedince, které jsou označovány jako funkce“ (l.e.: 5: Vegetation exhibits certain phenomena which are characteristic manifestations of the forces which lie at its foundation. Such phenomena are peculiar to it, and are entirely distinct from those primary activities of the individual that are termed functions). Dnes je integrované pojetí přijímáno především fytocenology curyšsko-montpelliérského směru (WESTHOFF 1972). Základy tohoto pojetí položil TANSLEY (1920) v práci, kde odmítá Clementsovo ztotožnění rostlinného společenstva s organismem, avšak pokládal je za organismickou entitu integrovanou dynamickou rovnováhou konkurenčních vztahů mezi jedinci téhož druhu a různých druhů (l.e.: 124—125). Autor použil pro rostlinné společenstvo označení „quasi-organismus“ (užívané tehdy pro označení lidské společnosti), i když si byl vědom, že nejde o integraci sociálními vztahy. V r. 1935 nahradil TANSLEY výraz quasi-organismus termínem ekosystém, do jehož rámce zahrnul kromě rostlinného společenstva i další živé složky a tu část prostředí, s níž jsou biologické složky v interakci.

Integrované pojetí odmítá z individualistického pojetí názor, že rostlinná společenstva (fytoceózy) jsou pouhým součtem (směsí) jedinců druhů vybraných stanovištěm, a rovněž názor, že individualistické chování druhů a vegetační kontinuum jsou zásadní překážkou pro klasifikaci vegetace.

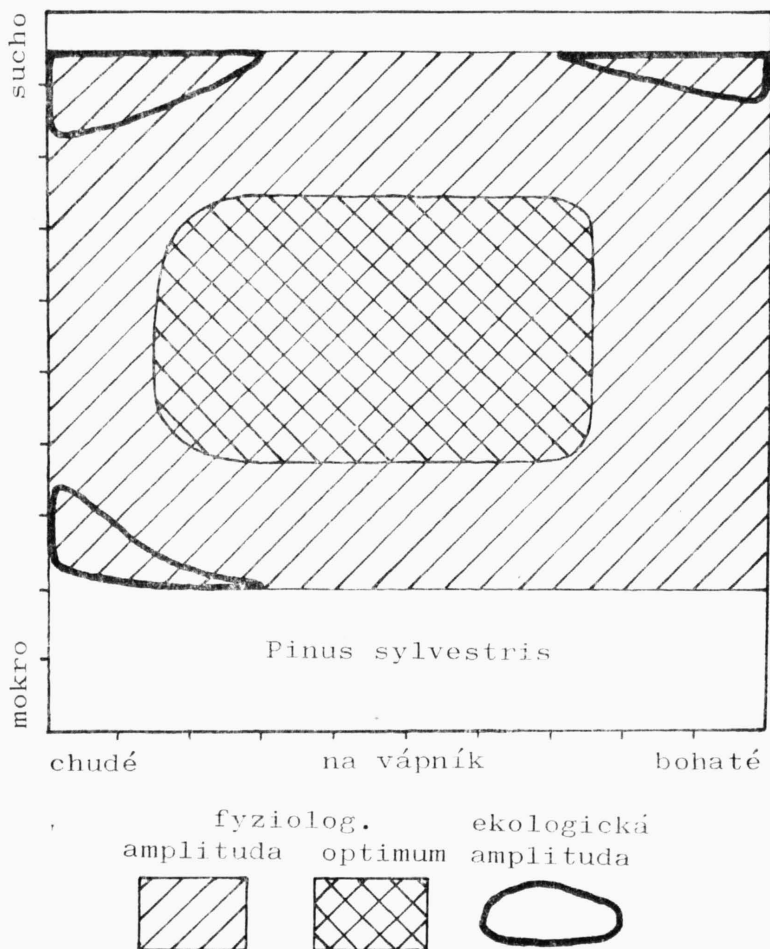
Integrovaný přístup vyjádřil stručně WESTHOFF (1972: 5 — název přisuzuje Langfordu a Buellovi) v těchto bodech:

1. Fytoceózy jsou funkcemi celky, které představují více než pouhou sumu jednotlivých složek vybraných abiotickým prostředím („Die Phytozönose ist danach eine funktionelle Ganzheit... [sie ist aber] mehr als die Summe einzelner Komponenten, die durch abiotische Auslese zusammengebracht wären“).

2. Integrace fytoceózy je výsledkem vzájemných vztahů (interakcí) mezi jejími složkami a projevuje se především v její schopnosti autoregulace („Die Integration der Phytözönose ist das Ergebnis der Wechselbeziehungen zwischen ihren Gliedern und sie zeigt sich vor Allem in ihrer selbstregulierenden Fähigkeit, ihrer homöostatischen Eigenart“).

Závěry vyplývající z jednotlivých pojetí vegetace

Z hlediska současných znalostí lze celkem jednoznačně odmítnout organismální pojetí v původní Clementsově verzi a rovněž pojetí reálných vegetačních jednotek. Zbývají tedy individualistické a integrované pojetí, dosud považovaná za neslučitelná.



Obr. 2. Srovnání ekologické amplitudy borovice lesní s fyziologickou amplitudou a optimum vůči vlhkostním a trofickým podmínkám; díky konkurenci je ekologická amplituda borovice v přirozených společenstvech posunuta mimo fyziologické optimum a rozdělena do tří typů stanovišť: vápencové a dolomitové skály, živinami chudé skály a písky a rašelinné půdy (dle Ellenberga [ELLENBERG 1982]).

Individualistické pojetí vyjadřuje ve třech základních principech (formulovaných již Ramenským) jevy, jejichž existenci v přírodě nelze popřít:

1. kontinuum vegetačního krytu,
2. ekologickou a chorologickou individualitu druhů.
3. mnohorozměrnost variability vegetace.

Tyto jevy, a tedy i principy individualistického pojetí vegetace, však nejsou neslučitelné s integrovaným pojetím.

Integrované pojetí vegetace se opírá o jiné jevy rovněž nepopíratelně zjištěné v přírodě, příp. v lesnické a zemědělské praxi. Nejdůležitější z nich jsou:

1. opakující se skupiny druhů na určitých typech stanovišť,
2. modifikace chování druhů rostlinnými společenstvy — ekologické amplitudy jsou užší než fyziologické (tj. zjištěné v čistých kulturách) a ekologická optima více či méně posunuta od fyziologických (viz obr. 2),
3. omezení počtu druhů rostlinným společenstvem ve srovnání s počtem druhů, které jsou na daném stanovišti schopny růst,
4. vzájemné působení jedinců téhož druhu i různých druhů (zejména vnitro- a mezidruhová konkurence), z něhož vyplývají jevy zmíněné v bodě 2 a 3.

Z individualistického pojetí bývají vyvozovány tyto závěry:

1. naprostá subjektivita klasifikace vegetace, příp. její pseudovědeckost,
2. neexistence rostlinných společenstev jakožto specifických přírodních (entit),
3. odvoditelnost vegetačních jevů (např. sukcese) z vlastností a chování jedinců přítomných druhů, a tudíž popření existence specifických cenotických (či ekosystémových) procesů.

Tyto závěry nejsou slučitelné s integrovaným pojetím vegetace a jejich platnost nevyplývá automaticky z platnosti principů individualistického pojetí ve smyslu Ramenského, jak bude ukázáno dále.

ARGUMENTY PROTI KLASIFIKACI VEGETACE

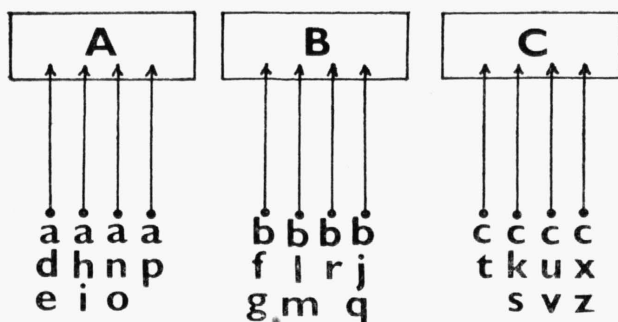
Již RAMENSKIJ (1924) i GLEASON (1926) popírali možnost objektivní klasifikace vegetace, avšak až američtí autoři, kteří v padesátých letech formulovali pojetí vegetačního kontinua nezávisle na Ramenském, měli úspěch v argumentaci proti klasifikaci vegetace jakožto zcela libovolné či dokonce pseudovědecké (viz WHITTAKER 1962: 95, 124, 127, 158—160). Tato argumentace se opírala o

- (1) skutečnost, že v přírodě neexistují ani dva porosty naprosto shodné,
- (2) individualistické chování druhů,
- (3) jevy vegetačního kontinua.

Rozdílnost porostů

Ani obecná teorie klasifikace (logických tříd), ani speciální přírodovědecké klasifikace (botanická, zoologická, pedologická ap.) nepožadují, aby objekty zařazované do určité klasifikační jednotky (logické třídy) byly naprosto shodné. Podmínkou pro toto zařazení však je, aby se tyto objekty shodovaly

v určitých vlastnostech či znacích, jejichž pomocí lze danou jednotku definovat (intenzionální určení logické třídy) a též rozhodnout, zda určitý objekt do této jednotky patří (viz obr. 3). I u rostlin lze tvrdit, že neexistují ani dva jedinci, kteří by byli naprosto shodní, a přesto nebyla tato okolnost použita jako argument proti klasifikaci rostlin. U rostlinných společenstev se jako



Obr. 3. Schématické znázornění principu vymezování klasifikačních jednotek (logických tříd).

klasifikační kritéria používají buď shodná fyziognomie (formační přístup), společná dominanta či dominanty (přístup dominantních typů) nebo výskyt určitých druhů (diagnostické druhy — floristicko-fytocenologický přístup).

Individualita druhů

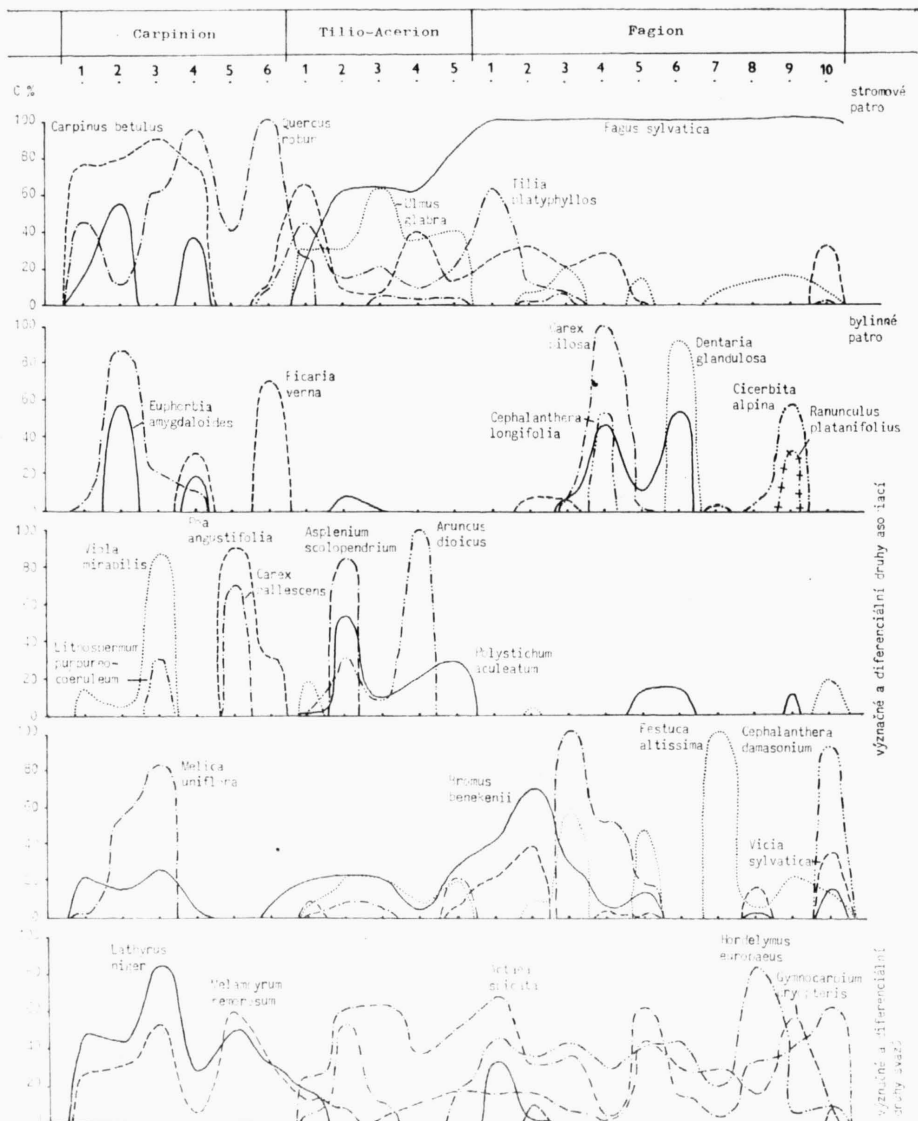
Většina rostlinných druhů je svým chováním a rozšířením nezávislá nejen na sobě navzájem ale i na rostlinných společenstvech, v nichž rostou (stejně dobře mohou růst i mimo tato společenstva, jak ukázala zahradnická praxe). Jen v některých případech se lze setkat s vazbou určitého druhu na jiný (specializovaní paraziti) nebo s omezováním až vyloučením určitého druhu jiným druhem (allelopatie). U ostatních druhů proto nelze předpokládat mechanismy, které by jim bránily vytvářet skupiny vyskytující se společně na určitých ekotopech. Proto princip ekologické a chorologické individuality druhů není neslučitelný s existencí cenologických (resp. ekologických) skupin druhů, o něž se opírá floristicko-fytocenologická klasifikace vegetace. Tyto skupiny lze postřehnout již při orientačních exkurzích v terénu, zřetelněji však vyplynou z detailní analýzy transektu komplexem rostlinných společenstev. Příkladem může být obr. 4 zachycující změny kvalitativního i kvantitativního druhového složení na transektu vedeném od minerotrofního okraje rašeliniště k jeho ombrotrofnímu středu. Tento graf jednoznačně potvrzuje individualistické chování druhů, avšak zároveň i víceméně souhlasné chování některých z nich v daném vegetačním komplexu, což umožňuje stanovení hranic (či přechodných zón) mezi jednotlivými společenstvy. Často určitá skupina druhů vykazuje prakticky současný ústup, a tudíž relativně ostrou hranici jedním směrem podél ekologického gradientu, kdežto v opačném směru ustupují druhy postupně, a vytvářejí tak plynulý přechod.

S více či méně vyhraněnými cenologickými skupinami druhů se lze setkat při tabelární syntéze vegetačních snímků. Avšak i v těchto případech zůstává



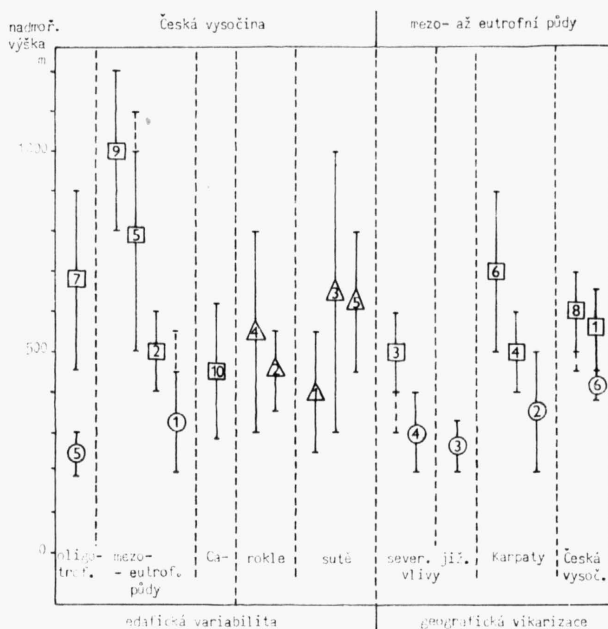
Obr. 4. Kvantitativní zastoupení všech druhů na transektu od minerotrofního okraje k ombro-
 trofnímu středu rašeliníště (B. et K. DIERSSSEN 1985, upraveno).

princip ekologické a chorologické individuality druhů v platnosti. Cenologické skupiny platí většinou jen pro určité území a mimo toto území vstupují dané druhy do odlišných druhových skupin. Na základě společného výskytu druhů na malých zkusných ploškách potvrdil Hegg (1965) statisticky existenci cenologických skupin druhů, které odpovídají skupinám zjištěným tabelární syntézou vegetačních snímků.



Obr. 5. Křivky rozložení stálosti (C %) vybraných druhů v asociacích mezofilních listnatých lesů České socialistické republiky (čísla asociací jsou stejná jako v obr. 6).

Příklad vytváření cenologických skupin druhů v rámci určitého syntaxonomického kontinua, jakož i vazbu určitých druhů na určité syntaxony ukazuje obr. 5, který zachycuje rozložení stálosti vybraných druhů v jednotlivých asociacích mezofilních listnatých lesů České socialistické republiky. Graf je sestaven na základě synoptické tabulky (MORAVEC et al. 1982: 18–33), která obsahuje syntézu 2019 vegetačních snímků, které v letech 1925–1981 zapsalo 27 autorů. Tyto asociace vytvářejí vícerozměrné gradientové „pole“ s hlavním komplexním gradientem nadmořské výšky, který se protíná s méně výrazným gradientem půdní trofie (a půdní reakce), a je



Obr. 6. Schematizované „pole“ ekologické a geografické variability mezofilních listnatých lesů České socialistické republiky (○ — *Carpinion*; 1 — *Melampyro nemorosi-Carpinetum*, 2 — *Carici pilosae-Carpinetum*, 3 — *Primulo veris-Carpinetum*, 4 — *Tilio-Carpinetum*, 5 — *Tilio-Betuletum*, 6 — *Stellario-Tiliatum*; △ — *Tilio-Acerion*: 1 — *Aceri-Carpinetum*, 2 — *Scolopendrio-Fraxinetum*, 3 — *Lunario-Aceretum*, 4 — *Arunco-Aceretum*, 5 — *Mercuriali-Fraxinetum*; □ — *Fagion*: 1 — *Tilio platyphylli-Fagetum*, 2 — *Tilio cordatae-Fagetum*, 3 — *Melico-Fagetum*, 4 — *Carici pilosae-Fagetum*, 5 — *Dentario enneaphylli-Fagetum*, 6 — *Dentario glandulosae-Fagetum*, 7 — *Festuco-Fagetum*, 8 — *Viole reichenbachianae-Fagetum*, 9 — *Aceri-Fagetum*, 10 — *Cephalanthero-Fagetum*.

doplněno speciálními stanovišti (sutě, rokle). Působení tohoto gradientového pole na druhové složení společenstev se kombinuje s chorologickými jevy (vikarizující asociace karpatské oblasti, vliv pannonské oblasti, severní vlivy, lokální migrační proudy). Tuto vícerozměrnost se snaží schématicky vyjádřit obr. 6, avšak seřazení asociací v rámci jednotlivých svazů na obr. 5 ji respektovat nemůže. Na tomto seřazení závisí tvar křivek stálosti jednotlivých druhů v grafu a změna seřazení vyvolá pochopitelně i změnu tvaru křivek, avšak jejich vrcholy zůstanou vázány na tytéž asociace.

Nejhorší část obr. 5 zahrnuje hlavní dřeviny studovaných lesů a jejich křivky neumožňují příliš výrazné rozlišení vegetačních jednotek. Pouze *Ulmus glabra* vykazuje téžistě výskytu ve svazu *Sclerophyllo-Acerion*. Naopak některé druhy bylinného patra vykazují zřetelnou vazbu na určité asociace i seskupování do skupin v rámci daného fytocenologického materiálu. Lze se setkat i s druhy, které mají téžistě výskytu ve dvou asociacích různých svazů, přičemž v každé se seskupují s jinými druhy (např. *Carex pilosa*). Spodní část grafu zahrnuje druhy přítomné ve všech asociacích určitého svazu (s různou stálostí), a užíváme proto jako diagnostické druhy svazů.

RAMENSKIJ (1924) a později WHITTAKER (1967 a jinde) tvrdili, že „zvonovitě“ křivky kvantitativního zastoupení druhů ve vegetačním kontinuu se podél ekologických gradientů plynule překrývají a neposkytují podklad pro objektivnější klasifikaci vegetace a že tato klasifikace je libovolná. Naopak obr. 4 a 5 a rovněž Heggovy výsledky (HEGG 1965) ukazují, že klasifikace vegetace má reálný podklad. Vysvětlení tohoto rozporu lze spatřovat v „Pravidle kvantitativní“ (Pravilo količestvennosti), které RAMENSKIJ (1924) dokonce předradil všem ostatním pravidlům individualistického pojetí. Toto pravidlo praví mimo jiné, že kvantitativní zastoupení hojných druhů je pro charakteristiku stanoviště významnější než přítomnost či nepřítomnost řídkých druhů. V souladu s tímto pravidlem zachycuje Ramenského graf (viz obr. 1) pouze hojnější luční druhy, které mají zpravidla širší ekologické amplitudy, jež se navzájem překrývají.

WHITTAKER se ve svých gradientových studiích omezil prakticky jen na dřeviny. Křivky jejich kvantitativního zastoupení podél ekologických gradientů jen zvýrazňují jak plynulost vegetačního kontinua¹⁾, tak i okolnost, že vymezení vegetačních jednotek na jejich základě by bylo ryze subjektivní a libovolné. Tím WHITTAKER nevědomky potvrdil starou zkušenost evropských fytocenologů a lesníků, že klasifikaci lesů nelze opírat jen o dřeviny.

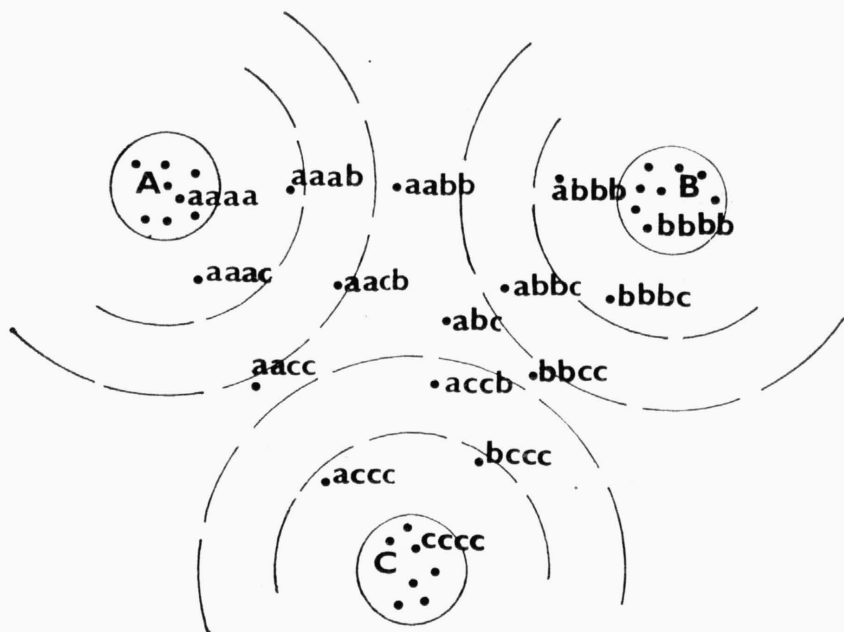
Vegetační kontinuum

Existenci jevů reálného vegetačního kontinua — spíše přechodné zóny mezi společenstvy než ostré hranice (pokud nebyly vyvolány lidskou činností) — nelze popřít. Avšak toto kontinuum není monotónní, tj. nevyznačuje se zcela plynulými změnami druhového složení o stejné gradaci. Většinou v něm lze rozlišit rozsáhlejší úseky stejnorodějších rostlinných společenstev a užší přechodné zóny (ekotony), napříč nichž se druhové složení mění.

V syntaxonomickém kontinuu je situace obdobná. Porosty s častějším výskytem a větší floristickou vyhraněností představují jádra určitých vegetačních jednotek, a mezi nimi nalézáme zpravidla méně časté přechodné porosty, jež mohou tvořit plynulou řadu mezi vegetačními jednotkami. Rozhodnutí, zda určitý porost náleží k jedné či druhé vegetační jednotce, či zda jde o přechodný případ, je pochopitelně zatíženo vyšší subjektivitou. Z uvedených důvodů ztotožňuje již TUXEN (1955) základní jednotky vegetačního systému s přírodovědeckými (logickými) typy. Tyto typy představují maximální korelační koncentráty vlastností a znaků určitých přírodních objektů (viz též VON GLAHN 1965), tj. nejtypičtější vyvinuté objekty s co možná největším počtem pro ně charakteristických vlastností a znaků a nízkým zastoupením vlastností a znaků jiných typů (viz obr. 7).

¹⁾ MUELLER-DOMBOIS et ELLENBERG (1974: 328–333) v analýze Whittakerových prací upozorňují, že zvonovitý tvar křivek kvantitativního zastoupení druhů a jejich rozložení v grafu je značně ovlivněno pracovním postupem (weighted average ordination) a zobrazením křivek. Odstupňování gradientů bylo provedeno vesměs subjektivně (ekologické faktory většinou měřeny nebyly). Pro výpočet koeficientů druhového složení bylo použito rozdělení druhů do subjektivně vymezených ekologických skupin (např. mezické, submezické, subxerické a xerické druhy), jimž byla přiřčena čísla od 0 do 3. Těmito čísly pak byly násobeny počty jedinců v jednotlivých ekologických skupinách a po vydělení součtu násobků celkovým počtem jedinců ve snímku byl získán vážený průměr, označený jako vlhkostní index, udávající polohu snímku podél ekologického gradientu (osa x). Na ose y je zastoupení jednotlivých druhů uváděno jako procentuální podíl jedinců daného druhu z celkového počtu jedinců (s průměrem nad 1 cm).

Objekty syntaxonomického studia jsou reálné porosty rostlin v přírodě a vegetační snímky představují prvky („vzorky“) syntaxonomického zpracování. Jednotlivé druhy slouží ve snímcích jako syntaxonomické znaky. Vegetační jednotky — syntaxony — jsou definovány pomocí přítomnosti či nepřítomnosti (příp. převládání) určitého druhu či skupiny druhů (diagnostické druhy), které jsou korelovány jak navzájem, opakujícím se společným výskytem, tak se zbývajícím druhovým složením porostů a rovněž s jejich ekologickými a geografickými rysy. Diagnostické druhy dosahují v souboru snímků zřídka stálosti 100 %, což znamená, že skupina diagnostických druhů není zastoupena v každém snímku plným počtem. Proto se můžeme setkat s plynulou řadou snímků s plynule ubývajícím počtem diagnostických druhů syntaxonu od sním-



Obr. 7. Schématické znázornění principu vymezování logických (přírodovědeckých) typů.

ků s nejvyšším počtem, které tvoří jádro syntaxonu, ke snímkům představujícím jeho okraj. Tento okraj, který není ostrý, je určován subjektivně jako podíl skupiny diagnostických druhů, jehož přítomnost představuje hranici daného syntaxonu. Při tom bývá zpravidla bráno v úvahu postupné přibývání diagnostických druhů nejbližších syntaxonů. Porosty uzavřené touto hranicí jsou považovány za prvky daného syntaxonu ve smyslu příslušnosti k logické třídě a syntaxony vymezené jako logické typy jsou dále interpretovány jako logické třídy, což umožňuje budování hierarchického systému syntaxonů. Tento postup je v souladu s principy logické typologie, jak je zobecnili již HEMPEL et OPPENHEIM (1936). Jak zdůrazňují TÜXEN (1955) i WHITTAKER (1962: 116), jsou pro syntaxonomické hodnocení rozdílů mezi syntaxony rozhodující jejich jádra a nikoliv okraje.

Podobnou problematiku se z obecného a formálního hlediska snaží řešit teorie fuzzy množin (viz NOVÁK 1986), kde se setkáváme s pojmy jako „jádro fuzzy množiny“ či „stupeň příslušnosti prvku do fuzzy množiny“.

S jevy kontinuity mezi klasifikačními jednotkami se setkává i taxonomie rostlin v taxonomických skupinách s plynulou variabilitou znaků (u nás např. rody *Crataegus*, *Heracleum*, *Potentilla*, *Quercus*), v nichž více či méně vyhraněné typy jsou spojeny plnulými přechody. Lze se setkat i s vícerozměrnou („síťovou“) variabilitou, většinou však pod úrovní druhů. Tyto jevy však nejsou pokládány za zásadní překážku pro klasifikaci rostlin.

SUBJEKTIVITA A UMĚLOST FYTOCENOLOGICKÉHO KLASIFIKAČNÍHO SYSTÉMU

Pojmy „subjektivní“ a „objektivní“ a rovněž pojmy „umělý“ a „přírozený“ jsou vesměs užívány tak, že se navzájem vylučují, tj. pro určitý případ platí buď první nebo druhý z nich. V přírodních vědách by tyto pojmy měly být chápány spíše jako polární — tj. jako póly, mezi nimiž se pne plynulý gradient od zcela subjektivního až k zcela objektivnímu, příp. od zcela umělého k zcela přírozenému. Naše poznání se pohybuje podél těchto gradientů a věda usiluje o jeho posun směrem k objektivnímu či přírozenému pólu.

Poznámky k této problematice se netýkají jen fytoocenologického klasifikačního systému, nýbrž i řady dalších přírodovědeckých systémů (rostlin, živočichů, půd, aj.). Žádný z nich nemůže být absolutně objektivní, jelikož se tyto systémy opírají o srovnávací metodu, tj. o hodnocení rozdílů a shod mezi přírodninami. Do tohoto hodnocení vnášejí jednotliví badatelé vždy subjektivní prvek — zkušeni a seriózní badatelé kladný subjektivní prvek, nezkušeni a ledabylí prvek záporný. To však neznamená, že přírodovědecké klasifikace jsou u jednotlivých autorů zcela libovolné.

Objektivizace přírodovědeckých klasifikačních systémů spočívá v jejich opakované kritické revizi dalšími autory, stejně jako v přehodnocování teoretických a metodologických principů těchto systémů a v jejich syntéze s novými hledisky. Tento proces posouvá jednotlivé systémy od subjektivního k objektivnímu pólu, jehož však nemůže být dosaženo již pro subjektivní pojetí šíře klasifikačních jednotek. Proto se čtenáři budou pravděpodobně i nadále setkávat s široce nebo úzce vymezenými taxony či syntaxony.

K podobným závěrům dojdeme při posuzování umělosti či přírozenosti přírodovědeckých klasifikačních systémů. KOLMAN (1947: 47) píše, že mezi přírozenou a umělou klasifikací není ostrého, nepřekročitelného rozdílu. Přírodovědecké klasifikační systémy se při svém vývoji pohybovaly a pohybují od umělejších k příroznějším. Ani Linnéův systém rostlin založený na počtu tyčinek nebyl zcela umělý, neboť se opíral o vlastnosti a znaky rostlin samých a ani současný fylogenetický systém není zcela přírozený, protože fylogenetické vztahy některých taxonomických skupin nejsou dosud objasněny. Fytoocenologický klasifikační systém je pravděpodobně méně přírozený než fylogenetický systém rostlin, ale v žádném případě nemůže být považován za zcela umělý, protože i on se opírá o znaky a vlastnosti klasifikovaných společenstev.

V souvislosti s otázkou přírozenosti či umělosti klasifikačních systémů je si třeba uvědomit, že v přírodě neexistuje žádný klasifikační systém jako takový; tyto systémy jsou pouze výtvozem a nástrojem lidského poznání. V přírodě však existují objekty (přírodniny), které jsou si bližší či vzdálenější svými vlastnostmi či znaky, a systém, který je klasifikuje, je tím příroznějším, čím podstatnější jsou vlastnosti a znaky, o něž se opírá. Podstatnost či závažnost určitých vlastností a znaků přírodnin pro jejich klasifikaci není dána předem a je poznávána postupně hlubším studiem těchto přírodnin.

POVAHA ROSTLINNÝCH SPOLEČENSTEV A PROBLÉM JEJICH EXISTENCE

Individualisticko-redukcionistické pojetí nepovažuje rostlinná společenstva za svébytné přírodniny (entitty) nýbrž za pouhou koexistenci rostlin na určitém stanovišti (GLEASON 1917: 473). Z toho by mohlo být vyvozováno, že např. bučiny jako takové v přírodě neexistují, nýbrž jen buky a další rostliny, které je tvoří. Gleasonův názor přijímají i současní redukcionisticky

orientování anglo-američtí autoři (viz např. WEST et al. 1981), argumentující tím, že vlastnosti rostlinných společenstev lze vyjádřit jako součet vlastností přítomných rostlinných jedinců (tzv. „kolektivní“ vlastnosti rostlinného společenstva) a že společenstva tudíž postrádají vlastnosti specifické pouze pro ně.

Integrované pojetí považuje rostlinná společenstva za svébytné přírodní celky (entity) vyššího řádu, než jsou jejich složky — víceméně nezávislé rostliny. Tyto celky se vyznačují svými specifickými vlastnostmi, které nelze odvodit z vlastností přítomných rostlinných jedinců (tzv. „emergentní“ vlastnosti rostlinného společenstva). Podobný názor zastával i RAMENSKIJ (1924: 18) a vyjádřil jej slovy „pravidlo ekologické individuality nijak neprotiřečí faktu existence zákonitých, vnitřně spjatých cenóz, ... (l.e.: 6) jejich členy (cenobionty) se nalézají v složitých vzájemných cenobiotických vztazích“.

V úvahách o tomto dilematu nutno přihlédnout k tomu, že v přírodě existují různé typy rostlinných seskupení s různým stupněm integrovanosti (viz. např. ALECHIN 1926, NEUHÄUSEL 1963, BURRICHTER 1964), které nejsou od sebe ostře odlišeny a pro jejichž roslíšení v terénu stále chybějí vhodné metody. Teoreticky jsou odlišovány tyto tři typy rostlinných seskupení:

1. Nestálá náhodná seskupení rostlin neschopná zachovávat své druhové složení (mnohdy ani po dobu jedné vegetační sezóny) — většinou nejsou považována za rostlinná společenstva.
2. Stanovištěm stabilizovaná rostlinná seskupení (Standortsgemeinschaften — BURRICHTER 1964) postrádající interakce mezi rostlinami většinou v důsledku extrémního stanoviště.
3. Fytocenózy (rostlinná společenstva v užším smyslu — ALECHIN 1926) víceméně integrované a stabilizované systémem interakcí mezi rostlinami téhož druhu i různých druhů v závislosti na prostředí. I v případě fytocenóz se lze setkat s různým stupněm integrovanosti a stability (srovnej např. agrofytocenózy s klimaxovými fytocenózami).

S přihlédnutím k tomuto členění rostlinných seskupení nutno připustit, že individualisticko-redukcionistické pojetí platí pro prvé dva typy rostlinných seskupení, kdežto integrované pojetí platí pro fytocenózy (rostlinná společenstva s.str.).

Na otázku, které vlastnosti rostlinného společenstva jsou pro ně specifické jakožto pro celek či systém („emergentní“ vlastnosti) a které jeho vlastností představují pouze „kolektivní“ vlastnosti odvoditelné z vlastností přítomných rostlinných jedinců, nenalzáme jednoznačnou odpověď ani u anglo-amerických autorů (viz např. WEST et al. 1981).

Domnívám se, že nejvýznamnější vlastností fytocenóz jakožto celků (systémů) je jejich homeostáze, tj. schopnost autoregulace, vyjádřená jak v regulaci počtu jedinců druhových populací v závislosti na nosné kapacitě prostředí, tak v regulaci druhového složení vylučováním určitých druhů, i když jsou schopny na daném stanovišti růst.

Jako další z velmi významných emergentních vlastností fytocenóz lze uvést jejich komplexní odpověď na změny ekologických faktorů, jejichž vliv (být vůči jednotlivým druhům selektivní) je přenášen systémem vnitro- a mezidruhových interakcí i na druhové populace, které změna ekologických faktorů přímo neovlivňuje (viz např. GREIG-SMITH 1986: 29).

Fytocenózy působí jako celky také tím, že více či méně omezují uplatnění určitých druhů v přírodě. Vyplývá to z užších ekologických amplitud ve srovnání s fyziologickými amplitudami a z posunu ekologických optim od fyziologických optim, jak ukázaly ekologické pokusy (ELLENBERG 1953, ELLENBERG et SNOY 1957, OLSEN 1923) i zemědělské a lesnické zkušenosti (viz obr. 2).

Fytocenózy představují funkční celky (systémy), jejichž složení není deterministické nýbrž stochastické, jak ukazuje náhodné kolísání druhového složení kolem určitého průměru. Druhové složení fytocenóz není jednoznačně určeno stanovištěm (na téže typu stanoviště se v různých územích mohou vyskytovat odlišná společenstva) a přítomnost určitého druhu není jednoznačně určená přítomností jiného druhu (s výjimkou specializovaných parazitů).

ODVODITELNOST VEGETAČNÍCH PROCESŮ Z VLASTNOSTÍ ROSTLIN

Tento nadpis vyjadřuje podstatu redukcionistického pojetí vegetace. Redukcionistická hypotéza však není pouze záležitostí pojetí vegetace. Setkáváme se s ní i v jiných vědách. Tato hypotéza se opírá o poznatek, že přírodní objekty jsou složeny ze složek nižší úrovně, jejichž vlastnosti a interakce spoluurčují vlastnosti studovaného objektu. Složky nižší úrovně jsou tvořeny složkami další nižší úrovně a tak dále. Jako příklad můžeme uvést horninu, jejímiž složkami nižší úrovně jsou minerály, které ji tvoří. Ty jsou zas tvořeny atomy jakožto složkami další nižší úrovně, atomy jsou tvořeny ze subatomárních částic atd. V přírodních vědách se jednoznačně osvědčila analýza přírodních objektů za účelem zjištění složek nižší úrovně, jejich vlastností, uspořádání a chování, které spoluurčují rozdíly jednotlivých přírodnin a jejich specifičnost. Např. rozdíly mezi kalcitem (CaCO_3) a magnetitem (MgCO_3) jsou určeny rozdílným chemickým složením, rozdíly mezi tuhou a diamantem jsou určeny pouze odlišnou krystalografickou strukturou při stejném chemickém složení (C). Nicméně jednotlivé přírodniny mají své specifické („emergentní“) vlastnosti, které nelze odvodit z vlastností jejich složek. Např. tvrdost diamantu či měkkost tuhy nelze odvodit z „tvrdosti“ atomu uhlíku. Je proto nutno kombinovat studium přírodnin jakožto celků s jejich analýzou na složky nižší úrovně. Ve fytocenologii se tento analytický pohled prosadil začátkem tohoto století charakterizováním rostlinných společenstev pomocí druhového složení místo dřívější fyziognomie.

Redukcionismus ve vědě znamená absolutizaci pohledu z nižší úrovně a odmítání existence přírodních objektů na vyšší úrovni, jak to vyjádřil již Gleason (1917: 464). K jeho oživení ve fytocenologii došlo v oblasti vegetační dynamiky v sedmdesátých letech a jeho velkou oporou se staly práce populačních biologů a ekologů. Individualisticko-reducionistické pojetí vegetační dynamiky rozdělilo badatele (i anglo-americké) do dvou táborů, jejichž nesmiřitelnost vyjádřil WILSON (1980 ex MCINTOSH 1981: 17) slovy: „...ekologie je rozdělena do dvou škol, z nichž každá pozoruje opačnou stranu téže mince a tvrdí, že to je jediná strana, která existuje“.

Dosavadní pojetí sukcese vycházející z Clementsových prací lze nazvat jako ekosystémové (v anglo-americké literatuře se lze setkat s označením holistické, organismální či novoclementsovske — viz MCINTOSH 1981: 11, příp. deterministické — viz ANDERSON 1986: 270). Jeho principy shrnul ODUM (1969) do tří bodů:

1. Sukcese je uspořádaný proces, probíhající určitým směrem („usměrněný“ resp. „jednosměrný“), a tudíž předpověditelný.
2. Sukcese vyplývá ze změny prostředí společenstvy a je tedy společenstvy řízena.

3. Sukcese vrcholí stabilizovaným ekosystémem (klimaxem) s homeostatickými vlastnostmi.

Redukcionistické pojetí sukcese probudili DRURY et NISBET (1973) popřením platnosti základních jevů sukcese (tj. změnu prostředí ranějšími sukcesními stádii ve prospěch pokročilejších stádií, usměrňovanost sukcese, význam půdního vývoje v primární sukcesních sériích). Avšak jak upozornil již MCINTOSH (1981: 20), argumentace, kterou tito autoři používají, se opírá převážně o poznatky z některých sekundárních sukcesí. DRURY et NISBET (l.c.: 362) prohlašují, že většinu jevů sukcese lze vysvětlit jako důsledek rozdílné rychlosti růstu, rozdílné dlouhověkosti a kolonizační schopnosti zúčastněných druhů, přizpůsobených k různým úsekům gradientů prostředí. Tento mechanismus, který HORN (1976) označil jako konkurenční hierarchii, spočívá v tom, že již v iniciálním stádiu jsou přítomny mladé exempláře druhů terminálního stádia, jsou však potlačovány rychle rostoucími druhy iniciálního stádia, avšak díky svému pomalému růstu a dlouhověkosti postupně nabývají převahu. Tento proces lze skutečně pozorovat při regeneraci stromového patra lesů po jeho odstranění (mýcením či požárem), avšak v některých případech jde spíše o „růstový cyklus lesa“ než o sukcesii (forest growth cycle — WHITMORE 1975 ex 1982; např. při regeneraci některých acidofilních jehličnatých lesů, v nichž se po holoseči bylinné a mechové patro kvalitativně příliš nemění nebo v nichž druhy bylinného patra přežily požár v podzemních orgánech a semenech). HORN (1976) však kromě konkurenční hierarchie uznává též „obligátní sukcesii“, kdy nástup sukcesně pokročilejších druhů musí být připraven sukcesně časnějšími druhy v souladu s Clementsovým pojetím sukcese. CONNELL et SLATYER (1977) hovoří v tomto případě o „facilitačním modelu sukcese“ a připojují ještě „inhibiční model sukcese“, kdy druhy sukcesně časnější brání nástupu druhů sukcesně pokročilejších. HORN (1974) interpretuje sukcesii jako „záměnu rostliny za rostlinu“ („plant-by-plant replacement“), matematicky modelovatelnou a předpověditelnou pomocí Markovových řetězců.

Individualisticko-redukcionistické pojetí sukcese lze shrnout do těchto principů:

1. Sukcese je gradient v čase (PEET et CHRISTENSEN 1980: 131), tj. je složená ze široce se překrývajících populačních křivek druhů v průběhu času (viz PICKETT 1982: 45) a představuje kontinuum a nikoliv sled relativně stabilnějších sukcesních stádií. Z toho je usuzováno, že sukcese je individualistická (GLEN-LEWIN 1980).

2. Sukcese je populační (nikoliv ekosystémový) proces, který vyplývá a může být předpověděn z životních vlastností („vital attributes“) potenciálně dominantních druhů společenstev (viz NOBLE et SLATYER 1980).

3. Sukcese je stochastický proces (viz PEET et CHRISTENSEN 1980: 132) uskutečňující se postupným nahrazováním rostlinných jedinců a předpověditelný pomocí matematických modelů.

Z polemiky mezi redukcionisticky a ekosystémově orientovanými badateli (názornou ukázkou je kniha Westa et al. (WEST et al. 1981)) je zřejmé, že v přírodě se lze setkat s různými jevy, z nichž některé podporují jedno, jiné druhé stanovisko. Kromě toho, v některých bodech se obě stanoviska spíše doplňují než vylučují. Cesta k jednotné a koherentní teorii sukcese, po níž volá např. ANDERSON (1986), se pravděpodobně nevyhne přísnějšímu rozlišování a jednoznačnější definici jednotlivých typů vegetační dynamiky.

Vegetační dynamika zahrnuje několik typů změn rostlinných společenstev, které se mohou navzájem kombinovat. Za normálních okolností se tyto změny uskutečňují pomocí populační dynamiky zúčastněných druhů. U katastrofických změn vyvolaných náhlým působením některého vnějšího faktoru (např. sesuv půdy či laviny, požár, zasypaní pískem či sopečným popelem apod.) je dynamika populací narušována a může dojít až k zániku populací. Odhlédneme-li od fenologických rytmů rostlin a od fylogeneze, můžeme rozlišit tyto typy změn rostlinných společenstev:

1. Fluktuace — představují kolísání zastoupení jednotlivých druhových populací ve společenstvu kolem určitého průměru bez kvalitativní změny druhového složení; bývají vyvolány

náhodným nebo periodickým kolísáním stanovištních faktorů nebo cykly populační dynamiky jednotlivých druhů (např. růstový cyklus lesa).

2. Adaptivní změny rostlinných společenstev (allogenní sukcese) — jsou vyvolávány samovolnou jednosměrnou změnou stanovištních podmínek (např. klimatu), která působí kvalitativní změny druhového složení, jež se projevují jako vystřídání (směna) společenstev.

3. Sukcese v užším smyslu (autogenní sukcese) — jsou vyvolávány jednosměrnou změnou stanovištních podmínek vlivem životní činnosti rostlinných společenstev samých a projevují se rovněž kvalitativní změnou druhového složení čili postupným vystřídáním společenstev. Primární sukcese vyvolává půdní vývoj a probíhá souběžně s ním (MORAVEC 1969), a ač je usku-tečňována pomocí populační dynamiky zúčastněných druhů, nelze ji redukovat pouze na tuto dynamiku. V tomto případě jde o specifický ekosystémový proces (viz VAN HULST 1980), který nemá v přírodě obdoby. Sekundární sukcese se odehrávají již na víceméně vyzrálých půdách, na nichž byla původní vegetace odstraněna (většinou lidským zásahem, řidčeji přirozeným požárem) a představují regeneraci této vegetace.

Spor mezi ekosystémovým a redukcionistickým pojetím sukcese lze omezit na tyto dvě otázky:

1. Lze sukcesi redukovat na populační dynamiku zúčastněných druhů, a tudíž odvodit z vlastností jejich jedinců?

2. Představuje sukcese sled relativně stabilnějších a navzájem rozlišitelných sukcesních stádií nebo časové kontinuum postupně se prosazujících druhových populací?

Na první otázku lze odpovědět negativně v případě primárních sukcesí, které představují jak změny rostlinných společenstev, tak stanoviště, probíhající ve vzájemné závislosti. U sekundárních sukcesí převažují změny rostlinných společenstev nad změnami stanoviště, a to tím více, čím méně se iniciální stádium liší od terminálního stádia. Při regeneraci stromového patra po požáru lesa nebo vykácení, kdy bylinné (příp. mechové) patro zůstalo z větší části zachováno, převažuje populační dynamika typu konkurenční hierarchie nad změnami stanoviště.

Vzhledem k odlišnému chování druhů pěstovaných v čistých porostech a ve směsích se zdá být odvození vegetační dynamiky z vlastností jedinců jednotlivých druhů problematické. V nedávné době to vyjádřil WHITE (1985: 6) větou, že „naděje na popis dynamiky společenstev na základě dynamiky přítomných druhů studovaných v izolaci se zdá být vzdálená“. Větší naději na předpověď vegetační dynamiky by mohlo skýtat sledování dominantních druhů ve společenstvech v podmínkách blízkých se jejich ekologickému optimu. Výsledky by však platily pravděpodobně jen pro daný okruh společenstev a dané území.

Odpověď na druhou otázku závisí jednak na tom, jaký typ sukcese je studován, jednak na tom, je-li při tom přihlíženo k celkovému druhovému složení společenstev nebo jen k jejich dominantám. SCHMIDT (1981: 37) píše, že „pro ohraničení sukcesních stádií připadá dominujícím druhům jen malý význam díky jejich často velmi široké amplitudě... naproti tomu diferenciální druhy, vyznačující se těžišti jejich pokryvnosti, příp. výskytem nebo absencí v jednotlivých vegetačních periodách, pomáhají odhalit rozdíly podobně jako diferenciální druhy ve fytocenologické tabulce“. Tím vyjádřil autor obdobu mezi Ramenského pravidlem kvantity, jehož použití dává vyniknout jevům vegetačního kontinua, a vymezením vegetačních jednotek pomocí diagnostických druhů při respektování celkového druhového složení.

Sukcesi jakožto sled relativně stabilizovaných stádií spojených periodami relativně rychlejších změn lze očekávat v případě primárních sérií, kdy půda představuje určitý druh paměti akumulující a uchováující vlivy předcházejících stádií (MORAVEC 1969, VAN HULST 1980). Jak ukazuje ULRICH (1984), mohou ústojivé mechanismy půdy stabilizovat během sukcese a půd-

ního vývoje určitá rostlinná společenstva po dobu, než je daný ústojčivý mechanismus vyčerpán. Po jeho vyčerpání nastává relativně rychlý přechod na další ústojčivý mechanismus, což může vyvolat poměrně rychlý nástup dalšího sukcesního stádia.

ZÁVĚR

V současné nauce o vegetaci se uplatňují dva antagonistické názorové směry: (1) individualistické pojetí vegetace a rostlinných společenstev a (2) integrované pojetí vegetace a rostlinných společenstev.

Individualistické pojetí se opírá o tři základní principy: (1) pravidlo kontinuity vegetačního krytu, (2) pravidlo ekologické a chorologické individuality druhů a (3) pravidlo mnohorozměrnosti variability vegetačního krytu. Tato pravidla vyjadřují jevy, jejichž existenci v přírodě nelze popřít. Z uvedených pravidel jsou vyvozovány tyto závěry: (1) rostlinná společenstva (fytocenózy) nepředstavují přírodní objekty (celky či entity) jako takové, nýbrž jen směsí rostlinných jedinců vyskytujících se společně na určitém místě v závislosti na koincidenci stanovištního výběru a migrace, (2) klasifikace vegetace (rostlinných společenstev) je zcela libovolná, ne-li nevědecká, (3) vegetační jevy (zejména dynamika) mohou být redukovány na jevy odehrávající se u rostlinných jedinců (redukcionistický přístup).

Integrované pojetí považuje fytoocenózy (rostlinná společenstva v užším smyslu) za reálné přírodní objekty (entity), které představují funkční systémy (celky), v nichž jsou rostlinné populace integrovány jak stanoviskem, tak interakcemi uvnitř a mezi druhovými populacemi. Klasifikace rostlinných společenstev se opírá o opakovaný výskyt skupin druhů na určitém typu stanoviště v rámci určitého území. Tato klasifikace je do jisté míry zatížena subjektivitou, kterou výzkum postupně odstraňuje, není však libovolná či nevědecká. Poznatky, že chování druhů v rostlinných společenstvech a čistých kulturách se liší, činí možnost redukovat vegetační jevy na jevy odehrávající se na úrovni rostlinných jedinců problematickou. Interakce, které se odehrávají mezi rostlinným společenstvem a půdou (příp. dalšími složkami ekosystému) během sukcese (zejména primární), ukazují, že jde o ekosystémový proces a nikoliv pouze o souhrn populačních procesů.

Uvedené základní principy individualistického pojetí rostlinných společenstev nejsou neslučitelné s integrovaným pojetím. Rozšířenou verzi integrovaného pojetí rostlinných společenstev, resp. vegetace podávají tyto body:

1. Fytoocenózy (rostlinná společenstva v užším smyslu) jsou rostlinné porosty tvořené jednou nebo větším počtem samovolně vzniklých druhových populací, které jsou integrovány do funkčních celků (systémů) jednak působením prostředí, jednak vzájemným působením druhových populací a jejich jedinců. Fytoocenózy tvoří subsystémy ekosystémů.

2. Ve fytoocenózách mají druhy svou ekologickou a chorologickou individualitu více či méně omezenou zúžením jejich ekologické amplitudy, příp. posunem ekologického optima ve srovnání s fyziologickou amplitudou a fyziologickým optimum (zjištěných v čistých kulturách).

3. Fytoocenózy představují v přírodě relativně stejnorodé úseky vegetace, které osídlují fyziotopy s relativně shodnými ekologickými podmínkami. Fytoocenózy jsou v přírodě spojeny přechodnými zónami (ekotony) různé šíře a výraznosti, a vytvářejí tak vegetační kontinuum.

PODĚKOVÁNÍ

Autor děkuje p. doc. dr. K. Berkovi DrSc. za připomínky k formulaci textu.

LITERATURA

- ALECHIN W. W. (1925): Ist die Pflanzenassoziation eine Abstraktion oder eine Realität? — Bot. Jahrb., Leipzig, 60 (Beibl. 135): 17—25.
— (1926): Was ist eine Pflanzengesellschaft? Ihr Wesen und ihr Wert als Ausdruck des sozialen Lebens der Pflanzen. — Repert. Spec. Nov. Reg. Veget., Berlin, Beih. 37.
ANDERSON D. J. (1986): Ecological succession. — In: KIKKAWA J. et ANDERSON D. J. [red.]: Community ecology. — Blackwell Sci. Publ., Melbourne, Oxford, London, Edinburgh, Boston et Palo Alto, pp. 269—285.
BRAUN-BLANQUET J. (1928): Pflanzensoziologie. — Berlin.
BURRICHTER E. (1964): Wesen und Grundlagen der Pflanzengesellschaften. — Abhandl. Landesmus. Naturkunde Münster Westfalen, 26/3 : 1—16.
ČÍŽEK F. et KŘÍSA B. (1987): K metodologickým otázkám systematizace v biologické taxonomii. — Filoz. Čas., Praha, 35 : 363—375.

- CLEMENTS F. E. (1904): The development and structure of vegetation. — Studies in the vegetation of the state, III. — Bot. Surv., Nebraska, Lincoln, (Neb.), 1 : 1—175.
- (1905): Research methods in ecology. — Lincoln. [non vidi]
- (1907): Plant physiology and ecology. — London.
- (1916): Plant succession. — Carnegie Inst., Washington, Publ. 242.
- CONNELL J. H. et SLATYER R. O. (1977): Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organisation. — Amer. Nat., Chicago, 111 : 1119—1144.
- CURTIS J. T. (1955): A prairie continuum of Wisconsin. — Ecol., New York, 36 : 558—566.
- CURTIS J. T. et MCINTOSH R. P. (1951): An upland forest continuum in the prairie-forest border region of Wisconsin. — Ecol., New York, 32 : 476—496.
- DIERSEN B. et K. (1984): Vegetation und Flora der Schwarzwaldmoore. — Beih. Veröff. Naturschutz Landschaftspflege Baden-Württemberg, Karlsruhe, 39 : 1—512.
- DRURY W. H. et NISBET I. C. T. (1973): Succession. — J. Arnold Arbor., Boston, (Mass.), 54 : 331—368.
- DU RIETZ G. E. (1921): Zur metodologischen Grundlage der modernen Pflanzensoziologie. — A. Holzhausen, Wien.
- ELLENBERG H. (1953): Physiologisches und ökologisches Verhalten derselben Arten. — Ber. Deutsch. Bot. Ges., Berlin, 65 : 350—361.
- (1982): Vegetation Mitteleuropas mit den Alpen in ökologischer Sicht. 3. ed. — Verl. E. Ulmer, Stuttgart.
- ELLENBERG H. et SNOY M. L. (1957): Physiologisches und ökologisches Verhalten von Ackerunkräutern gegenüber der Bodenfeuchtigkeit. — Mitt. Staatsinst. Allg. Bot. Hamburg, 11 : 47—87.
- GAMS H. (1918): Principienfragen der Vegetationsforschung. Ein Beitrag zur Begriffsklärung und Methodik der Biocoenologie. — Vierteljahrsschrift Naturf. Ges. Zürich, 63 : 293—493.
- GLAHN H. VON (1965): Der Begriff des Vegetationstyps im Rahmen eines allgemeinen naturwissenschaftlichen Typenbegriffes. — Ber. Geobot. Inst. Eidg. Techn. Hochschule Stift. Rübel, Zürich, 36 : 14—27.
- GLEASON H. A. (1917): The structure and development of the plant association. — Bull. Torrey Bot. Club, Lancaster, 44 : 463—481.
- (1926): The individualistic concept of the plant association. — Bull. Torrey Bot. Club, Lancaster, 53 : 7—26.
- GLENN-LERWIN D. C. (1980): The individualistic nature of plant community development. — Vegetatio, The Hague, 43 : 141—146.
- GOODALL D. W. (1954): Vegetational classification and vegetational continua. — Festschr. E. Aichinger (Angew. Pflanzensoz., Wien), Bd. 1 : 168—182.
- GREIG-SMITH P. (1986): Chaos or order — organization. — In: KIKKAWA J. et ANDERSON D. J. [red.]: Community ecology. — Blackwell Sci. Publ., Melbourne, Oxford, London, Edinburgh, Boston et Palo Alto, pp. 19—29.
- HEGG O. (1965): Untersuchungen zur Pflanzensoziologie und Ökologie im Naturschutzgebiet Hochgant (Berner Voralpen). — Beitr. Geobot. Landesaufn. Schweiz, Bern, 46 : 1—188.
- HEMPER C. G. et OPPENHEIM P. (1936): Der Typusbegriff im Lichte der neuen Logik. — Leiden.
- HORN H. S. (1974): The ecology of secondary succession. — Ann. Rev. Ecol. System., Palo Alto, 5 : 25—37.
- (1976): Succession. — In: MAY R. M. [red.]: Theoretical ecology. — W. B. Saunders-Comp., Philadelphia et Toronto.
- HULST R. van (1980): Vegetation dynamics or ecosystem dynamics: dynamic sufficiency in succession theory. — Vegetatio, The Hague, 43 : 147—151.
- KOLMAN A. (1947): Logika. — Praha.
- LENOBLE F. (1926): A propos des associations végétales. — Bull. Soc. Bot. France, Paris, 73 : 873—893.
- LJUBIŠČEV A. A. (1971): O kriterijach realnosti v taksonomii. — In: Informacionnyje voprosy semiotiki, lingvistiki i avtomatičeskogo perevoda, 1 : 67—82, Moskva.
- MCINTOSH R. P. (1981): Succession and ecological theory. — In: WEST D. C., SHUGART H. H. et BOTKIN D. B. [red.]: Forest succession. — New York, Heidelberg et Berlin.
- MIRKIN B. M. (1986): Čto takoe rastitelnyje soobščestva. — Moskva.
- MORAVEC J. (1969): Succession of plant communities and soil development. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 4 : 133—164.
- MORAVEC J., HUSOVÁ M., NEUHÄUSL R. et NEUHÄUSLOVÁ-NOVOTNÁ Z. (1982): Die Assoziationen mesophiler und hygrophiler Laubwälder in der Tschechischen Sozialistischen Republik. — In: Vegetace ČSSR, A 12, Academia, Praha.
- MUELLER-DOMBOIS D. et ELLENBERG H. (1974): Aims and methods of vegetation ecology. — J. Wiley & Sons, New York, London, Sydney et Toronto.

- NEGRI G. (1914): La unita ecologiche fondamentali in fitogeografie. — Atti R. Accad. Sci. Torino, 49 : 1—14. [non vidi]
- NEUHÄUSL R. (1963): Allgemeine Fragen der phytozoologischen Terminologie. — Preslia, Praha, 35 : 302—315.
- NOBLE I. R. et SLATYER R. O. (1980): The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. — Vegetatio, The Hague, 43 : 5—21.
- NOVÁK V. (1986): Fuzzy množiny a jejich aplikace. — Praha.
- ODUM E. P. (1969): The strategy of ecosystem development. — Science, Lancaster, 164 : 262—270.
- OLSEN C. (1923): Studies in hydrogen-ion concentration of the soil and its significance to the vegetation, especially to the natural distribution of plants. — Compt. Rend. Trav. Labor. Carlsberg, 77 : 1—160.
- PETTER R. K. et CHRISTENSEN N. L. (1980): Succession: a population process. — Vegetatio, The Hague, 43 : 131—140.
- PICKETT S. T. A. (1982): Population patterns through twenty years of oldfield succession. — Vegetatio, The Hague, 49 : 45—59.
- RAMENSKIJ L. G. (1910): O sravnitel'nom metode ekologičeskogo izučeniya rastitel'nyh soobščestv. — Dnevnik XII Sjezda Russ. Jestestvoispyt. i Vračej, Otd. II, 9 : 389—390, Moskva. [non vidi]
- (1924): Osnovnyje zakonomernosti rastitel'nogo pokrova i ich izučenie. — Vestn. Opytn. Dela, pr. 37—73, Voronež. (Cit. ex: RAMENSKIJ L. G. (1971): Izbrannyje raboty. — Nauka, Leningrad.)
- RAMENSKY L. G. (1930): Zur Methodik der vergleichenden Bearbeitung und Ordnung von Pflanzenlisten und anderen Objekten, die durch mehrere, verschiedenartig wirkende Faktoren bestimmt werden. — Beitr. Biol. Pfl., Breslau, 18 : 296—304. [non vidi]
- SOHMDT W. (1981): Ungestörte und gelenkte Sukzession auf Brachäckern. — Scr. Geobot., Göttingen, 15 : 1—199.
- SCHOENER T. W. (1986): Mechanistic approaches to community ecology: a new reductionism? — Amer. Zool., 26 : 81—106.
- TANSLEY A. G. (1920): The classification of vegetation and the concept of development. — J. Ecol., Cambridge, 8 : 118—149.
- (1935): The use and abuse of vegetational concepts and terms. — Ecol., New York, 16 : 284—307.
- TÜXEN R. (1955): Das System der norwestdeutschen Pflanzengesellschaften. — Mitt. Flor.-soz. Arbeitsgem., Stolzenau/Weser, N. F. 5 : 155—176.
- ULRICH B. (1984): Stability and destabilization of Central European forest ecosystems — a theoretical, data based approach. — In: COOLEY J. H. et GOLLEY F. B. [red.]: Trends in ecological research for the 1980s. — Nato Conf. Ser., New York et London, 7 : 217—237
- VASILEVIČ V. I. (1969): Statistické metody v geobotanice. — Nauka, Leningrad.
- WÄRGER M. J. A. (1974): The place of the Zürich-Montpellier method in vegetation science. — Folia Geobot. Phytotax., Praha, 9 : 99—109.
- WEST D. C., SHUGART H. H. et BOTKIN D. B. [red.] (1981): Forest succession. — Springer-Verlag, New York, Heidelberg et Berlin.
- WESTHOFF V. (1970): Vegetation study as a branch of biological science. — In: VENEMA H. J., DOING H. et ZONNEVELD I. S. [red.]: Vegetatiekunde als syntetische Wetenschap. — Miscel. Papers, Landbouwhogeschool Wageningen, 5 (1970) : 11—30.
- (1972): Die Stellung der Pflanzensoziologie im Rahmen der biologischen Wissenschaften. — In: VAN DER MAAREL E. et TÜXEN R. [red.]: Grundfragen und Methoden in der Pflanzensoziologie. — Ber. Int. Sympos. IVV., Verl. Dr. W. Junk, N. V., Den Haag, pp. 1—12.
- WHITE J. (1985): The population structure of vegetation. — In: WHITE J. [red.]: The population structure of vegetation. — In: LIETH H. [red.]: Handbook of vegetation science. Dordrecht.
- WHITMORE T. C. (1982): On pattern and process in forests. — In: NEWMAN E. I. [red.]: The plant community as working mechanism. — Oxford, London, Edinburgh, Boston, Melbourne, pp. 45—59.
- WHITTAKER R. H. (1951): A criticism of the plant association and climax concepts. — Northwest Sci., Cheney (Wash.), 25 : 17—31.
- (1956): Vegetation of the Great Smoky Mountains. — Ecol. Monogr., Durham, 26 : 1—80.
- (1962): Classification of natural communities. — Bot. Rev., New York, 28 : 1—239.
- (1967): Gradient analysis of vegetation. — Biol. Rev., Cambridge, 42 : 207—264.

Došlo 12. ledna 1988