

EKOLOGICKÉ VLASTNOSTI DŘEVIN

Rozumí se jimi **vztah dřevin k jejich prostředí**,

tj. souhrnu jevů, struktur, energie, živin a organismů obklopujících dřeviny a působících na ně v průběhu života, vývoje a rozmnožování; význam dřevin pro ostatní složky prostředí není předmětem této kapitoly.

Složky prostředí (ekologické faktory) se dělí na:

- **abiotické**
 - klimatické
 - orografické (relief)
 - edafické (půdní; zčásti, bez biotické složky)
- **biotické**
 - **rostlinné** (fytogenní)
 - **přímé**
 - **mechanické** (vzájemné ošlehávání sousedících dřevin, škrťící účinek ovíjivých lián, poskytování opory liánám atd.)
 - **fyzilogické** (symbióza s mikroorganismy, poloparazitismus, parazitismus, srůstání kořenů, allelopatie)
 - **nepřímé** (modifikace abiotických faktorů: stínění, odebrání vody a živin z půdy)
 - **živočišné** (zoogenní) (opylování, šíření semen, požer a jiné mechanické poškozování atd.)
- **antropické** (sběr plodů, vypalování, pastva, orba, kosení, hnojení, odvodňování, zavodňování, obhospodařování lesů, imise atd.).

1. Ekologická konstituce dřevin

Každý druh je z ekologického hlediska integrovanou soustavou adaptací na stanovištní podmínky, ve kterých je schopen růst.

O výskytu rostlinných druhů v přirozených společenstvech rozhoduje jejich:

- **Ekologická amplituda**, tj. rozsah tolerance vůči jednotlivým ekologickým faktorům abiotického původu.
Jejich optimální úroveň se nazývá **fyzilogické optimum** – prosperita rostlin je při ní nejlepší, pokud nejsou v konkurenci s jinými druhy.
- **Konkurenční schopnost**, jejíž podstatou jsou **negativně působící** přímé i nepřímé **vztahy** mezi rostlinami (viz fytoenní složky prostředí).

O její úrovni v přirozených podmínkách **rozhoduje** především:

- výška
- rychlost růstu
- dožívaný věk
- schopnost snášet a vytvářet stín.

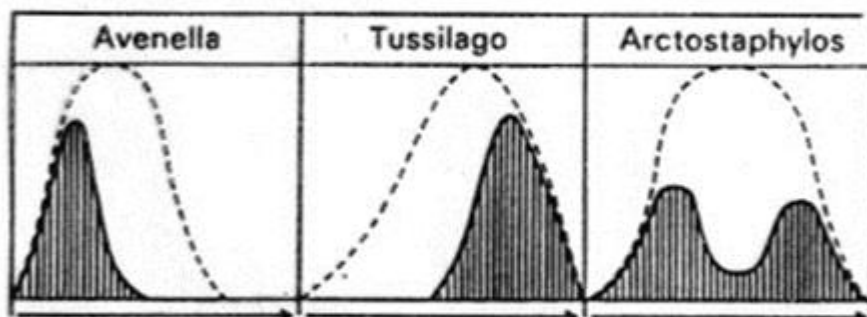
U mnoha rostlin je fyziologické optimum obdobné – řada z nich má proto v důsledku menší konkurenční schopnosti **těžiště přirozeného výskytu** mimo toto své fyziologické optimum.

Hovoříme potom o **ekologickém optimu** - výslednici ekologické amplitudy a konkurenční schopnosti druhu.

Ze znalosti těžiště přirozeného výskytu rostliny proto nemusí vyplývat znalost fyziologického optima a celé ekologické amplitudy.

Poznámka: výše uvedená ekologická amplituda bývá někdy označována jako **fyziologická amplituda** (Roloff aj., 2013) a pod pojmem *ekologická amplituda* se rozumí (ve srovnání s fyziologickou amplitudou) zpravidla omezená oblast stanovištních faktorů, ve kterých se rostlina přirozeně vyskytuje, tedy v konkurenci s jinými druhy.

Posun ekologického optima v rámci ekologické amplitudy v důsledku konkurence jiných druhů u *Avenella flexuosa*, *Tussilago farfara*, *Arctostaphylos uva-ursi* (upraveno dle Ellenberga, 1982)

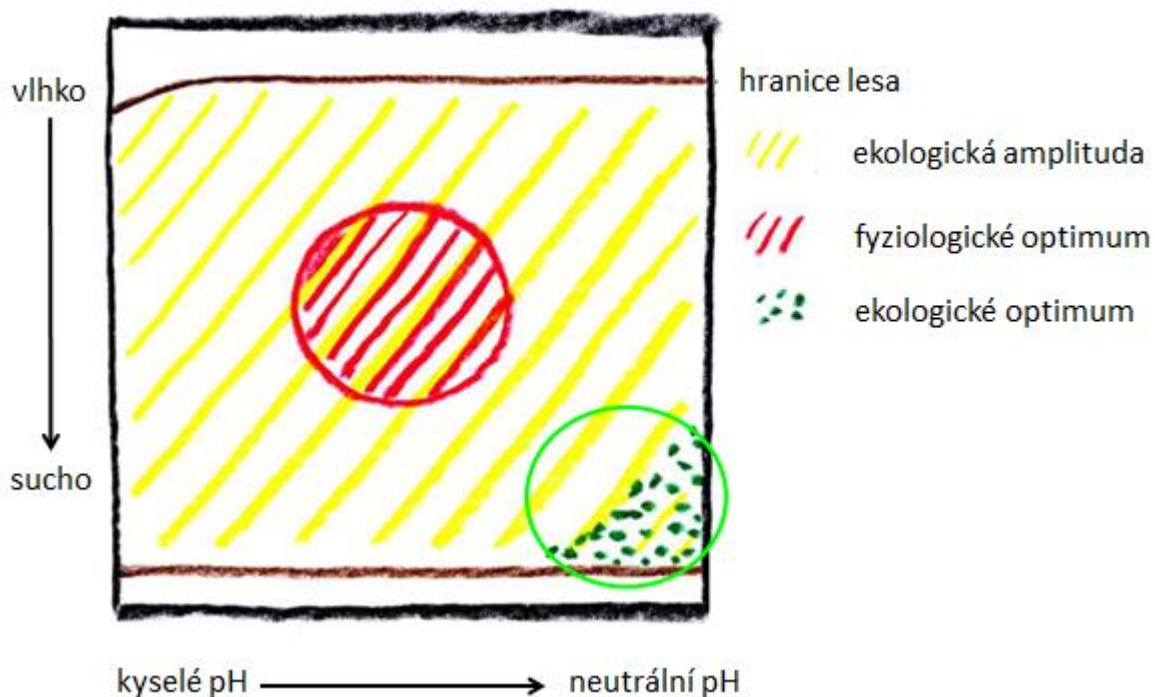


Přerušovaná čára: závislost růstu na pH bez vlivu konkurence

Plná čára: závislost růstu na pH při vlivu konkurence

Šipka na ose x: zvyšující se hodnota pH

Ekologický diagram *Sorbus torminalis*
(upraveno dle Roloffa, 2013)



Ve střední Evropě je na velké většině území **přírozeným společenstvem les**.

Většina domácích i cizích **dřevin pěstovatelných u nás** pochází z **lesních společenstev**, nebo alespoň (mnohé keře) z jejich světlín a okrajů.

Na lesní prostředí se adaptovaly → k pochopení jejich ekologické konstituce si je třeba uvědomit:

- podmínky pro výskyt lesa
- způsob vzniku lesního společenstva a změny jeho struktury
- ekologické vztahy v lesním společenstvu
- koloběh látek v lesním společenstvu.

1.1. Podmínky pro výskyt lesa

Jsou **dvě základní**:

- **délka vegetačního období** (průměrná denní teplota nejméně 10 °C) alespoň 1 měsíc v roce
- **minimální míra vlhkosti** - humidní nebo semihumidní klima.

Jsou-li tyto podmínky splněny, pak dlouhověkost a vzrůstnost dřevin vede k tomu, že se les prosadí oproti ostatním rostlinným formacím.

Především **v závěrečných sukcesních stádiích vytváří les na hranici své existence** relativně **uzavřenou frontu** – rozvolněná hranice je obvykle důsledkem lidské činnosti (např. pastevectví) nebo odrazem velké heterogenity stanoviště (např. hloubky půdy).

Podmínkou výskytu lesa, především na hranici jeho existence, je i **vytváření specifických stanovištních podmínek** → zvláště **mikroklimatu jeho interiéru**.

1.2. Vznik lesa a změny jeho struktury

Vznik a další existence lesa spojeny s řadou změn jeho struktury, vyplývajících:

- z působení vnějšího prostředí
- z existence a životních pochodů samotných rostlin.

Z hlediska ekologie dřevin mají největší význam:

- ekologická sukcese
- cyklické změny struktury společenstva
- sekulární vývoj.

1.2.1. Ekologická sukcese

Vývojový děj, kterým vzniká z bezlesí lesní společenstvo.

Trvá obvykle desítky až stovky let a **probíhá necyklicky** určitým směrem.

Charakterizována sledem na sebe navazujících změn základních charakteristik společenstva (především druhového složení).

Příčina těchto změn → stávající společenstvo rostlin mění prostředí a vytváří tak příhodné podmínky pro jiné (náročnější) populace rostlin.

Relativně konečný článek řetězce těchto změn (sukcesních stádií) **se nazývá klimaxové stadium** → dosaženo rovnováhy mezi biotickou a abiotickou složkou ekosystému.

Bezlesé stanoviště jsou schopné osídlit tzv. **pionýrské dřeviny**.

Z našich keřů např. *Sorothamnus scoparius*, *Corylus avellana*, *Sambucus racemosa*, *S. nigra*, *Prunus spinosa* aj.

Z domácích stromů např. *Sorbus aucuparia*, *Betula pendula*, *Salix caprea*, *Populus tremula* aj.

Pionýrské dřeviny charakterizuje:

- rychlý růst (obzvláště v mládí) a časná kulminace běžného ročního přírůstu
- relativně menší konečné rozměry
- relativní krátkověkost
- brzká a častá plodnost
- produkce velkého množství lehkých, především větrem snadno šířitelných semen, dobře a rychle klíčících
- vysoký poměr nadzemní k podzemní části
- velká schopnost reiterace (viz Dendrologie I, Architektura nadzemní části dřevin)
- (u části druhů) rychlé vegetativní množení a šíření
- „vícevrstevná“ koruna a šroubovitě postavení listů (viz Dendrologie I, List)
- světlomilnost (již od mládí) a s ní související omezená schopnost zastínit
- vyšší tolerance ke změnám klimatu
- vyžadují nebo alespoň snášejí prostředí výrazně odlišné od podmínek lesa:
 - intenzivní sluneční záření a proudění vzduchu
 - velké kolísání teplot, častější pozdní mrazíky
 - minerální půdy chudé na humus
 - půdy málo mikrobiálně aktivní (např. bez mykorrhizních hub).

Pionýrské druhy připravují stanoviště pro náročnější druhy tím, že:

- obohacují půdu organickými látkami
- kypří horní vrstvy půdy
- mírní mikroklimatické výkyvy volné plochy a snižují nebezpečí pozdních mrazíků.

Světlomilné **pionýrské dřeviny propouští k půdě dostatek světla a tak umožňují uchycení dřevin dalších sukcesních stádií** – mimo jiné tolerantnějších k zastínění a schopnějších více zastínit půdu.

Následná sukcesní stadia se zpočátku vyvíjejí pod řídkým krytem pionýrských dřevin, svými silněji stínícími korunami je postupně potlačují, až samy převládnou.

Sukcese pokračuje obdobně až do klimaxového stadia.

Protože je rovnováha tohoto stadia určena především klimatickými podmínkami, označuje se také jako **klimatický klimax**.

Charakter klimaxu určují dřeviny, tzv. **edifikátory**, které ve většině vlastností protikladem pionýrských dřevin (viz výše), především:

- jsou schopné poměrně rychle dosáhnout velké výšky
- dožívají se relativně vysokého věku
- pozdní a méně pravidelná plodnost
- semena těžší, u části druhů šířená zvěří
- nízký poměr nadzemní k podzemní části
- citlivější ke změnám klimatu
- „jednovrstevná“ koruna, dvojřadé postavení listů
- vysoká tolerance k zastínění (přinejmenším v mládí) a s tím související vysoká schopnost zastínit; čím příznivější stanoviště, tím taxony stinnějšího charakteru
- citlivější na změnu klimatu
- snáší hůře prostředí výrazně odlišné od podmínek lesa.

Má-li být dosaženo klimatického klimaxu, musí být dosaženo i závěrečného stadia ve vývoji půd.

Zabrzdný půdní vývoj (mělké kamenité půdy, písky, nivní půdy) **může sukcesní vývoj "zablokovat" před dosažením klimatického klimaxu.**

Tato stadia jsou trvalá a nazývají se **blokována sukcesní stadia** nebo **edafický klimax**.

Blokovaná sukcesní stadia lze očekávat i na plošně omezených stanovištích, kde se nemůže vytvořit charakteristické lesní mikroklima.

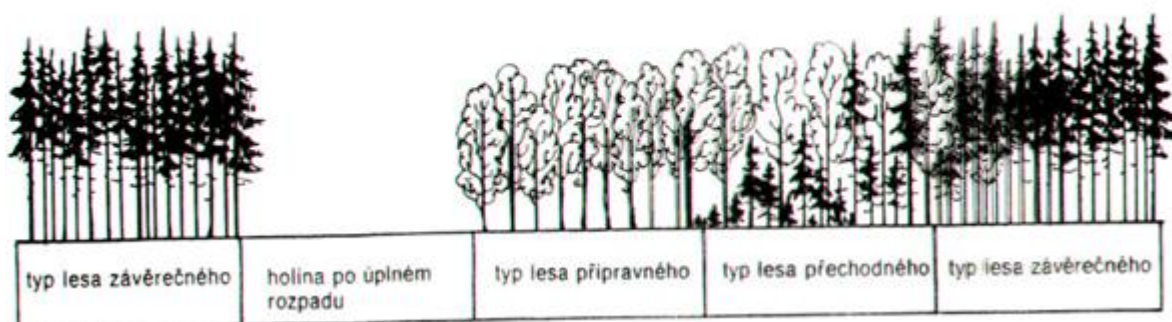
Postavení jednotlivých stromů v sukcesi (Meyer, 1982):

- **Pionýrské dřeviny:**
 - **Domácí** – *Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus tremula*, *Salix* sp. div., *Sorbus aucuparia*.
 - **Severoamerické** – *Populus tremuloides*, *P. deltoides*, *P. heterophylla*, *Betula populifolia*, *Robinia pseudoacacia*, *Salix* sp. div., *Larix laricina*, *Pinus banksiana*.
- **Ještě vlastnosti pionýrských dřevin, ale vyskytují se i v dalších sukcesních stadiích; na nepříznivých stanovištích i jako součást závěrečného sukcesního stadia.**
 - **Domácí** – *Acer campestre*, *Alnus glutinosa*, *A. incana*, *Larix decidua*, *Pinus sylvestris*, *Sorbus aria*, *Sorbus torminalis*.
 - **Severoamerické** – *Betula papyrifera*, *Prunus serotina*, *Juglans nigra*, *Carya* sp. div., *Liriodendron tulipifera*, *Liquidambar styraciflua*, *Pinus ponderosa*.
- **Druhy středních sukcesních stadií, popřípadě na středně bohatých stanovištích součást závěrečného společenstva.**
 - **Domácí** – *Acer platanoides*, *Malus sylvestris*, *Quercus petraea*, *Q. robur*, *Tilia cordata*, *Ulmus minor*, *U. glabra*.

- **Severoamerické** – *Ulmus americana*, *Fraxinus americana*, *Quercus velutina*, *Q. rubra*, *Q. alba*, *Betula alleghaniensis*, *Pinus strobus*, *Sequoiadendron giganteum*, *Pseudotsuga menziesii*.
- **Druhy závěrečného sukcesního stadia na středních až dobrých bonitách půdy, příležitostně na nejlepších stanovištích jako článek středních sukcesních stadií.**
 - **Domáci** – *Acer pseudoplatanus*, *Carpinus betulus*, *Fraxinus excelsior*, *Picea abies*, *Taxus baccata*, *Tilia platyphyllos*.
 - **Severoamerické** – *Acer macrophyllum*, *A. saccharinum*, *A. rubrum*, *Aesculus sp. div.*, *Tilia sp. div.*, *Picea glauca*, *P. sitchensis*, *Abies concolor*.
- **Druhy závěrečných sukcesních stadií na nejlepších stanovištích.**
 - **Domáci** – *Abies alba*, *Fagus sylvatica*.
 - **Severoamerické** – *Ostrya virginiana*, *Ilex opaca*, *Cornus florida*, *Acer saccharum*, *Fagus grandifolia*, *Tsuga heterophylla*, *Abies balsamea*.

Vznik lesa sekundární sukcesí

(upraveno dle Korpeřa, 1979)



1.2.2. Cyklické změny struktury společenstva

Tyto cykly trvají většinou jedno až několik století a odehrávají se v klimaxovém společenstvu.

Způsobeny vývojem a stárnutím populací dominantních klimaxových dřevin v lese a umožňují jeho přirozenou obnovu.

Lze je rozdělit do pěti stadií, respektive fází (Míchal a kol., 1992):

- **Fáze obnovy** (zmlazování).

Zmlazují se především edifikátory – vzniká nálet a nárost.

- **Stadium dorůstání.**

Období intenzivního růstu a zvětšování zásoby dřeva. Vyznačuje se maximální výškovou, tloušťkovou i věkovou diferenciací stromových jedinců.

Nejodolnější stadium vůči ohrožení větrem, sněhem a námrazou.

- **Stadium optima (zralosti).**

Rychlost růstu se výrazně zpomaluje, kulminace dřevních zásob edifikátorů, vytváří se (přes různověkost jedinců) semknutý jednovrstevný horizontální korunový zápoj.

Stadium nejvíce ohrožené větrem, sněhem a námrazou.

- **Stadium rozpadu.**

Postupné chátrání a dožívání jedinců horní porostní vrstvy, pokles zásoby dřeva a hromadění stojících i ležících odumřelých kmenů v porostu.

V prosvětleném porostu začíná fáze obnovy další generační vlny dřevin.

- **Fáze dožívání.**

Všeobecný rozpad porostu.

Následná generace dřevin ve stadiu dorůstání.

Obměna generací klimaxového stadia lesa:

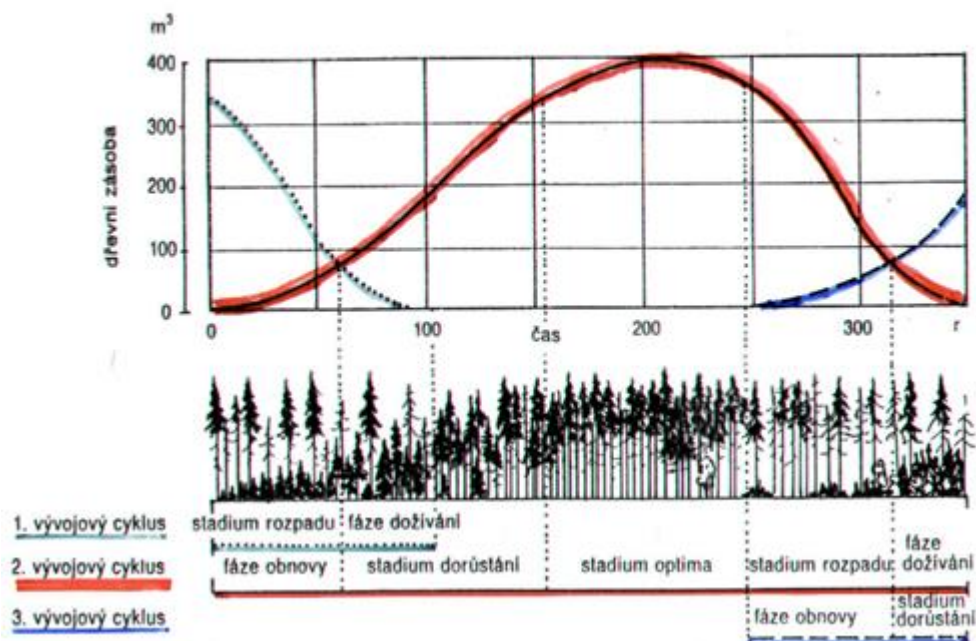
- probíhá mozaikovitě na malých plochách, obvykle do jednoho hektaru a
- může být inspirací pro pěstování a kontinuální obnovu porostů v zahradní a krajinářské architektuře.

Uvedené cykly:

- typické pro přírodní les mírného pásma
- u severského jehličnatého lesa (tajga) zřídka po více generací:
 - dříve či později úplný rozpad lesa – vichřice, požáry:
 - na holině rozklad nahromaděné organické hmoty vážící živiny a bránící vývoji semenáčů, následuje
 - sekundární sukcese.

Cyklické změny struktury klimaxového lesního společenstva – střídání generací dřevin v jeřábové smrčtině

(upraveno dle Korpefa, 1980)



1.2.3. Sekulární vývoj

Změny ve složení vegetace v průběhu tisíců let, způsobené změnami klimatu.

V **poledové době**, tj. asi před 10 000 lety, nastává z útočišť (refugií) v jižnějších oblastech **zpětná migrace jednotlivých druhů**.

Na změnách vegetačního krytu se podílel:

- návrat rostlin, ale také
- plynulé změny klimatu a na nich závislé změny pedologické.

Dřeviny dnes rostoucí společně v přirozených společenstvech:

- mají různé osudy
- vrátily se z různých míst a v různou dobu a
- jejich existence nejsou ani do budoucna neoddělitelně spojeny.

1.3. Ekologické vztahy v lesním společenstvu

K nejdůležitějším patří:

- konkurence
- mykorrhiza.

K dalším náleží:

- symbióza hlízkových bakterií a kořenů
- interakce působené specifickými látkami, vylučovanými rostlinami do okolí, které:
 - ovlivňují růst druhých rostlin (allelopatie)
 - chrání je před parazity a
 - lákají živočichy k opylení nebo roznášení semen
- parasitismus
- srůsty kořenů
- vzájemné vztahy mezi rostlinami a živočichy atd.

1.3.1. Konkurence

Soutěž o:

- omezené zdroje výživy (vodu, minerální látky, sluneční záření) a o
- omezený prostor.

Probíhá jak mezi jedinci různých druhů, tak i v rámci jednoho druhu.

Důsledkem konkurenčního potlačování jsou např.:

- zvětšování, nebo naopak omezování dlouhivého růstu
- zastavení růstu vůbec a nakonec i úhyn jedince
- vytváření stinných listů
- brždění vývoje jedince → nedospěje např. ke generativní fázi.

Konkurenční schopnost je výsledkem kombinace mnoha vlastností, především:

- | | |
|--------------------------------------|-------------------------------------|
| • délka života | • regenerační schopnost |
| • výška | • přitažlivost pro zvěř |
| • rychlost růstu (obzvláště v mládí) | • vlastnosti kořenového systému |
| • schopnost snášet a vytvářet stín | • adaptabilita na změny stanoviště. |

- schopnost generativního a vegetativního rozmnožování a šíření

1.3.2. Mykorrhiza:

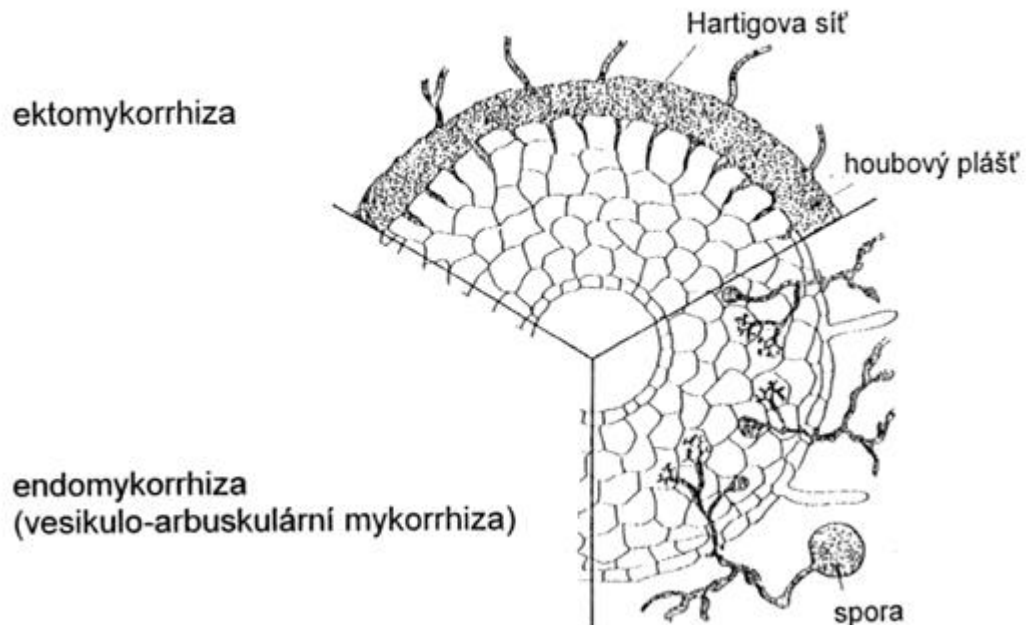
- symbióza kořenů s houbami
- vytváří se na koncových kořincích omezeného růstu
- tyto partie kořenového systému se každoročně obnovují, obnovovat se musí i mykorrhiza
- houby doplňují nebo i zcela nahrazují funkci kořenového vlášení.

Rozeznáváme následující základní typy mykorrhizy:

- **endomykorrhiza:**
 - hyfy hub pronikají do buněk kořenů
 - povrch kořenů je v přímém kontaktu s půdou.
 - dřevina na houbě poměrně málo závislá
 - nejrozšířenější typ
- **ektomykorrhiza:**
 - hyfy hub pronikají pouze do mezibuněčných prostorů kořenů
 - mezi povrchem kořenů a půdou je pletivo hyf, jehož prostřednictvím je přijímána voda a minerální soli
 - rostliny s obligatorní ektomykorrhizou jsou na této symbióze významně závislé → náleží k nim např. naše lesní ekologické dominanty dub, buk, jedle, smrk, habr, borovice lesní.
- **erikoidní mykorrhiza:**
 - především u dřevin čeledi *Ericaceae*
 - vedle znaků specifických vykazuje i kombinaci znaků obou výše uvedených
 - většina dřevin této čeledi roste na velmi chudých stanovištích → její přítomnost je z ekologického hlediska velmi důležitá.

Formy mykorrhizy

(upraveno dle Baldera, 1998, Mejstříka, 1988)



Mykorrhiza přináší rostlině:

- zvýšený příjem živin
- zvýšenou odolnost vůči:
 - kořenovým patogenům
 - toxickým látkám
 - suchu
 - kolísání pH
 - bohatší větvení kořenů (ovlivněním hormonálního systému rostliny).

Pro vznik mykorrhizy důležité:

- **Předpoklady ze strany dřeviny** → dostatečně aktivní fotosyntéza:
 - předpokladem tvorby nových kořenů, na kterých jenom může mykorrhiza existovat
 - asimiláty (cukry) důležité pro houbového partnera.
- **Předpoklady ze strany houbového partnera** → musí být v aktivní formě v blízkosti mladých kořenů.

Aktivitu a počet mykorrhiz ovlivňuje:

- **obsah dusíku v půdě** – optimum je při relativně nízké koncentraci
- **obsah vzduchu v půdě** – mykorrhizy vykazují ve srovnání s kořeny bez houbového partnera vyšší intenzitu dýchání

- **kyselost půdy** – optimum pH 3,5 až 6.

Pro náročné druhy stromů závěrečného sukcesního stadia lesa a řadu druhů středních sukcesních stadií je typická obligatorní ektomykorrhiza – tzn., že je normální vývoj těchto druhů v přirozených podmínkách výrazně spojen se symbiózou.

Přehled mykorrhiz (Meyer, 1982):

- **Dřeviny s endomykorrhizou nebo bez ní** – *Aesculus*, *Ailanthus*, *Celtis*, *Fraxinus*, *Gleditsia*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Metasequoia*, *Morus*, *Platanus*, *Robinia*, *Sambucus*, *Sophora*, *Taxodium*, *Taxus*, *Thuja*.
- **Dřeviny převážně s endomykorrhizou, také s fakultativní ektomykorrhizou** – *Acer*, *Alnus*, *Amelanchier*, *Corylus*, *Crataegus*, *Cupressus*, *Chamaecyparis*, *Juniperus*, *Malus*, *Populus*, *Prunus*, *Pterocarya*, *Pyrus*, *Salix*, *Sorbus*, *Tilia*, *Ulmus*.
- **Dřeviny s fakultativní ektomykorrhizou** – *Betula*, *Carya*, *Castanea*, *Juglans*, *Ostrya*.
- **Dřeviny s obligatorní ektomykorrhizou** – *Abies*, *Carpinus*, *Cedrus*, *Fagus*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*, *Pseudotsuga*, *Quercus*, *Tsuga*.

1.3.3. Symbiosa s mikroorganismy poutajícími vzdušný dusík:

- **baktérie** rodu *Rhizobium*, žijících v hlízkách na kořenech dřevin čeledi *Fabaceae*
- **aktinomycety**, především rodu *Frankia*, žijící v kořenových hlízkách rodů *Elaeagnus*, *Hippophae*, *Alnus*, *Myrica* aj.
 - 1 ha *Alnus glutinosa* získá ročně 50 až 200 kg N₂
- **všechny dřeviny s touto symbiosou se vyznačují velkou nenáročností na obsah dusíku v půdě.**

1.4. Koloběh látek v lesním společenstvu

Všechny lesní půdy mají společný organický horizont (tzv. surový humus) – tj. vrstvu spadlých listů, větví a dalších nadzemních částí dřevin (ročně 2 až 6 tun sušiny na hektar).

Tento opad je v konečné fázi mineralizován a rostliny mohou uvolněné živiny opět přijímat. Malá část živin se do půdy navrácí z odumřelých částí bylinné vegetace, vymýváním korun (listů) dřevin. Určitý podíl živin se do lesního ekosystému dostává ze vzduchu deštěm a spadem pevných částic.

Z přijatých živin dřeviny zabudují trvale do svého těla cca 1/3 až 1/5.

Příklad koloběhu živin v dubo-habro-bukovém lese (Meyer, 1982):

prvek	roční příjem živin (kg/ha)	navrácení živin do půdy opadem a vymýváním korun (kg/ha)
K	69,0	53,0
Ca	201,0	127,0
Mg	1,9	1,3
N	92,0	62,0
S	13,0	8,6
P	6,9	4,7

Listový opad je důležitý článek koloběhu živin v lese:

- Jeho odstraňování může vést k výrazným růstovým depresím – zvláště na chudých půdách.
- Dalším důsledkem odstraňování listového opadu je i snižování obsahu humusu a tím další zhoršování půdních vlastností.
- V hospodářských lesích dochází k narušení koloběhu živin těžbou dřeva. Tento výstup hmoty z ekosystému se výrazně negativně projevuje jen na nejchudších stanovištích.

Studijní materiál pro předmět “dendrologie”

© Miloš Pejchal

MENDELU, Ústav biotechniky zeleně v Lednici, 2016