

Biologická fakulta Jihočeské univerzity,  
České Budějovice.



MAGISTERSKÁ PRÁCE

# Odolnost sukcesních stádií vytěženého rašeliniště k invazím

Marek Bastl  
1996

vedoucí práce: RNDr. Karel Prach CSc.

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracoval samostatně,  
jen s použitím uvedené literatury.

V Českých Budějovicích, 19. 4. 1996

*Bastl*  
.....

# OBSAH

1. Úvod .....	1
1.1. Lokalita .....	2
1.2. Přirozená sukcese vegetace po těžbě rašeliny .....	2
1.3. Některé důležité vlastnosti rašeliny .....	3
2. Metody .....	4
2.1. Nomenklatura .....	4
2.2. Výběr testovaných druhů .....	4
2.3. Laboratorní klíčivost .....	4
2.4. Terénní experiment .....	4
3. Ospravedlnění pokusu .....	11
4. Výsledky .....	12
4.1. Klíčení v laboratorních podmínkách .....	12
4.2. Terénní experiment .....	12
5. Diskuse .....	24
6. Závěr .....	29
Poděkování .....	29
Literatura .....	30

## 1.1. Lokalita

Experiment byl prováděn na nerektivovaných částech v minulosti těžných ploch rašeliniště Branná v Třeboňské pánvi (48° 57' severní šířky; 14° 48' východní délky). Nadmořská výška lokality je 443-445 m.n.m., průměrná roční teplota je 7°C (7.2°C) a průměrné roční srážky přibližně 600-650 mm (580mm)(Anonymus 1958 či měření na lokalitě Mokré louky u Třeboně (v letech 1977-1995) - údaje v závorce). Sledované rašeliniště je prameništěního původu a smíšeného (přechodového) typu (Dohnal et. al. 1965). Rašeliniště bylo již roku 1815 částečně odvodněno, v šedesátých letech 20. století označeno za regenerující (Dohnal et. al. 1965). Poté, po dalším odvodnění, začala velkoplošná mechanizovaná těžba. V současnosti je již velká část rašeliniště vytěžena a rektivována. Zachovaly se pouze menší zbytky po těžbě nerektivovaných ploch různého sukcesního stáří.

## 1.2. Přirozená sukcese vegetace po těžbě rašeliny

Rychlost a průběh sekundární sukcese závisí na rozsahu poškození vegetace a substrátu (Salonen 1994). Sukcese vegetace na nerektivovaných částečně odtěžených rašeliništích se nepřítomností rostlin i životaschopných semen liší od jiných sekundárních sukcesí (Salonen 1990, 1994, cf. Glenn-Lewin & van der Maarel 1992) a v tomto ohledu spíše připomíná sukcese primární (Salonen & Setälä 1992). Všechna živá semena jsou většinou odstraněna těžbou (Salonen 1987). Chybějící semenná banka je jedním z důvodů pomalého uchycování vegetace (Salonen 1987). Důležitý faktor ovlivňující sukcesí (co se týče složení a struktury vegetace) je tedy přísun diaspor z okolí (Salonen & Setälä 1992).

Sukcesní stádia zahrnutá v experimentu patří do suché spontánní sukcesní řady na odvodněném a vytěženém rašeliništi (Bastl 1994).

Mezi typické druhy iniciálních stádií (3 leté plochy) patří např. *Rumex acetosella*, *Scleranthus annuus*, *Senecio sylvaticus*, *Carex flava agg.*, *Lythrum salicaria* atd. Na těchto plochách se objevil i vzácný a v současné době mizející druh *Illecebrum verticillatum*.

Později (8 leté plochy) nastupuje *Molinia coerulea*, která se na určitý čas stává bylinnou dominantou, kterou postupně zatlačují uchycené dřeviny (14 leté plochy), především *Rubus fruticosus*, *Betula pendula* a *Pinus silvestris*.

Se zapojováním porostu dřevin postupně mizí většina rostlin bylinného patra (25 leté plochy).

Po padesáti letech má tato sukcesní řada charakter borobřezového lesa s minimálním podrostem.

Podrobnější studie spontánní sukcese na těžných i nenarušených rašeliništích zpracovali např. Neuhäusl (1992) a Bastl (1994)(pouze těžená).

### 1.3. Některé důležité vlastnosti rašeliny

V této kapitole bych chtěl uvést hlavně vlastnosti spojené s dostupností vody pro rostliny, kterými se rašelinná půda výrazně liší od půd ostatních, a které mají podstatný vliv na osídlování tohoto specifického substrátu.

Následující text je stručným výtahem z prací: Spirhanzl (1951), Ferda & Pasák (1969), Larcher (1988) a Heiskanen (1993).

Obecně je maximální vodní jímavost nejvyšší právě u humusových půd. Poměr hmotnosti při maximálním obsahu vody a suché hmotnosti dosahuje u rašeliništních půd nezdědka hodnot větších než 10. Za mokra je tedy rašelina schopna zachytit nadměrná množství vody, která mohou vyústit v nedostatečnou aeraci. Vysoká nasáklivost do značné míry souvisí s vysokou pórovitostí, která u nezvětralé rašeliny dosahuje až 95% (u rašeliny v účinném horizontu (svrchní horizont s kolísající vlhkostí a aerací) se může snížit pod 90%). Většina pórů v rašelině je kapilárních (maximální kapilární kapacita až 86%), což je velmi nepříznivé vzhledem k dostupnosti vody rostlinám. Voda, pevně vázaná v kapilárách a na koloidních částicích vykazuje výrazně záporný vodní potenciál, a proto je jen velmi obtížně dostupná. Při nízkých vodních potenciálech se u rašeliny navíc výrazně snižuje hydraulická vodivost, a tak se přerušuje potenciální transport vody z hlubších a vlhčích vrstev rašeliny. K vadnutí rostlin na rašeliništní půdě může docházet už při 60% hmotnostním obsahu vody (na písku se vadnutí dostavuje až při 2-3%). Poměr pórů nekapilárního charakteru k pórům kapilárním v svrchních rašelinných horizontech je vyšší (a tudíž pro rostliny příznivější) na odvodněném, vegetací porostlém rašeliništi. Pokud je odvodněné rašeliniště bez vegetace, dochází naopak k zhoršení fyzikálních vlastností rašeliny (např. u odvodněných a velkoplošně těžných rašelinišť).

Co se týče propustnosti, dosahují rašeliništní půdy daleko nižších hodnot než půdy minerální. Na rašeliništi proniká voda snadno jen do hloubky kolem 10 cm od povrchu půdy, a to ještě jen u rašeliniště živého. Více rozložená rašelina (nacházející se mezi povrchovou vrstvou a rozkladem nepostiženým horizontem) propouští vodu velmi obtížně a způsobuje stagnaci srážkové vody. V létě po vydatné srážce je proto povrch rašeliny často přemokřen, kdežto o několik centimetrů hlouběji je obsah vody výrazně nižší. Voda se pak buď odpaří, nebo musí povrchově odtéct. Na přeschlé rašelině, která má hydrofóbní vlastnosti, dosahuje odtokový koeficient (zvláště ve svažitém území) 40-70%.

Rašelina je velmi náchylná k evaporaci, z čehož vyplývají vyšší ztráty vody výparem než v případě jílu či křemenného písku. Pokud srovnáme evapotranspiraci na plochách porostlých a neporostlých, dosahuje v případě nedostatku vláhy vyšších hodnot na plochách porostlých, zatímco při nasycení svrchních vrstev rašeliny vodou je situace opačná.



## 2. Metody

### 2.1. Nomenklatura

Taxony: Rothmaler (1994)

### 2.2. Výběr testovaných druhů

Testované druhy byly vybrány tak, aby reprezentovaly různé životní formy v České republice běžně rozšířených invazních druhů (Pyšek et. al. 1995) s pokud možno dobře dostupnými a rozumně klíčovými semeny. Vybrány byly druhy *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Bidens frondosa*, *Heracleum mantegazzianum*, *Lupinus polyphyllus*, *Physocarpus opulifolius*, *Pinus strobus* a *Robinia pseudoacacia*. Stručné charakteristiky těchto druhů uvádí např. Mihulka (1996).

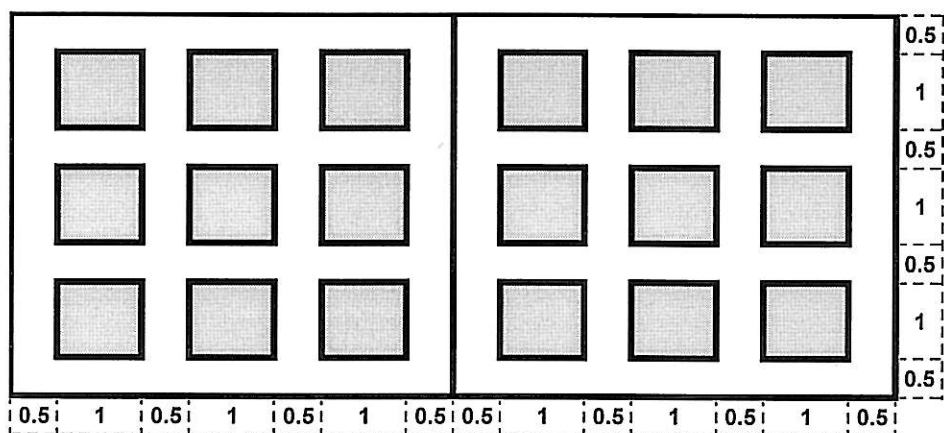
### 2.3. Laboratorní klíčivost

Klíčovost sledovaných druhů byla zkoušena v klimaboxu. Pokus byl založen na počátku března 1995. Denní režim klimaboxu byl 12h světlo při teplotě 20°C a 12h tma při teplotě 15°C. Od každého druhu bylo vyseto 100 semen do tenké vrstvy sterilního sklářského písku v Petriho misce. Během pokusu byla k udržení dostatečné vlhkosti podle potřeby dolévána destilovaná voda. Pokus byl ukončen po šesti týdnech.

### 2.4. Terénní experiment

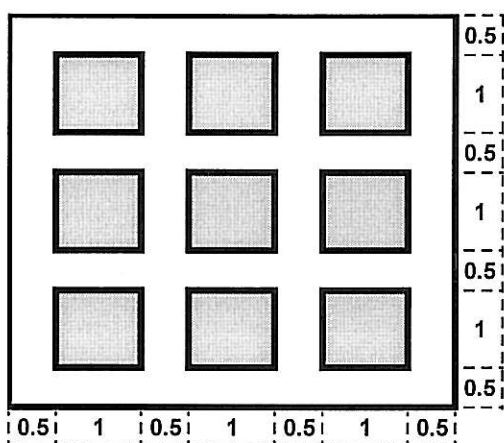
Experiment byl prováděn v čtyřech sukcesních stádiích starých 3, 8, 14 a 25 let. Stáří jednotlivých ploch bylo určeno podle data skončení těžby.

V každém ze sukcesních stádií starých 3 a 8 let byly vytyčeny čtyři plochy o rozměrech 5m x 10m a v jejich rámci 2 x 9 plošek o rozměrech 1m x 1m. Osm z devíti plošek v každé polovině velké plochy bylo použito pro výsev jednoho z osmi sledovaných invazních druhů a zbylá ploška byla ponechána jako kontrolní. Rozložení jednotlivých plošek v rámci hlavních ploch znázorňuje **obr. 1**.



**Obr. 1.** Vzhled pokusných ploch v 3 a 8 let starých sukcesních stádiích. Pokusné plošky jsou zvýrazněny tmavší barvou. Čísla po stranách udávají rozměry jednotlivých částí v metrech.

V každém ze sukcesních stádií starých 14 a 25 let byly vytyčeny čtyři plochy o rozměrech 5m x 5m a v jejich rámci vždy 9 plošek o rozměrech 1m x 1m. I zde byla ponechána vždy jedna z devíti plošek jako kontrolní. Rozložení jednotlivých plošek v rámci hlavních ploch v tomto případě znázorňuje **obr. 2**.



**Obr. 2.** Vzhled pokusných ploch v 14 a 25 let starých sukcesních stádiích. Pokusné plošky jsou zvýrazněny tmavší barvou. Čísla po stranách udávají rozměry jednotlivých částí v metrech.

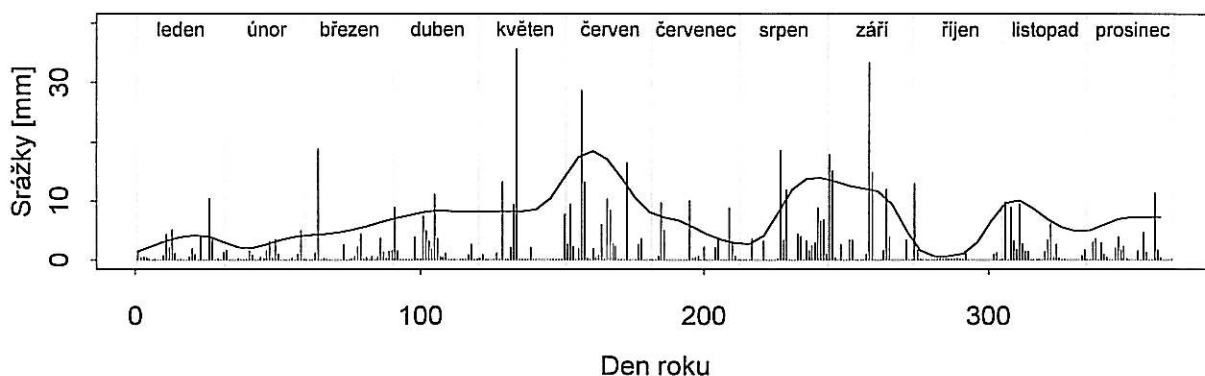
Do které z plošek bude vždy jeden z osmi sledovaných invazních druhů vyset bylo určeno generováním náhodných čísel.

Jedna (náhodně zvolená) polovina z velké plochy u stádií starých 3 a 8 let byla během vegetace zalévána. To objasňuje rozdílný design ploch a tudíž dvojnásobný počet plošek pro každý vysévaný druh (z důvodů zachování stejného počtu opakování při porovnávání nezalévaných ploch mezi sukcesními stádií) v dvou nejmladších sukcesních stádiích. Jelikož bylo v pokusu počítáno s relativně velkými dávkami závlakové vody, bylo použito (pro pokus jistě ideálnější) destilované vody, kvůli předpokládané vysoké spotřebě a problémy s dopravou, zavrženo. K zalévání byla použita voda z nedalekého melioračního příkopu s těmito charakteristikami:

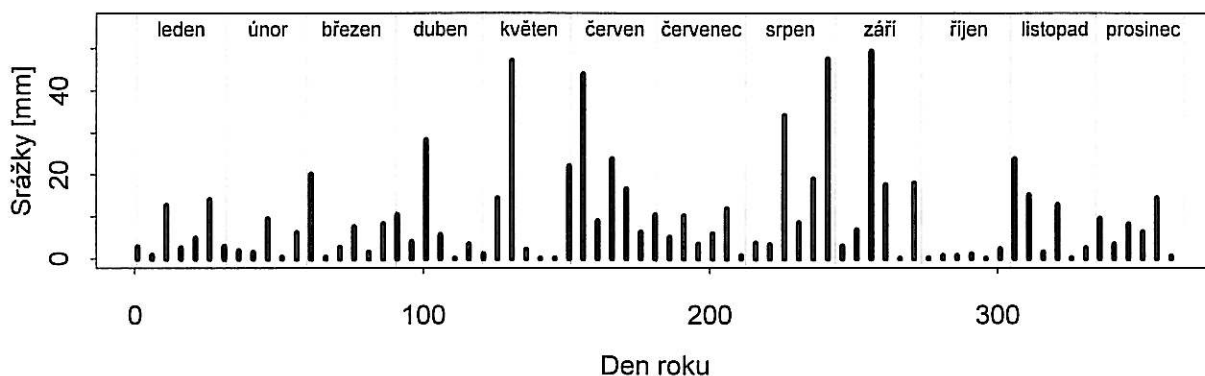
konduktivita –  $200 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ , pH – 5,6. Především vzhledem k obsahu iontů, který odráží právě hodnota konduktivity, ji nelze považovat za přímo srovnatelnou s vodou srážkovou. Chemický rozbor vody nebyl proveden. Proto je třeba připustit možnost, že zalévání s sebou kromě zvýšení vlhkosti rašeliny neslo i další efekty (např. mírné hnojení). Po roce experimentu však nebyl nalezen průkazný rozdíl v konduktivitě povrchové vrstvy rašeliny zaléváných a nezaléváných ploch (v obou případech hodnoty okolo  $300 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ). K zalévání bylo, z důvodů těžké přístupnosti vody v melioračním příkopu a jejího velkého potřebného množství, užíváno motorového čerpadla. Cílem zalévání bylo pokusit se simulovat vlhkostní podmínky v srážkově nadprůměrném roce bez výrazného období sucha a tím pádem snížit nepříznivé důsledky přesychání rašeliny na semenáčky invazních druhů. Dvě nejstarší sukcesní stádia zalévána nebyla. Hlavním důvodem byl předpokládaný malý vliv kvůli (oproti mladším sukcesním stádiím) méně významnému kolísání vlhkosti substrátu a pravděpodobné limitaci růstu a přežívání semenáčků způsobené nedostatkem světla a taktéž obtížná technická a časová proveditelnost.

Průběh srážek v roce 1995 ukazuje **obr. 3**.

### Rok 1995 - dny



### Rok 1995 - pentády

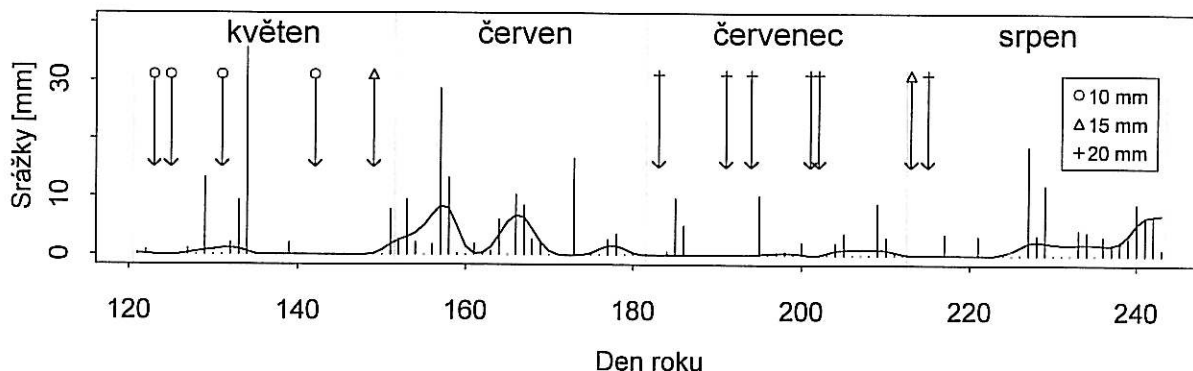


**Obr. 3.** Distribuce srážek na Mokřích loukách u Třeboně v sezóně 1995. Horní obrázek ukazuje denní množství srážek a vyhlazenou křivku ročního průběhu srážek. Na dolním obrázku jsou vynesena kumulovaná množství srážek vždy za pětidenní období. *(Podle údajů K. Práche)*

Použitá meteorologická data o srážkovém a teplotním režimu dané oblasti byla získána z měření Botanického ústavu AV ČR v Třeboni na lokalitě Mokré louky u Třeboně (427 m.n.m.), která je vzdálena 7 km vzdušnou čarou od rašeliniště Branná. Vzhledem k nevelké vzdálenosti a malému rozdílu v nadmořské výšce považují data za přímo použitelná.

Termíny zalévání spolu s množstvím závlivkové vody na  $1\text{m}^2$  ukazuje **obr. 4**.

### Vegetační sezóna 1995 - zalévání

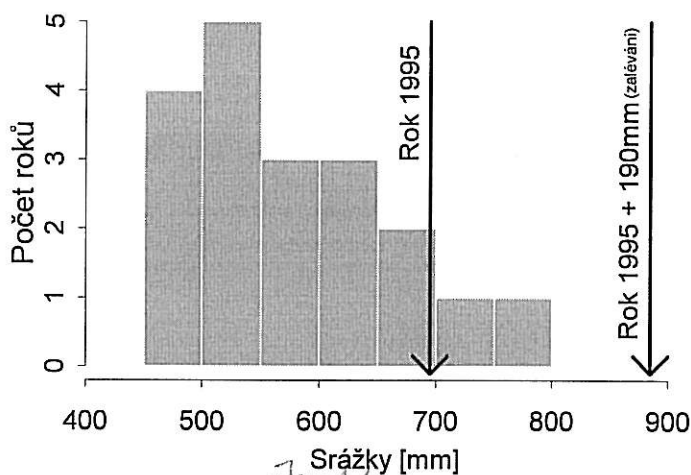


**Obr. 4.** Zalévání pokusných ploch v průběhu vegetační sezóny 1995. Jednotlivé termíny zalévání ukazují šipky. Množství vody použité při jednotlivých zaléváních vysvětluje legenda ( $1\text{mm} = 1\text{ l.m}^{-2}$ ).

Termíny zalévání byly voleny tak, aby pomohly semenáčkům překlenout období sucha v průběhu vegetační sezóny. Celkové množství závlivkové vody za celou vegetační sezónu bylo  $190\text{ l na }1\text{m}^2$ , tedy  $190\text{ mm}$ . Což přičteno k celkové sumě srážek za rok 1995 jež činila  $695\text{ mm}$  (srážkově nadprůměrný rok) znamená  $885\text{ mm}$ . Tato hodnota převyšuje maximální zaznamenané srážky dané oblasti během let 1977 - 1995 asi o  $100\text{ mm}$  a v dlouhodobějších pozorováních by se pravděpodobně mohla vyskytnout.

Naměřené srážkové úhrny za posledních 19 let ukazuje **obr. 5**.

### Celkové roční srážky



**Obr. 5.** Histogram celkových ročních srážek na lokalitě Mokré louky u Třeboně v letech 1977-1995. Celkové srážky v roce 1995 a součet množství srážkové a závlivkové vody za tentýž rok ukazují šipky.

Z histogramu (**obr. 5.**) je patrné velké kolísání v ročním úhrnu srážek. Minimální zaznamenané množství bylo 460 mm a maximální dosáhlo hodnoty 770 mm. Rozdíl mezi maximální a minimální hodnotou tedy činil přibližně 310 mm, což jsou 2/3 minimálních ročních srážek. Tato hodnota spolu z histogramem ukazuje na velké kolísání v úhrnu ročních srážek.

Všechny sledované druhy kromě *Physocarpus opulifolius* a *Robinia pseudoacacia* byly vysety 23. března 1995. Zbylé dva, kvůli silné náchylnosti semenáčků k mrazu, až po pomnutí největšího nebezpečí mrazového poškození 3. května 1995. Semena byla vysévána rovnoměrně na povrch pokusných plošek. K přilnutí semen k povrchu plošek byly výsevy jednorázově zality 10l vody na 1m<sup>2</sup>. Počet vysévaných semen na 1m<sup>2</sup> (pro jednotlivé druhy) je uveden v **tab. 1**.

## Sběr dat

Na všech plochách byla měřena výška hladiny podzemní vody a to jednorázově 24. července 1994 v sondách vytvořených za pomoci zemního vrtáku. Naměřené hodnoty se příliš nelišily a na všech plochách se pohybovaly okolo 1m pod povrchem (Bastl 1994). Mocnost po těžbě zbylých vrstev rašeliny byla přibližně 130 - 150 cm. Konduktivita a pH povrchové vrstvy rašeliny (0-5cm) v jednotlivých pokusných plochách byly měřeny v dubnu 1996, ve vzorku skládajícím se z jednoho hmotnostního dílu vysušené rašeliny a deseti hmotnostních dílů destilované vody, při teplotě 20 °C.

Od počátku května 1995 do začátku srpna 1995 byly v přibližně desetidenních intervalech sčítány semenáčky sledovaných invazních druhů v jednotlivých 1m<sup>2</sup> velkých ploškách. Před posledním sčítáním v první dekádě září 1995 byl interval jeden měsíc, protože počty semenáčků se již v této době měnily jen velmi pozvolna a častější sledování by nemělo význam.

19. července 1995 byly pořízeny fytoocenologické snímky zalévaných i nezalévaných ploch nejmladšího sukcesního stádia. Pokryvnosti jednotlivých druhů byly odhadovány přímo v procentech. Do celkových pokryvností porostu nebyly zahrnuty pokryvnosti vyšetých invazních druhů, jelikož v následných analýzách byly používány jako proměnné závislé právě na celkových pokryvnostech.

20. července 1995 byly odhadnuty pokryvnosti opadu (L), bylinného patra (E<sub>1</sub>), keřového patra (E<sub>2</sub>) a taktéž všech porostních pater dohromady (E) pro každou z plošek ve všech sukcesních stádiích. Pokryvnost mechového patra byla na všech sledovaných plochách nulová.

21. července 1995 byly odhadnuty pokryvnosti invazních druhů ve všech experimentálních plochách.

Jelikož se pokusné plochy nelišily pouze počtem přeživších semenáčků, ale i jejich biomasou, byl zvolen jeden druh, u kterého byla na konci vegetační sezóny (30. srpna 1995) odebrána biomasa. Vybrán byl *Bidens frondosa*, jelikož je jediným zástupcem jednoletých invazních druhů použitých v experimentu. Biomasa byla sušena 24h při 85°C a poté zvážena na analytických vahách.



Semenáčky ostatních druhů byly na lokalitě ponechány, poněvadž je plánováno pokračování v sledování jejich přežívání. A to jednak přežití zimy, další vymírání během vegetační sezóny 1996 i případné nové klíčení doposud nezešlých semen z původního výsevu. 5/3/

## Statistické zpracování dat

Pro vyhodnocení dat byly použity metody mnohorozměrné analýzy dat a některé metody moderní regresní analýzy.

Většina analýz byla provedena v programech **S-plus** ver. 3.3 (Statistical Sciences 1995a,b), **Canoco** ver. 3.10 (ter Braak 1990) (grafické výstupy **Canodraw** ver. 3.0 (Šmilauer 1992)) a **Twinspan** (Hill 1979).

## Mnohorozměrné analýzy

Z počtů semenáčků invazních druhů při posledním odběru byla pro každou sledovanou plochu vytvořena mnohorozměrná proměnná a ta dále analyzována s použitím ordinace a klasifikace. a7,

## Ordinace

V programu Canoco bylo v tomto případě použito nepřímé gradientové analýzy DCA (Detrended Correspondence Analysis) i přímé gradientové analýzy CCA (Canonical Correspondence Analysis), které obě předpokládají unimodální odpověď druhu na gradienty prostředí (Jongman et. al. 1987) a přímé gradientové analýzy RDA (Redundancy Analysis), která předpokládá lineární odpověď druhu na gradient prostředí (Jongman et. al. 1987). V CCA bylo jako proměnných použito sukcesního stáří a zalévání či pouze sukcesního stáří. V RDA byla proměnná zalévání a pomocná proměnná (covariable) sukcesní stáří (tím byla z dat odstraněna diference ploch způsobená různým sukcesním stářím a byl popisován pouze vliv zalévání).

S použitím gradientové analýzy byly dále vyhodnoceny fytoocenologické snímky pořízené na všech plochách nejmladšího sukcesního stádia. V tomto případě bylo použito nepřímé gradientové analýzy PCA (Principal Components Analysis) a přímé gradientové analýzy RDA (Redundancy Analysis), jež obě předpokládají lineární odpověď druhu na gradient prostředí (Jongman et. al. 1987). Jako proměnná bylo u RDA použito pouze zalévání. V grafickém výstupu RDA je zobrazena pouze 1/3 z celkového počtu druhů použitých v analýze. Jsou to ty druhy, jejichž chování v datech je nejlépe popsáno prvými dvěma ordinačními osami.

V obou případech použití přímých gradientových analýz byl k otestování statistické významnosti vztahu mezi druhovými daty a vysvětlujícími proměnnými použit Monte-Carlo permutační test (ter Braak 1990).

## Klasifikace

**Hierarchická divisivní klasifikace** (Two way species indicator analysis), užitá pro klasifikaci ploch, byla provedena v programu Twinspan. Tento program dichotomicky dělí soubor odshora a každé dělení provází indikačními druhy. (Zadané hodnoty byly tyto: počet dělení: 4; minimální velikost skupiny pro dělení: 5; hladina, podle které bylo dělení provedeno: 10 semenáčků.)

**Hierarchická aglomerativní klasifikace** (Cluster Analysis), užitá pro klasifikaci ploch i druhů, byla provedena v programu S-plus. Použitá klastrovací metoda byla „average linkage“ (Orlóci 1975). Vzdálenost byla počítána jako Euklidovská. Do této analýzy bylo možno zahrnout (na rozdíl od předchozích) i plochy, na kterých se v závěru sezóny již nevyskytovaly semenáčky žádného ze sledovaných druhů. Původní data byla v tomto případě upravena převedením závěrečných počtů semenáčků každého druhu na nulový průměr a jednotkovou varianci. Tato standardizace byla provedena z důvodu vyrovnání vlivu jednotlivých druhů, primárně se lišících v absolutních počtech.

## Regresní analýzy

### Zobecněné lineární modely

K modelování závislosti počtů semenáčků (maximálních či na konci vegetační sezóny) jednotlivých invazních druhů na různých proměnných bylo použito zobecněných lineárních modelů (Generalized Linear Models (GLM)) s příslušnou (pro daný typ distribuce stochastické složky modelu) kanonickou link funkcí (McCullagh & Nelder 1989) implementovaných v programu S-plus.

Distribuce hodnot počtu semenáčků byla považována za Poissonovu (např. Zar 1984, Sokal & Rohlf 1995). Distribuce hodnot přežívání semenáčků, vyjádřeného proměnnou vzniklou jako podíl počtu semenáčků daného druhu v určité plošce při posledním sčítání v září roku 1995 a jejich maximálního počtu v téže plošce v průběhu vegetační sezóny, byla považována za binomickou (např. Zar 1984, Sokal & Rohlf 1995).

Jako vysvětlující proměnné byly použity sukcesní stáří (někdy jen jako seřazený faktor (na ordinální škále)), zalévání (faktor), případně i pokryvnost opadu (L), pokryvnost celková (E), či jednotlivých porostních pater ( $E_1$ ,  $E_2$ ). Pokryvnosti byly před použitím logaritmičsky transformovány.

V případě analýz rozdílů mezi různě starými sukcesními stádii byly používány pouze nezalévané plochy. Při testování vlivu zalévání jen pokusné plochy v dvou nejmladších sukcesních stádiích.

Jelikož byl v případě zalévání testován jak jeho celkový vliv, tak vliv v jednotlivých sukcesních stádiích, byla pro stanovení hladin signifikance

v jednotlivých dílčích porovnáváních použita Bonferroniho korekce (Havránek 1993).

Hypotézy v GLM byly testovány s pomocí analýzy deviance. Je však nutné poznamenat, že v případě dosahovaných signifikancí F testu (např. Zar 1984, Sokal & Rohlf 1995) (pro poměr dvou hodnot deviance) se jedná pouze o přibližné hodnoty, protože aproximace distribuce hodnot deviance chí - kvadrát distribucí (např. Zar 1984, Sokal & Rohlf 1995) je dosti přibližná i pro velký počet pozorování.

### **Regresní strom**

Závislost sukcesního stáří na pokryvnostech E, E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub> a L byla modelována pomocí regresního stromu (Breiman et. al. 1993) v programu S-plus. Struktura výsledného stromu byla zjednodušena pomocí metody „cross-validation“ (Breiman et. al. 1993). Při interpretaci si čtenář musí uvědomit, že logická závislost je v tomto případě opačná (tj. jednotlivé pokryvnosti závisí na sukcesním stáří). Výsledný regresní strom však dobře popisuje změny jednotlivých pokryvností během sukcese a navíc přednostně vybírá ty, jejichž hodnotami se daná sukcesní stádia vzájemně nejvýrazněji liší. Proto lze výsledky použít i pro případné predikce.

### **Analýza časových řad**

Daty o srážkovém režimu byla proložena křivka vzniklá za pomoci metody Lowess (Locally Weighted Regression Smoothing) (Cleveland & Devlin 1988), založené na lokální vážené regresi a obsažené v programu S-plus pod názvem „loess“ (Statistical Sciences 1995a).

## **3. Ospravedlnění pokusu**

Z vysévaných druhů se před začátkem pokusu v širším okolí lokality vyskytoval pouze *Bidens frondosa*. Tento fakt byl výhodný především z hlediska čistoty mého svědomí, jelikož jsem nezpůsobil zavlečení tohoto (z vysévaných jediného jednoletého a tudíž těžko kontrolovatelného) druhu na další lokalitu. Semenáčky druhého bylinného druhu *Heracleum mantegazzianum* odumíraly nedlouho po vyklíčení a lokalita se zdá pro daný druh nevhodná.

Alespoň několika jedincům ostatních druhů se podařilo přežít první vegetační sezónu a proto jsem se rozhodl jejich další vývoj kontrolovat. Třetí bylinný druh *Lupinus polyphyllus* stejně jako zbylé dřevinné druhy budou zlikvidovány při ukončení pokusu či dříve v případě jejich nadměrného růstu nebo přechodu do reprodukční životní fáze.

**Slibuji, že svou nedbalostí nedopustím trvalé uchycení či dokonce šíření invazních druhů pocházejících z mých výsevů na této lokalitě!**

## 4. Výsledky

### 4.1. Klíčení v laboratorních podmínkách

Orientační výsledky pokusu s klíčením v laboratoři spolu s výsledky klíčení přímo v experimentálních plochách jsou ukázány v **tab. 1**.

Rod druh	<i>Acer negundo</i>	<i>Ailanthus altissima</i>	<i>Bidens frondosa</i>	<i>Heracleum mantegazzianum</i>	<i>Lupinus polyphyllus</i>	<i>Physocarpus opulifolius</i>	<i>Pinus strobus</i>	<i>Robinia pseudoacacia</i>
Zkratka	Acernegu	Ailaalti	Bidefron	Heramant	Lupipoly	Physopul	Pinustro	Robipseu
Počet vysévaných semen	200	150	400	1000	45	500	100	200
Laboratorní klíčivost [%]	91	45	33	37	64	100	84	69
Počet semenáčků (max)	29	76	57	72	14	217	16	50
Terénní klíčivost (max) <sup>1)</sup> [%]	15	51	14	7	31	43	16	25

**Tab. 1.** Jména vysévaných invazních druhů společně s jejich osmipísmennými zkratkami (první čtyři písmena rodového + první čtyři písmena druhového názvu). Počty semen invazních druhů vysévané na 1m<sup>2</sup>. Dosažená klíčivost po šesti týdnech v klimaboxu. Maximální dosažený počet semenáčků na 1m<sup>2</sup> a maximální terénní klíčivost (1) Vypočítaná jako podíl maximálního počtu semenáčků a počtu vysévaných semen).

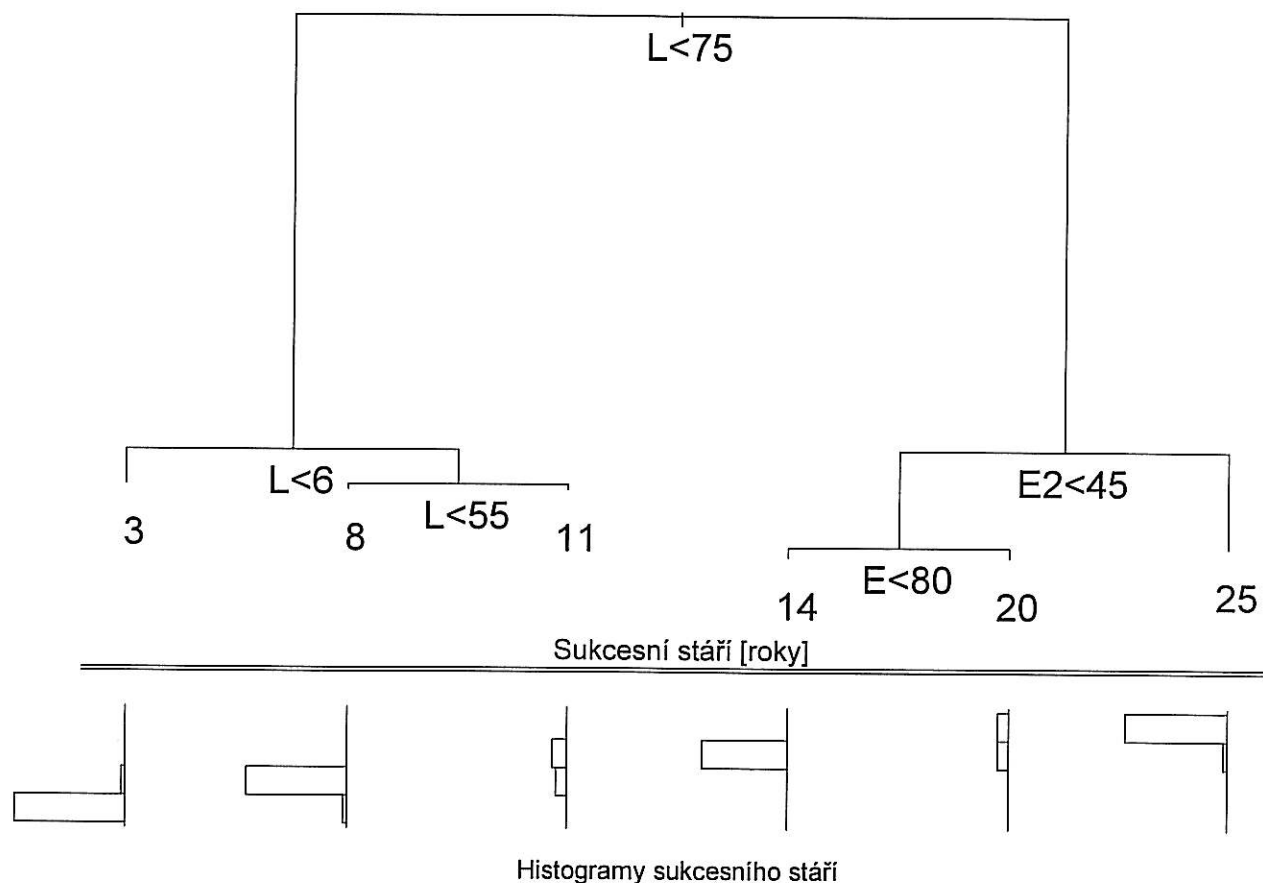
Z **tab. 1.** je patrné, že dosahovaná terénní klíčivost byla v naprosté většině případů (s výjimkou *Ailanthus altissima*) nižší než klíčivost laboratorní. Skutečná terénní klíčivost však byla většinou (oproti udávané v tabulce) větší. Již v průběhu klíčení totiž docházelo k prvnímu odumírání a při jednotlivých sčítáních nebylo možno zjistit počet semenáčků, které nepřežily dobu od sčítání předešlého. A proto v maximálních počtech semenáčků nejsou započítáni vyklíčovší, ale v intervalech mezi sčítáními odumřelí jedinci. Navíc zatím poslední návštěva pokusných ploch (20. dubna 1996) ukázala, že loni nevzešlá semena některých druhů začínají na počátku druhé vegetační sezóny klíčit. Dosažené hodnoty maximální terénní klíčivosti tedy bude nutné ještě zvýšit.

### 4.2. Terénní experiment

Na ponechaných kontrolních plochách se za celou vegetační sezónu nevyskytl semenáček žádného ze sledovaných invazních druhů. To podpořilo předpoklad, že pokus nebude ovlivněn transportem dalších semen sledovaných druhů z okolí.

## Vztah sukcesního stáří a pokryvnosti E, E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub>, L

Jelikož se jednotlivé plochy a jejich dílčí plošky v rámci stejně starých sukcesních stádií často lišily pokryvností celkovou (E), jednotlivých rostlinných pater (E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub>) i opadu (L), a tyto odlišnosti se projevovaly i v rozdílném uchycování semenáčků invazních druhů, pokusil jsem se modelovat vztah mezi sukcesním stářím a pokryvnostmi E, E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub>, L. Výsledky modelování ukazuje obr. 6.



**Obr. 6.** Regresní strom „závislosti“ stáří sukcesního stádia na pokryvnosti celkové (E), bylinného (E<sub>1</sub>) a keřového (E<sub>2</sub>) patra a taktéž opadu (L). V dolní části obrázku jsou uvedeny histogramy sukcesního stáří v ploškách příslušných vždy k dané větvi regresního stromu. Spodní až horní sloupec histogramu - stádium 3, 8, 14 a 25 let staré.

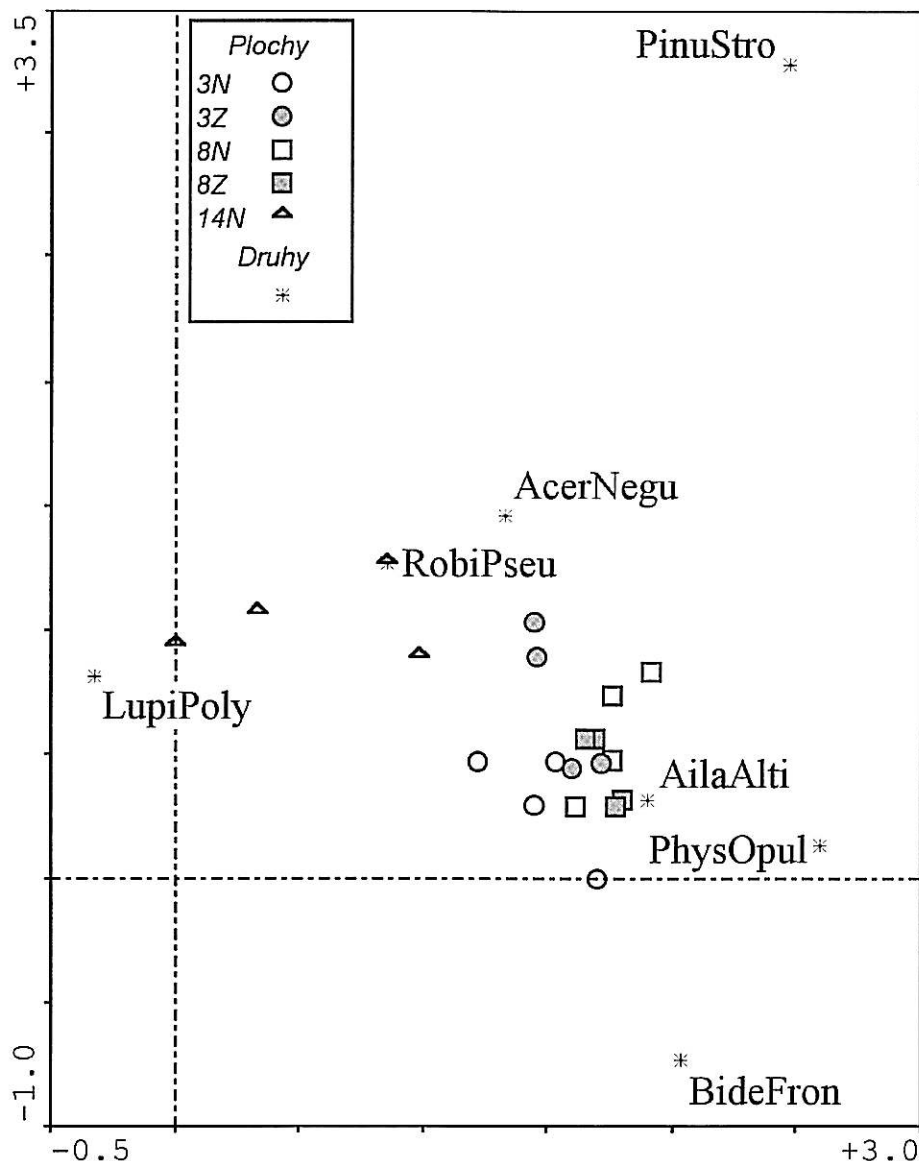
Z obrázku je patrné, že nejmladší sukcesní stádia se vyznačují nízkou pokryvností opadu, která s věkem postupně narůstá. Nejstarší sledovaná sukcesní stádia se vyznačují kromě vysoké pokryvnosti opadu taktéž narůstající pokryvností keřového patra. Je zřejmé, že pokryvnostní charakteristiky jistě lépe charakterizují podmínky na stanovišti než pouhé sukcesní stáří, zvláště vzhledem k plošné heterogenitě mladších sukcesních stádií. Tento předpoklad se projevilo i při aplikaci zobecněných lineárních modelů, kde měly hodnoty jednotlivých pokryvností často vyšší predikční sílu než vlastní sukcesní stáří.



# Popis chování vysévaných invazních druhů v pokusných plochách

## Ordinace

Výsledky nepřímé gradientové analýzy DCA ukazuje obr. 7.

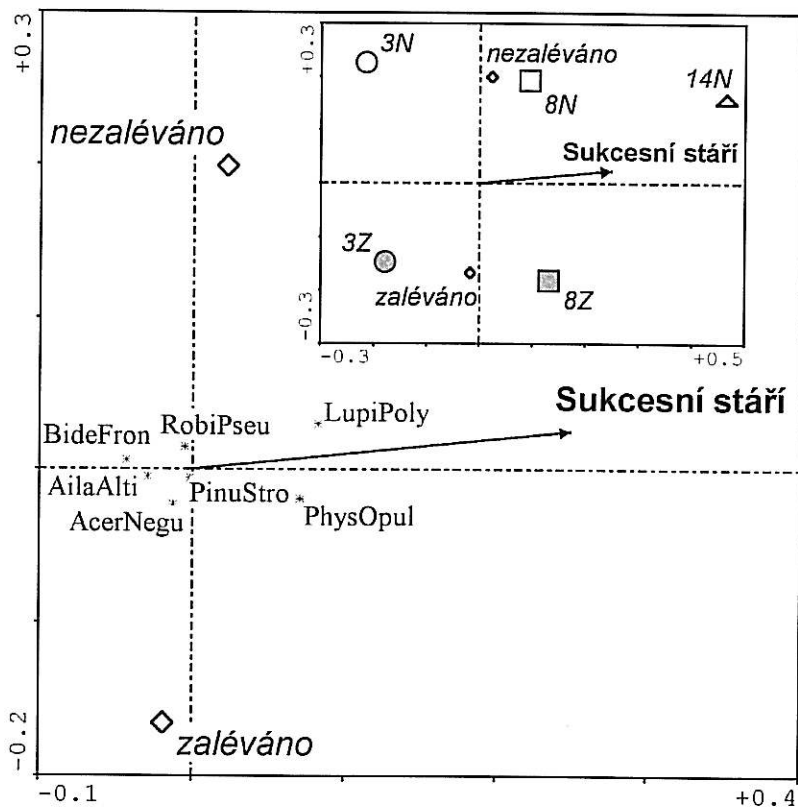


**Obr. 7.** DCA. Druhy a plochy zobrazené v ordinačním prostoru. Vysvětlení zkratk druhů podává **tab. 1.** Zkratky názvů ploch vznikly spojením sukcesního stáří ploch (3, 8 a 14 let) a písmene označujícího případnou dodatečnou závlahu (Z - zalévané plochy; N - nezalévané plochy). Význam symbolů použitých v obrázku vysvětluje legenda.

Pozice *Pinus strobus* v DCA (**obr. 7.**) je výrazně vzdálená od ostatních druhů, což poukazuje na její odlišnou reakci (na rozdíl od odpovědi ostatních vysévaných druhů) na rozdílné podmínky prostředí v jednotlivých plochách. Podobné pozice *Acer negundo* a *Robinia pseudoacacia* a taktéž *Ailanthus altissima* a *Physocarpus opulifolius* signalizují jejich podobné odpovědi na podmínky prostředí v různých

pokusných plochách. Plochy stejného stáří a se stejným režimem (zalévání) tvoří relativně kompaktní shluky, což vypovídá o jejich vzájemné podobnosti. Seskupení ploch druhého nejstaršího sukcesního stádia má oproti ostatním seskupením odlišnou pozici, z čehož vyplývá odlišné chování vysévaných druhů v těchto plochách. Rozdíly v pozicích jednotlivých seskupení ostatních ploch, již tak výrazné nejsou. Z toho lze usuzovat, že hlavní rozdíl v rámci analyzovaných pokusných ploch je právě mezi 14 let starými sukcesními stádii na straně jedné a tří a osmiletými sukcesními stádii na straně druhé.

Výsledky přímé gradientové analýzy CCA ukazuje **obr. 8**.



**Obr. 8.** CCA. Druhy a plochy zobrazené společně s použitými vysvětlujícími proměnnými v ordinačním prostoru. Vysvětlení zkratk druhů podává **tab. 1**. Zkratky názvů ploch vznikly spojením sukcesního stáří ploch (3, 8 a 14 let) a písmene označujícího případnou dodatečnou závlahu (Z - zalévané plochy; N - nezalévané plochy).

V CCA (**obr. 8**) se na gradientu sukcesního stáří postupně s rostoucím věkem objevují druhy *Bidens frondosa*, *Ailanthus altissima*, *Acer negundo*, *Robinia pseudoacacia* a *Pinus strobus*, za kterými zanedlouho následuje *Physocarpus opulifolius* a nakonec *Lupinus polyphyllus*. To odpovídá preferencím různě starých sukcesních stádií u jednotlivých sledovaných invazních druhů. Nutno však poznamenat, že rozdíly mezi druhy nejsou příliš velké.

*Lupinus polyphyllus*

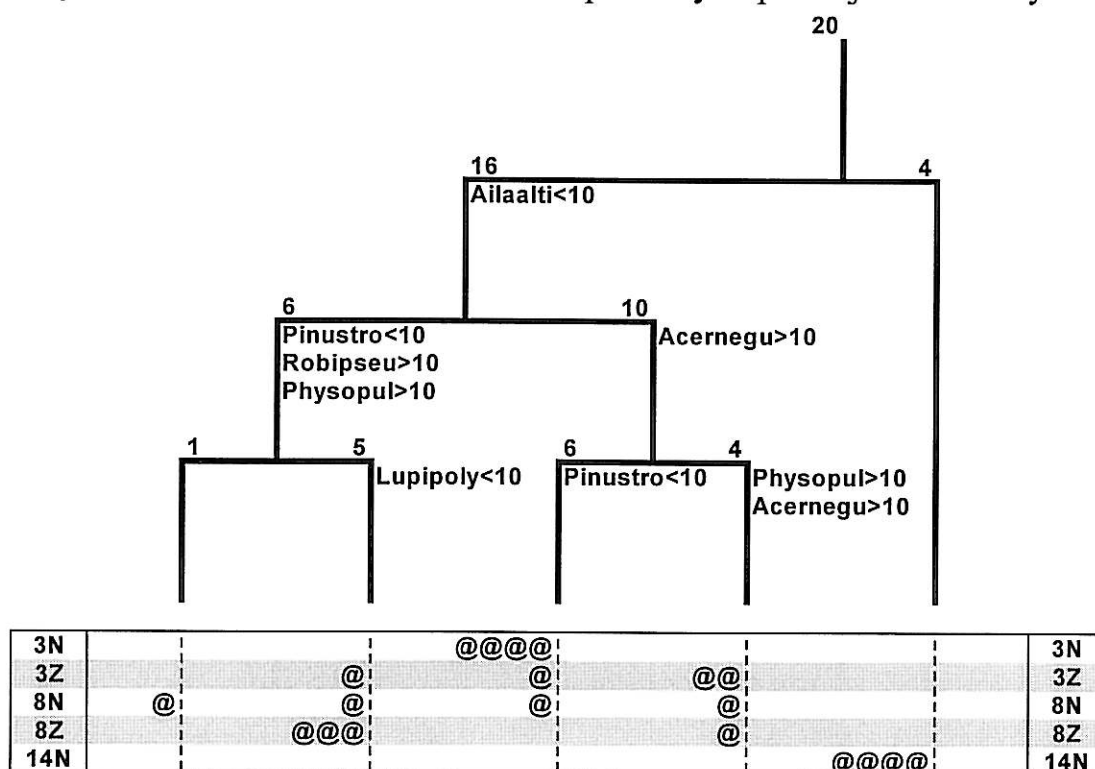
Monte-Carlo permutační test provedený pro CCA s proměnnou sukcesní stáří, při které byly v analýze použity pouze nezalévané plochy, prokázal při 9999 permutacích, že první kanonická osa (sukcesní stáří) má v analýze signifikantní vysvětlující úlohu ( $P = 0.05$ ).

Monte-Carlo permutační test provedený pro RDA s proměnnou zalévání a covariable sukcesní stáří, při které byly v analýze použity pouze zalévané a nezalévané plochy dvou nejmladších sukcesních stádií, prokázal při 9999 permutacích, že první kanonická osa (zalévání) má v analýze signifikantní vysvětlující úlohu ( $P = 0.03$ ).

Výsledky Monte-Carlo permutačních testů ukazují na průkazný vliv sukcesního stáří a zalévání na uchycování semenáčků sledovaných invazních druhů.

## Klasifikace

Výsledky hierarchické divizivní klasifikace pokusných ploch jsou ukázány v obr. 9.



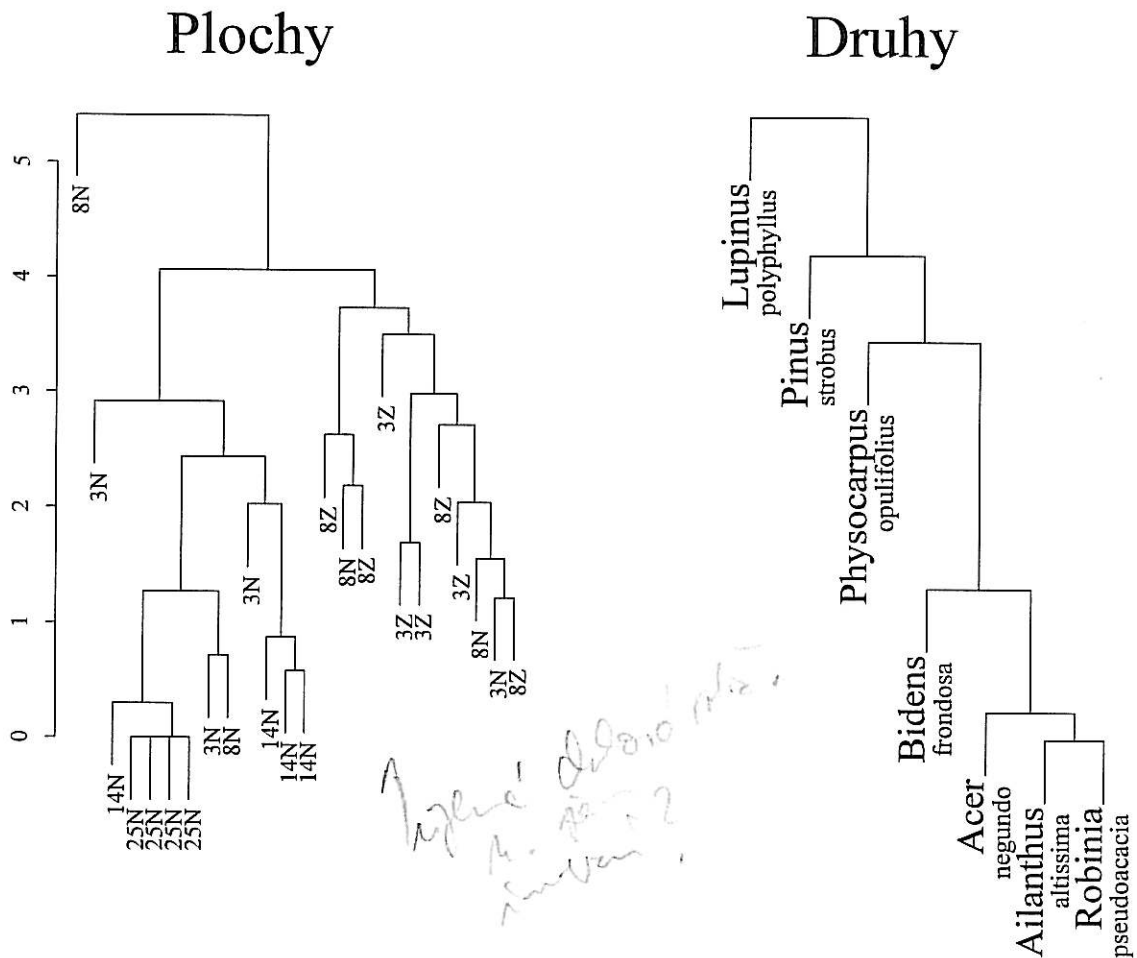
**Obr. 9.** Výsledný dendrogram pocházející z hierarchické divizivní klasifikace. Každé dělení je doprovázeno indikačními druhy. Vysvětlení zkratk druhů podává tab. 1. Číslo za znaménkem nerovnosti znamená počet semenáčků na konci vegetační sezóny. Čísla nad větvemi dendrogramu počet pokusných ploch v dané skupině.

Tabulka pod dendrogramem. Každý řádek znamená jednu skupinu pokusných ploch. Zkratky názvů ploch vznikly spojením sukcesního stáří ploch (3, 8 a 14 let) a písmene označujícího případnou dodatečnou závlahu (Z - zalévané plochy; N - nezalévané plochy). Počet symbolů (@) udává počet pokusných ploch příslušných k jejich určité skupině (řádek tabulky) a dané větvi dendrogramu (sloupec tabulky) (obdoba histogramů z obr. 6).

Z obr. 9. vyplývá, že v hierarchicky nejvyšším dělení došlo k separaci ploch 14 let starého sukcesního stádia od ploch mladších sukcesních stádií. Další dělení již nejsou zdaleka tak jednoznačná, ale lze zhruba říci, že nejdříve se oddělují stádia

tříletá od osmiletých a v následujícím dělení plochy zalévané od nezalévaných. Nejvýraznější rozdíl je tedy mezi stádii různého sukcesního stáří, menší rozdíly pak mezi zalévanými a nezalévanými plochami.

Výsledky **Klastrové analýzy** invazních druhů a pokusných ploch ukazuje **obr. 10.**



**Obr. 10.** Výsledky klastrové analýzy pro pokusné plochy a vysévané invazní druhy. Použitá klastrovací metoda je „average linkage“. Zkratky názvů ploch vznikly spojením sukcesního stáří ploch (3, 8, 14 a 25 let) a písmene označujícího případnou dodatečnou závlahu (Z - zalévané plochy; N - nezalévané plochy).

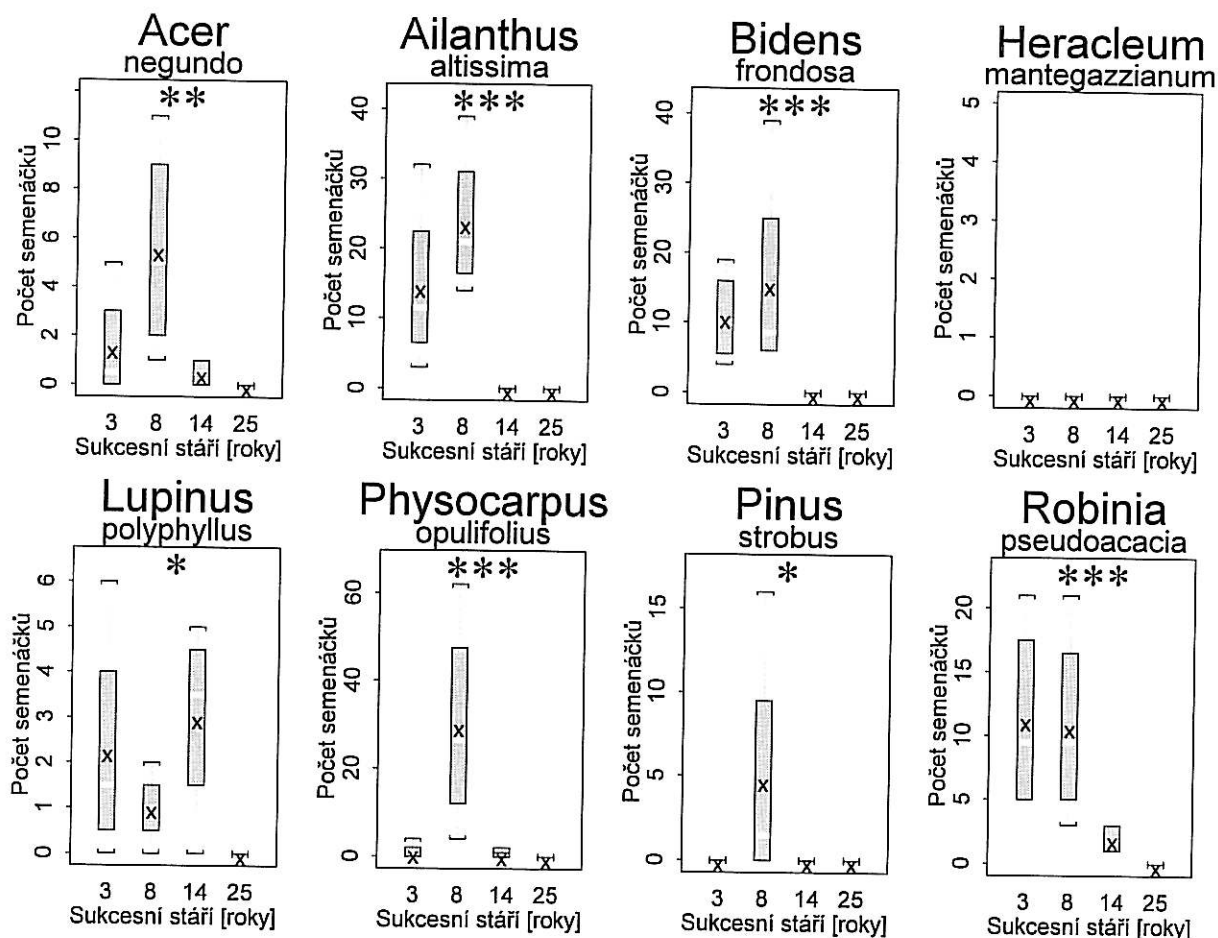
V dendrogramu pro plochy (**obr. 10.**) lze v pravé části rozeznat seskupení zalévaných ploch dvou nejmladších sukcesních stádií a v levé části zase ploch dvou nejstarších sukcesních stádií. Nezalévané plochy prvních dvou sukcesních stádií mají ve výsledném stromu nestabilní umístění.

V dendrogramu pro druhy (**obr. 10.**) je dobře patrné řetězení (chaining) (Orlóci 1975), kterému se nepodařilo zabránit ani při použití jiných klastrovacích metod (např. „complete linkage“ (Orlóci 1975)). Z řetězení vyplývá, že gradient odpovědi jednotlivých vysévaných invazních druhů na podmínky v různých pokusných plochách je kontinuální a tudíž je obtížné provádět separace.

## Zobecněné lineární modely

### Modelování vlivu sukcesního stáří

Závěrečné počty semenáčků v jednotlivých sukcesních stádiích ukazuje obr. 11.

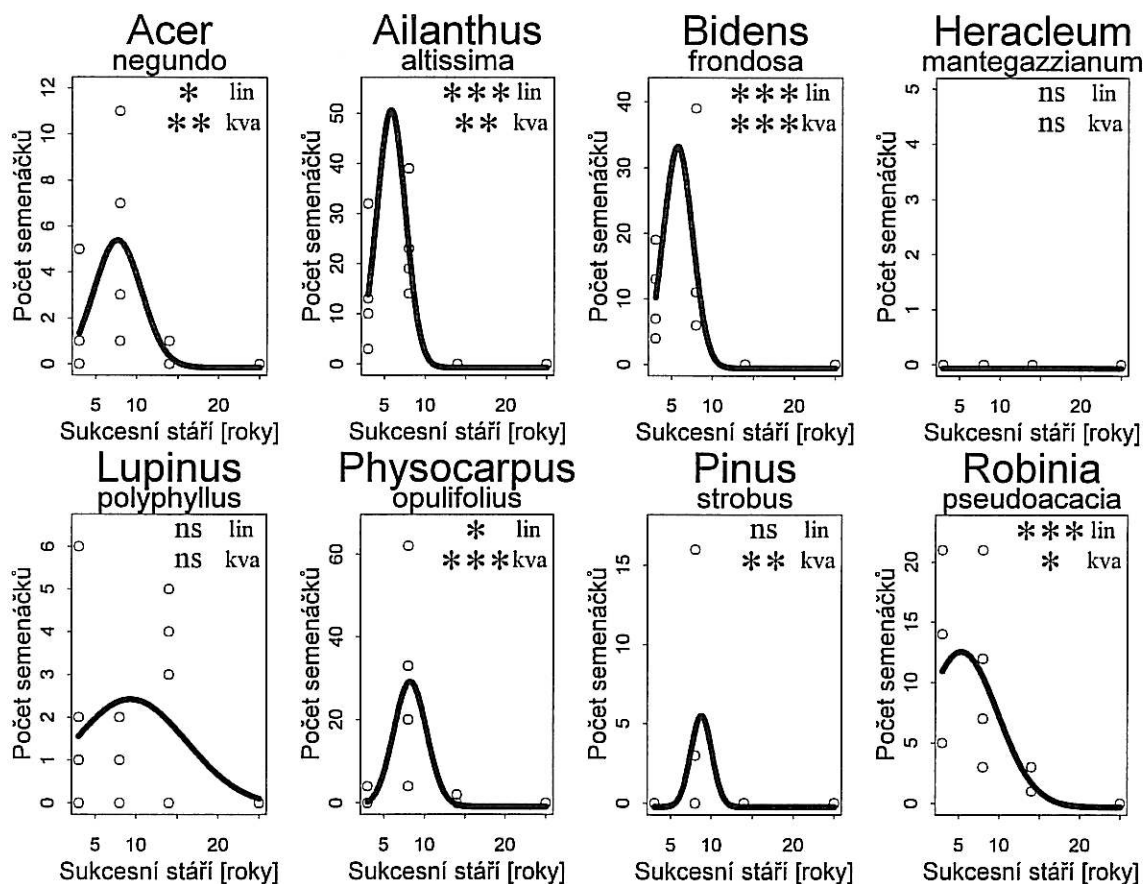


**Obr. 11.** Počty semenáčků (na 1m<sup>2</sup>) jednotlivých druhů v nezalévaných plochách na konci první vegetační sezóny zobrazené pomocí boxplotů podle jednotlivých sukcesních stádií. Dosažená hladina významnosti v zobecněném lineárním modelu je vyjádřena pomocí hvězdiček v horní části každého dílčího obrázku (\* pro  $\alpha < 0.05$ ; \*\* pro  $\alpha < 0.01$ ; \*\*\* pro  $\alpha < 0.001$ ).

Z obr. 11. je patrné, že pouze u jediného druhu *Heracleum mantegazzianum* nepřežil první sezónu ani jeden semenáček. U druhů ostatních byl ve všech případech průkazný rozdíl mezi přežíváním v jednotlivých sukcesních stádiích. Žádný druh nedosahoval nejvyšších průměrných počtů semenáčků v posledním sukcesním stádiu. Jen jediný druh *Lupinus polyphyllus* měl nejvyšší průměrný počet v stádiu 14 let starém. Tento počet však nebyl průkazně odlišný od průměrných počtů v stádiích předchozích. Z druhů zbylých, mělo pět *Acer negundo*, *Ailanthus altissima*, *Bidens frondosa*, *Physocarpus opulifolius* a *Pinus strobus* nejvyšší průměrné zastoupení v stádiu starém 8 let. *Robinia pseudoacacia* měla počty semenáčků v prvním a druhém stádiu srovnatelné.



Výsledky aplikace zobecněného lineárního modelu na závěrečné počty semenáčků ukazují obr. 12.



**Obr. 12.** Zobecněné lineární modely proložené počty semenáčků jednotlivých invazních druhů na konci první vegetační sezóny. lin - lineární, kva - kvadratický člen regresní rovnice. ns - nesignifikantní vliv, \* pro  $\alpha < 0.05$ , \*\* pro  $\alpha < 0.01$ , \*\*\* pro  $\alpha < 0.001$ .

Aplikace GLM s prediktorem druhého řádu (obr. 12.) ukázala, že závislost počtu semenáčků na věku sukcesního stádia není ve většině případů lineární. V šesti případech ze sedmi, v kterých přežily nějaké semenáčky až do konce vegetační sezóny, byl zjištěn průkazný vzestup kvality modelu přidáním kvadratického členu. Z šesti modelů predikujících maxima počtu semenáčků (pro sledovaná sukcesní stádia) v stádiu starém 8 let jich bylo pět signifikantních.

U všech sledovaných druhů byl u **maximálních počtů semenáčků** (během první vegetační sezóny) prokázán signifikantní rozdíl ( $\alpha < 0.05$ ) mezi počty semenáčků v jednotlivých sukcesních stádiích.

Poměr **závěrečných počtů semenáčků k počtům maximálním** v průběhu vegetační sezóny dobře vyjadřuje schopnost semenáčků přežít po vyklíčení do konce vegetační sezóny.

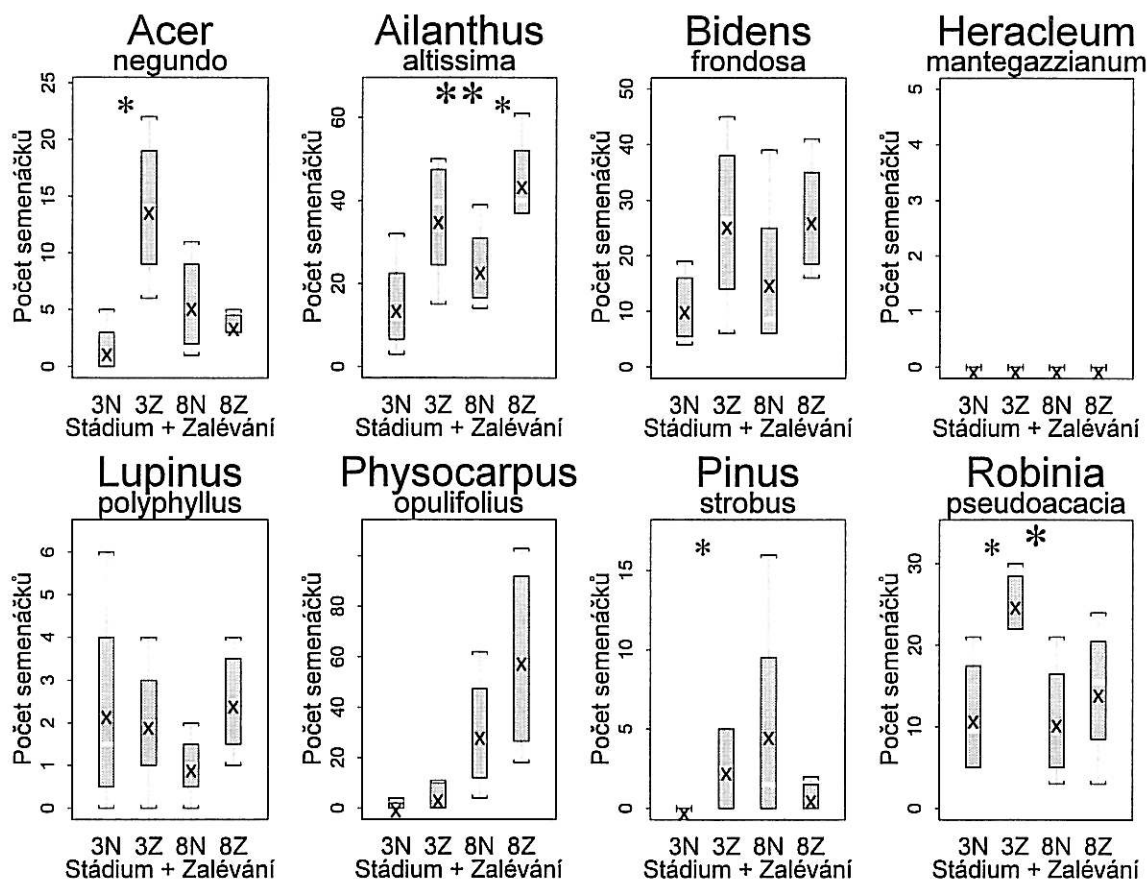
Rozdíl mezi stádii byl v tomto případě u všech druhů (kromě *Acer negundo* ( $\alpha \approx 0.09$ ) a *Heracleum mantegazzianum* - u tohoto druhu se podzimu nedočkal ani jeden jedinec, a proto byly hodnoty této proměnné ve všech případech nulové) průkazný. Nejvyšší přežívání bylo nejčastěji (5x) v osmiletém sukcesním stádiu.

## Modelování vlivu pokryvností E, E<sub>1</sub>, E<sub>2</sub> a L.

Z jednotlivých pokryvností se jako nejlepší proměnná vysvětlující uchycování invazních druhů ve většině případů ukázala (a to především u maximálních počtů semenáčků) pokryvnost dřevin keřového patra (E<sub>2</sub>) a opadu (L). Vysvětlující úloha zbylých pokryvností (E a E<sub>1</sub>) byla nižší, ale přesto nezanedbatelná.

## Modelování vlivu zalévání

Závěrečné počty semenáčků v zalévaných a nezalévaných plochách prvých dvou sukcesních stádií ukazuje obr. 13.



**Obr. 13.** Boxploty počtů semenáčků jednotlivých druhů v prvých dvou sukcesních stádiích na zalévaných a nezalévaných plochách. 3N – tříleté stádium, nezalévané, 3Z – tříleté stádium, zalévané, 8N – osmileté stádium, nezalévané, 8Z – osmileté stádium, zalévané. Velké hvězdičky nad středem obrázku – signifikance zalévání v obou stádiích zároveň. Menší hvězdičky nad středem boxplotu pro jednotlivé sukcesní stádium - signifikance zalévání v daném stádiu. \* pro  $\alpha < 0.05$ , \*\* pro  $\alpha < 0.01$ .

Z obr. 13. je patrné, že zalévání mělo signifikantní vliv na *Ailanthus altissima* a *Robinia pseudoacacia* a na hranici průkaznosti bylo též u druhů *Acer negundo* a *Bidens frondosa* ( $\alpha \approx 0.07$  resp.  $\alpha \approx 0.05$ ).

V nejmladším stádiu byl vliv zalévání průkazný u *Acer negundo*, *Pinus strobus* a *Robinia pseudoacacia* v druhém nejmladším pouze u *Ailanthus altissima*.

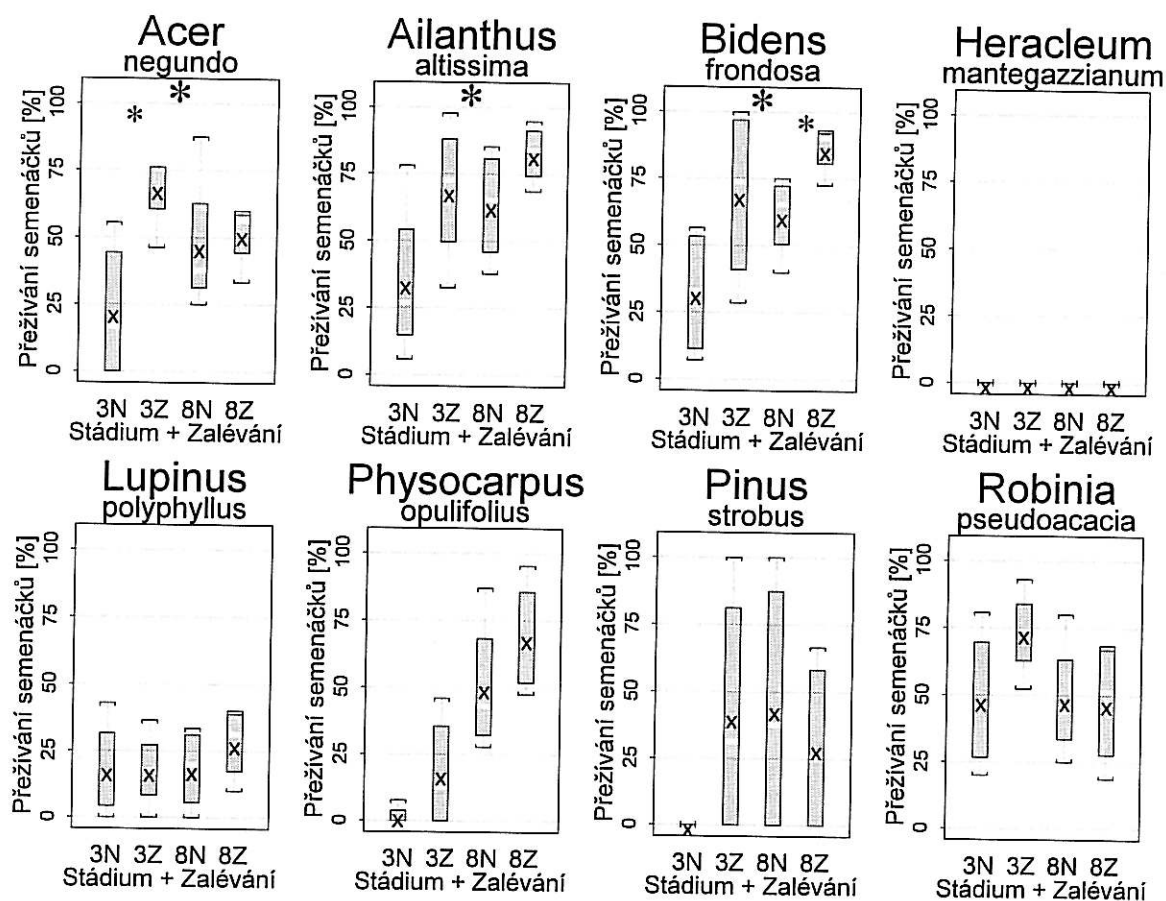
Rozdíly v **maximálních počtech semenáčků** mezi zalévanými a nezalévanými plochami dvou nejmladších sukcesních stádií byly průkazné ( $\alpha < 0.01$ ) pouze u druhu *Heracleum mantegazzianum* a na hranici průkaznosti ( $\alpha \approx 0,05$ ) u *Ailanthus altissima*.

Zalévání v prvním stádiu mělo signifikantní pozitivní vliv u *Acer negundo* a *Heracleum mantegazzianum* ( $\alpha < 0.01$ ) a taktéž u *Robinia pseudoacacia* ( $\alpha < 0.05$ ).

V druhém stádiu nebyly signifikantní rozdíly mezi zalévanými a nezalévanými plochami nalezeny.

Poměr **závěrečných počtů semenáčků k počtům maximálním** (v průběhu vegetační sezóny) se, kromě odlišností mezi sukcesními stádii, lišil i mezi plochami zalévanými a nezalévanými.

Vliv zalévání na přežívání semenáčků ukazuje **obr. 14**.



**Obr. 14.** Boxploty procent přeživších semenáčků jednotlivých druhů v prvních dvou sukcesních stádiích na zalévaných a nezalévaných plochách. 3N – tříleté stádium, nezalévané, 3Z – tříleté stádium, zalévané, 8N – osmileté stádium, nezalévané, 8Z – osmileté stádium, zalévané. Velké hvězdičky nad středem obrázku – signifikance zalévání v obou stádiích zároveň. Menší hvězdičky nad středem boxplotu pro jednotlivé sukcesní stádium – signifikance zalévání v daném stádiu. \* pro  $\alpha < 0.05$ .

Z obr. 14. je patrné, že celkově se pozitivní vliv zalévání ukázal signifikantní u druhu *Bidens frondosa*, *Acer negundo* a *Ailanthus altissima* (ve všech případech  $\alpha < 0.05$ ).

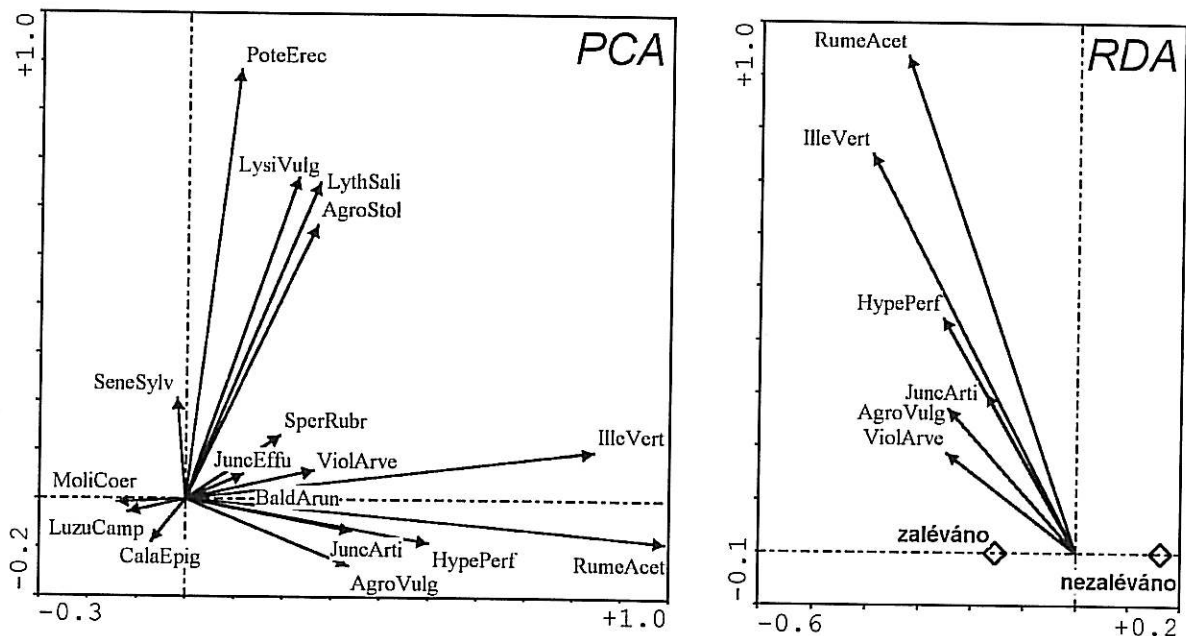
V nejmladším sukcesním stádiu mělo zalévání průkazný pozitivní vliv na *Acer negundo* ( $\alpha < 0.05$ ) a na hranici průkaznosti bylo i u *Pinus strobus* ( $\alpha \approx 0.06$ ).

V osmiletém sukcesním stádiu byl pozitivní vliv zalévání průkazný u *Bidens frondosa*.

Prakticky u všech druhů a stádií je však patrný trend k vyššímu přežívání semenáčků v zalévaných plochách. Jeho malá průkaznost vyplývá zřejmě z malého množství dodatečné závlahové vody (eventuelně malého počtu pokusných ploch), způsobeného hlavně technickými omezeními spojenými se zaléváním.

## Reakce původních druhů na zalévání

Výsledky nepřímé gradientové analýzy PCA a přímé gradientové analýzy RDA ukazuje obr. 15.



**Obr. 15.** PCA. Druhy zobrazené v ordinačním prostoru. RDA. Vybrané druhy (viz. metody) zobrazené společně s použitými vysvětlujícími proměnnými v ordinačním prostoru. Vysvětlení zkratk druhů (abecední pořadí): AgroStol - *Agrostis stolonifera*; AgroVulg - *Agrostis vulgaris*; BaldArun - *Baldingera arundinacea*; CalaEpig - *Calamagrostis epigejos*; HypePerf - *Hypericum perforatum*; IlleVert - *Illecebrum verticillatum*; JuncArvi - *Juncus articulatus*; JuncEffu - *Juncus effusus*; LuzuCamp - *Luzula campestris*; LysiVulg - *Lysimachia vulgaris*; LythSali - *Lythrum salicaria*; MoliCoer - *Molinia caerulea*; PoteErec - *Potentilla erecta*; RumeAcet - *Rumex acetosella*; SeneSylv - *Senecio sylvaticus*; SperRubr - *Spergularia rubra*; ViolArve - *Viola arvensis*.

Výsledky PCA (obr. 15.) ukazují pozitivní korelaci ve výskytu druhů *Agrostis stolonifera*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris* a *Potentilla erecta* a taktéž

*✗ korelaci koexistenci s 1. osou?*

druhů *Illecebrum verticillatum* a *Rumex acetosella*. Tyto druhy tedy podobně reagují na podmínky prostředí v jednotlivých pokusných plochách.

Výsledky RDA s proměnou zalévání ukazuje **obr. 15**. Všechny zobrazené druhy vykazují nárůst pokryvnosti v zalévaných plochách. Je však patrné, že zalévání nevysvětluje příliš velkou část variability v druhových datech. První kanonická ordinační osa (zalévání) vysvětluje pouze 8% variability v druhových datech, zatímco prvé dvě ordinační osy dohromady již 59%. To poukazuje na pravděpodobnou existenci dalších gradientů (kromě zalévání) v plochách nejmladšího sukcesního stádia. Monte-Carlo permutační test prokázal při 9999 permutacích, že proměnná zalévání má v analýze signifikantní vysvětlující úlohu ( $P = 0.003$ ).

## **Biomasa *Bidens frondosa* (GLM)**

### **Změny v průběhu sukcese**

Rozdíly v **celkové biomase** *Bidens frondosa* (na pokusnou plošku) mezi jednotlivými sukcesními stádii byly v tomto případě na hranici průkaznosti ( $\alpha \approx 0.06$ ). Přičemž průměrná hodnota pro nejmladší sukcesní stádium byla mírně vyšší než v stádiu osm let starém. Jako nejlepší samostatná vysvětlující proměnná se ukázala pokryvnost dřevin keřového patra ( $E_2$ ) ( $\alpha < 0.01$ ).

Když byla jako závislá proměnná použita **průměrná biomasa na jedince**, ukázal se průkazný ( $\alpha < 0.05$ ) jak vliv stáří sukcesního stádia, tak pokryvností  $E$ ,  $E_1$ ,  $E_2$  i  $L$ . Trend pro průměrné hodnoty byl stejný jako v předchozím případě. Jako nejlepší vysvětlující proměnná se ukázala pokryvnost dřevin keřového patra ( $E_2$ ) ( $\alpha < 0.01$ ).

### **Vliv zalévání**

V případě **celkové biomasy** byl vliv zalévání na hranici průkaznosti ( $\alpha \approx 0.07$ ). V datech byl dobře patrný trend vyšší celkové biomasy v zalévaných plochách oproti plochám nezalévaným. A to jak v tříletém, tak v osmiletém sukcesním stádiu.

U **průměrné biomasy na jedince** byl vliv zalévání neprůkazný. Průměrná biomasa jedince byla v tomto případě v jednotlivých plochách podobná.

I když zalévání zvýšilo celkové počty uchycených semenáčků *Bidens frondosa*, nebyly patrně dávky závlahové vody pro tento vlhkomilný druh dostatečné na zvýšení průměrné biomasy jedince.



## 5. Diskuse

Experiment byl prováděn pouze na jednom rašeliništi. Jistě by bylo ideálnější zvolit více pokusných lokalit, poněvadž mezi těženými rašeliništi dané oblasti obvykle existují rozdíly v dostupnosti vody a živin, které závisí na tloušťce zbylé rašeliny, na stupni jejího rozkládání a kvalitě minerálního podloží (Salonen 1994). Více lokalit však nebylo vybráno především z důvodu obtížné srovnatelnosti jednotlivých sukcesních stádií na nich se nacházejících, která ve velké většině případů, na rozdíl od zvolené pokusné lokality, pravděpodobně netvořila přímou sukcesní řadu či byla všechna stejného sukcesního stáří.

### Odolnost sukcesních stádií k invazím

Výsledky sice nebyly u všech sledovaných invazních druhů stejné, ale pro většinu z nich se v průběhu experimentu ukázalo jako nejprůzračnější k uchycení osm let staré sukcesní stádium. Hlavní příčiny preference mladých osmiletých sukcesních stádií (před iniciálními či naopak pozdějšími stádii) se pokusím nastínit v následujících odstavcích.

Co se týče podmínek ihned po výsevu, jeví se jako nejideálnější pro klíčení semen dvě nejmladší sukcesní stádia. Na jaře byla rašelina ještě dostatečně vlhká a semena v těchto dvou stádiích (a především v nejmladším) dobře zapadala do mrazových puklin vytvořených v povrchu substrátu. Jelikož jsou tyto útvary nestabilní a postupně se hlavně během vydatnějších srážek hroutí, jsou nakonec semena překryta mělkou vrstvou rašeliny a tak alespoň částečně chráněna před výkyvy různých faktorů prostředí, na rozdíl od semen vysetých v starších sukcesních stádiích, která často zůstala ležet na kompaktním povrchu půdy či na vrstvě opadu. Taktéž příznivý vliv silně strukturovaného povrchu s prasklinami s následnou „mikroerozí“ na klíčení pozorovali např. Hamrick & Lee (1987).

Světelné podmínky se pro semenáčky, v sledované spontánní sukcesní řadě, postupně zhoršují. Limitace semenáčků světlem se však zřejmě projevila až v 14 a 25 let starých plochách. Již tak nevelké počty úspěšně vyklíčených semenáčků v starších sukcesních stádiích (14 a 25 let) od počátku silně trpěly nedostatkem světla (stínění hustým bylinným patrem a/nebo zapojenými korunami stromů) a z toho důvodu byly vytáhlé a neduživé a po určité době většinou odumíraly. Naopak přebytek záření v iniciálních stádiích má některé nepříznivé dopady, které ještě budou diskutovány.

(za sucha) Menší úspěšnost uchycování většiny sledovaných invazních druhů, v nejmladších sukcesních stádiích (proti stádiím osmiletým) na vytěženém rašeliništi, souvisí s některými dalšími odlišnými abiotickými podmínkami. Povrch rašeliny bez rostlin je velmi nepříznivý pro klíčení (Salonen 1987) i růst mladých semenáčků, jak ukazuje i výše uvedená charakteristika tohoto substrátu. Ničím nekrytá svrchní vrstva rašeliny totiž v létě velmi rychle vysychá (Salonen 1987) a často v ní nastává dlouhodobý nedostatek vody pro rostliny (Salonen 1992). Opačným extrémem je přesycení rašeliny vodou, zvláště na podzim (Salonen & Laaksonen 1994) či na jaře po roztátí sněhové pokrývky. Avšak díky velké evaporaci schne svrchní

vrstva rašeliny velice rychle i po vydatných deštích (Salonen & Laaksonen 1994) - to neplatí v chladných obdobích roku! Dalším limitujícím faktorem na čerstvě vytěžených rašeliništích je nedostatek živin (Lumme 1989, Salonen & Laaksonen 1994). Za další faktory, nepodporující klíčení a růst většiny druhů na dřívě těžných plochách, je považováno nízké pH (Salonen & Laaksonen 1994) a nízké teploty již v časném podzimu (Salonen 1987). Průměrné pH svrchních vrstev rašeliny, důkladně odvodněného rašeliniště Branná, se pohybuje zhruba kolem 4, první přízemní mrazík se na nedalekých Mokřých loukách roku 1995 objevil velmi brzy již 13. srpna (data pro Brannou nejsou k dispozici). Stálá disturbance větrem (Salonen 1987) nebyla v případě rašeliniště Branná pozorována. Důvodem je výrazně menší rozsah odtěžených a dosud nerektivovaných ploch ve studovaném případě než v případě Salonenových pozorování z Finska. Vliv vodní eroze, na rozdíl od působení eroze větrné, byl především v nejmladších plochách velmi důležitý. Při prudkých letních bouřkách (např. 6. června 1995) byly některé semenáčky přeplaveny rašelinou, což bylo pro mnohé z nich osudné. V starších stádiích se projevil příznivý vliv okolních rostlin na zvýšení přežívání semenáčků snížením vodní eroze, který již dřívě popsali např. Johnson (1994).

Jelikož extrémní vlhkostní a tepelné podmínky (spolu s dalšími nepříznivými faktory prostředí) dělají z uchycování semenáčků, které jsou většinou nejcitlivějším vývojovým stádiem rostlin (Kozłowski et. al. 1991), na těžných rašeliništích riskantní záležitost, záleží uchycení na schopnosti semen a semenáčků tolerovat dané stanovištní podmínky (Salonen 1987).

Zdá se, že z prvních rostlin kolonizujících těžné plochy se nejlépe s nepříznivým prostředím při klíčení vyrovnávají druhy s relativně většími semeny, což podporuje i fakt, že tyto druhy bývají v iniciálních stádiích homogenně rozmístěné (na rozdíl od jiných, jejichž semenáčky jsou kumulovány jen na vlhkostně příznivějších mikrostanovištích), z čehož lze vyvozovat, že umí lépe tolerovat extrémní vlhkostní poměry (Salonen et. al. 1992). Větší plasticitu při uchycování podél gradientů prostředí u druhů s většími semeny sledoval i Burke & Grime (1996). V případě testovaných invazních druhů se tento předpoklad částečně potvrdil tím, že *Physocarpus opulifolius* (nejmenší semena z vysévaných druhů) dosáhl nejvyššího poměru mezi průměrným počtem uchycených semenáčků v druhém nejmladším a iniciálním stádiu (tj. výrazně horší přežívání v 3 roky starém sukcesním stádiu). Avšak počet vysévaných druhů byl příliš malý na zobecňování závěrů tohoto typu.

V osmiletých (pro uchycení invazních druhů sledovaných v experimentu nejpriznivějších) stádiích se již začal projevovat pozitivní efekt uchycených rostlin na podmínky prostředí. V osm let starém sukcesním stádiu ještě nezapojený porost, již alespoň částečně stíní povrch rašeliny a navíc při transpiraci zvyšuje vlhkost svého bezprostředního okolí, čímž tlumí mikroklimatické výkyvy na jím chráněné ploše. Příznivý vliv ještě nezapojeného porostu na přežívání semenáčků (především dřevin) je konzistentní např. s výsledky studia sekundární sukcese na opuštěných polích (Gill & Marks 1991, Werner 1982), primární sukcese na říčních náplavech

(Johnson 1994) a výsypkách po těžbě hnědého uhlí (Prach 1987, 1994), či travinných ekosystémů (Ryser 1993, van Andel 1993).

Příznivý vliv přítomnosti rostlin, s vyloučením vlivů souvisejících s jejich životními pochody, ukazuje pokus s umělým rostlinným pokryvem (Salonen 1992). Na krytých plochách se výrazně zvýšilo uchycování *Betula*, *Deschampsia caespitosa* a *Salix phylicifolia*, které bylo usnadněno hlavně zlepšenými mikroklimatickými podmínkami pod umělým rostlinným pokryvem. Byly však i druhy, u kterých se naopak klíčení pod krytem snížilo. Pod umělým rostlinným pokryvem bylo zjištěno signifikantní zlepšení vlhkosti v povrchové vrstvě rašeliny a signifikantní snížení maximální teploty povrchu rašeliny oproti plochám nekrytým. Nelze však zanedbat, že rostlinný pokryv může fungovat zároveň jako past na semena a zvýšený výskyt určitých rostlin je artefaktem. Tato slabina se v pokusu s invazními druhy nevyskytla z důvodu v každém sukcesním stádiu stejných počtů vysévaných semen.

Příznivý vliv rostlinného krytu na uchycování dalších druhů lze považovat za příklad usnadňovacího (facilitation) sukcesního mechanismu, který se obecně předpokládá v iniciálních stádiích vývoje společenstev na extrémních substrátech (Connel & Slatyer 1977), mezi něž podle mého názoru surová rašelina právem náleží.

Hlavně během počátečních fází sukcese se s postupným zapojováním porostu zvyšuje vlhkost povrchových vrstev rašeliny, což kromě zlepšené dostupnosti vody rostlinám přináší i některá další pozitiva.

Dostupnost živin pro rostliny ve všech substrátech je spojena s aktivitou půdní bioty (mikroflórou a faunou). Biologická aktivita půdy tedy (spolu) určuje úživnost stanoviště (Setälä & Huhta 1991). Zvýšený obsah vody v rašelině spolu s působením přítomných rostlin (kořenové exudáty, zlepšená půdní aerace) většinou příznivě ovlivňuje aktivitu půdních organismů a tím nepřímo rychlost dekompozice rašeliny a následnou dostupnost živin (např. Russel 1973). Nutno však připomenout, že příliš vysoký obsah vody naopak snižuje půdní aeraci, což má většinou negativní vliv na mikrobiální aktivitu a cykly živin v rašelině, a proto i na uchycování a růst semenáčků (např. Russel 1973). Přesycení vodou se na rašelině Branná vyskytuje hlavně v předjaří. Salonen (1992) udává příklad zlepšení podmínek prostřednictvím „usnadňovacího“ mechanismu měnícího fyzikálního prostředí (vlhkost rašeliny), oproti většině ostatních příkladů facilitace (u druhů kolonizujících terestrické prostředí), které pocházejí z primárních substrátů, a kde je uchycování druhů pozdějších stádií podporováno hlavně zvýšeným obsahem živin v půdě. Z předešlých úvah je však pravděpodobné, že zvýšená vlhkost rašeliny s sebou nese i zlepšení obsahu živin (experiment ověřující tento předpoklad je již naplánován). Další <sup>výsledek</sup> <sup>svědčící</sup> ve prospěch této hypotézy je vyšší pokryvnost *Rumex acetosella* v zalévaných tříletých plochách oproti plochám nezalévaným. Již dříve bylo zjištěno, že *Rumex acetosella* se váže na místa s převahou nitrátového dusíku nad amoniakálním, či obecně s celkově vyšším obsahem půdního dusíku (Salonen & Laaksonen 1994). Půdy s vyšším obsahem nitrátového N nad amonným jsou většinou lépe provzdušněné (týká se zřejmě i rašelině Branná, ale ještě nutno



ověřit rozboru), než půdy s převahou amonného N nad nitrátovým, což se potvrdilo i pro těžena rašeliniště (Salonen & Laaksonen 1994). Který z faktorů (zalévání či zvýšený obsah N) hrál při nárůstu pokryvnosti *Rumex acetosella* větší roli je však těžké rozlišit právě proto, že oba faktory nejsou pravděpodobně vzájemně nezávislé.

V starších sukcesních stádiích bylo uchycování semenáčků, kromě limitace světlem v důsledku konkurence již zapojeného porostu, nepříznivě ovlivněno také zvětšující se pokryvností a mocností vrstvy opadu. Negativní vliv opadu na uchycování semenáčků byl již mnohokrát popsán (např. Sydes & Grime 1981 a,b, Facelli & Pickett 1991, Pyšek 1990). V tomto případě se jedná o inhibiční (inhibition) mechanismus v průběhu sukcese (Connell & Slatyer 1977). Větší vrstva opadu je bariérou, která semenům a semenáčkům brání v přímém kontaktu s půdou a zpomaluje prorůstání kořenů do hlubších vrstev (Facelli & Pickett 1991, Hamrick & Lee 1987), s menším kolísáním vlhkosti oproti vrstvám povrchovým. Pro úspěšné klíčení v opadu musí být rostliny schopny tolerovat sucho, mít rychle rostoucí kořeny nebo odložit klíčení do vlhkostně příznivého období (Young et. al. 1971).

Nepřímým negativním vlivem opadu je zvýšená predace semen a semenáčků klíčících v opadu, zjištěná např. přímo v pokusech s *Ailanthus altissima* (Facelli 1994). Zvýšený risk predace semen a semenáčků pod bylinami, vytvářející protiváhu výhodám asociace s nimi, zjistil i Gill & Marks (1991). Výhoda invazních druhů oproti druhům domácím tkví ve faktu, že nepůvodní druhy jsou často zavlékány bez svých doprovodných nepřátel, a proto jsou některé mechanismy kontrolující populace v původních oblastech výskytu (např. právě predace semen) v nových oblastech ztraceny (Roy 1990). Což mohl být i případ invazních druhů vysévaných do pokusných ploch (data o predaci však nejsou k dispozici). Jelikož bylo předem známo, že množství semen a semenáčků zničených predátory v jednotlivých sukcesních stádiích bude během pokusu velmi obtížné kvantifikovat, byl zvolen jarní termín výsevu (oproti podzimnímu) a to právě z důvodů co největšího zkrácení doby, po kterou by mohlo docházet k predaci ještě nevyklíčených semen.

Příznivý vliv opadu na klíčení a uchycování semenáčků (Facelli & Pickett 1991), tj. zlepšení vlhkostních podmínek (např. Raguse et. al. 1977) a redukce kompetice ostatních rostlin, nebyl v tomto případě pozorován, a obecně se projevuje většinou jen při jeho malém množství (např. Gleadow 1982, Hamrick & Lee 1987).

Pravděpodobně následkem klíčení a růstu ve vlhkostně nestabilním opadu, bylo již množství vyklíčených semenáčků ve dvou nejstarších sukcesních stádiích (oproti stádiím mladším) výrazně nižší a přežití semenáčků do konce sezóny bylo v těchto stádiích světlou výjimkou. V opadu pod zapojeným porostem dřevin se navíc mohli projevit i některé mechanismy inhibující klíčení raně sukcesních druhů. Některá semena totiž potřebují k přerušení dormance velké kolísání teplot (Fenner 1989), které je právě vrstvou opadu výrazně tlumeno (data z měření na Mokřých loukách u Třeboně). Dalším příčinou nízkého klíčení pod zapojeným porostem může být např. red/far-red dormance (Fenner 1989). K detailnímu ověření mechanismů působení opadu na klíčení semenáčků (spolu s případným významem jednotlivých složek působení) v tomto konkrétním případě by však byl zapotřebí další experiment.

Dalším faktorem, který jistě ovlivní přežívání semenáčků v mladších sukcesních stádiích, jsou účinky mrazu na strukturu povrchu půdy i samotné semenáčky. Na holých plochách mohou být semena i semenáčky v zimě vymrazeny z půdy (Gill & Marks 1991, osobní pozorování jaro 1996). Vzdouvání půdy je pod bylinným pokryvem oproti plochám bez vegetace během cyklů mraznutí a tání nižší (Gill & Marks 1991), a tudíž pro přežívání semenáčků příznivější. Právě cyklus mraznutí a tání byl jedním z hlavních faktorů bránících uchycení semenáčků stromů na čerstvě opuštěných polích v New Jersey (Buel et. al. 1971 sec. Werner 1982).

## Vliv zalévání

Celkově se vliv zalévání na zvýšení závěrečných počtů semenáčků ukázal průkazný jen u dvou druhů. I když počty přeživších semenáčků byly většinou větší v zalévaných plochách, byly zjištěné rozdíly příliš malé na jejich průkaznost. Větší rozdíly v přežívání mezi zalévanými a nezalévanými plochami tříletého sukcesního stádia oproti stádiu osmiletému ukazují na větší význam limitace uchycení nedostatkem vody právě v iniciálních sukcesních stádiích.

Podobný zalévací experiment, v 1,5 roku starých sukcesních stádiích prováděli např. Salonen & Laaksonen (1994). Zjistili, že zalévání malým množstvím destilované vody (11 týdně) neovlivnilo kolonizaci sledovaných rašelinišť (pouze na jedné lokalitě měly zalévané plochy signifikantně vyšší počty uchycených rostlin, v biomase se ovšem nelišily). V období s dostatečným množstvím srážek bylo zalévání zbytečné a v suché periodě zase množství vody příliš malé na to, aby se velmi brzy se nevypařilo, a proto byl rozdíl ve vlhkostních podmínkách ploch v jejich případě příliš krátký.

Z usychání semenáčků (i přes oproti pokusu Salonen & Laaksonen (1994) zvýšené dávky závlakové vody) v zalévaných plochách iniciálních sukcesních stádií lze usuzovat, že deficity vody jsou zde ve vegetační sezóně pravděpodobně tak vysoké, že k jejich eliminaci by bylo nutné množství závlakové vody ještě zvýšit.

Invazní druhy většinou patří mezi druhy mladších sukcesních stádií, které jsou obecně méně citlivé k poklesům vlhkosti než druhy pozdně sukcesních stádií a navíc je u nich obnova vodního potenciálu listů, transpirace a fotosyntézy u suchem stresovaných rostlin po zalití rychlejší (Bazzaz 1979). Přesto se většina z nich nebyla schopna s deficitem vody (především v nejmladších sukcesních stádiích) vyrovnat.

Na závěr diskuse je třeba zdůraznit, že výsledky experimentu zatím odrážejí stav na konci první vegetační sezóny a proto je nutná opatrnost v interpretaci výsledků. Extrapolovat tyto výsledky na všechny invazní druhy a různé sukcesní řady není vzhledem k rozsahu experimentu možné. Jako rozumná extrapolace mi připadá aplikace výsledků na nerekulturní plochy vytěžených rašelinišť v nižších nadmořských výškách, s jistou opatrností eventuelně i na další sukcese trpící silným přesycháním substrátu v počátečních fázích usídlování vegetace. Vzhledem k velmi podobnému chování všech testovaných druhů je možné předpokládat, že další invazní druhy by se zřejmě chovaly podobně.



## 6. Závěr

Výsledky experimentu na konci první vegetační sezóny pouze částečně podpořily domněnku, že mladší stádia spontánní sukcese na vytěženém rašeliništi jsou méně odolná k invazím než stádia starší. Tato hypotéza pravděpodobně platí pouze v případě hrubého porovnávání časných a pozdních sukcesních stádií. Avšak při detailnějším pohledu je zřejmé, že uchycení invazních rostlin v iniciálních sukcesních stádiích, zvláště na extrémních substrátech, je omezováno především nepříznivými abiotickými faktory. Nejlepší podmínky pro uchycení jsou v mladých sukcesních stádiích následujících po iniciálních, dokud nedosáhne bylinné patro vysoké pokrývnosti, ale již pro semenáčky vytváří ochranné mikroklima, čímž se zvýší vlhkost substrátu a patrně se zlepší i dostupnost živin. Později je uchycování blokováno zejména konkurencí rostlin kompaktního bylinného patra, stíněním rostlin keřového a stromového patra a narůstající vrstvou opadu.

Zalévání prakticky u všech sledovaných invazních druhů zvyšuje (oproti nezalévaným plochám) počet přeživších semenáčků, což potvrdilo předpoklad, že jedním z faktorů omezujících expanzi invazních druhů na vytěžených rašeliništích je extrémní nedostatek vody v letních měsících.

### Závěrečná poznámka

U víceletých druhů a z nich především u dřevin bude velice zajímavé sledovat další vývoj. Především přežití první zimy a růst v dalších sezónách. Experiment tedy ještě neskončil a pravděpodobně přinese další výsledky.

### Poděkování

Velmi děkuji vedoucímu práce za cenné konzultace a konstruktivní připomínky k diplomové práci, poskytnutí literatury, semen některých vysévaných invazních druhů a finančních prostředků, zejména na nákup motorového čerpadla, J. Lepšovi a P. Šmilauerovi za rady při statistickém zpracování dat, K. Přibáňovi za poskytnutí dat z klimatických měření, P. Pyškovi za zapůjčení (často těžko dostupné) literatury, všem kteří se podíleli na sběru semen vysévaných invazních druhů, a především těm, kteří mi fyzicky či psychicky pomáhali přímo v pekelných letních podmínkách na nechvalně známém rašeliništi Branná.

## Literatura

**Anonymus 1958.** Atlas podnebí Československé republiky. Ústřední správa geodézie a kartografie, Praha.

**Baker, H. G. 1965.** Characteristics and modes of origin of weeds. In: Baker, H. G. & Stebbins, G. L. (eds.): The genetics of colonizing species, p. 147-172. Academic Press, New York, USA.

**Bastl, M. 1994.** Sukcese vegetace na rašeliništích narušených těžbou. - Ms. (Bakalářská práce. Depon. in: Společná knihovna AV ČR a BF JU, České Budějovice).

**Bastl, M., Kočár, P., Prach, K. & Pyšek, P. 1996.** The effect of successional age and disturbance on the establishment of alien plants in man-made sites: an experimental approach. In: Brock, J. (ed.): Plant invasions, general aspects and applications II. SPB Academic Publishing, Amsterdam (in press).

**Bazzaz, F. A. 1979.** The physiological ecology of plant succession. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 10: 351-371.

**Bazzaz, F. A. 1986.** Life history of colonizing plants: some demographic, genetic and physiological features. In: Mooney, H. A. & Drake, J. A. (eds.): Ecology of biological invasions of North America, p. 96-110. Springer Verlag, New York, USA.

**Breiman, L., Friedman, J. H., Olshen, R. A. & Stone, Ch. J. 1993.** Classification and regression trees. Chapman & Hall, New York, USA.

**Burke, M. J. V. & Grime, J. P. 1996.** An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.

**Cleveland, W. S. & Devlin, S. J. 1988.** Locally-weighted regression analysis by local fitting. *J. A. Statist. Assoc.* 83: 596-610.

**Connell, J. M. & Slatyer, R. O. 1977.** Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American Naturalist* 111: 1119-1144.

**di Castri, F. 1990.** On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. In: di Castri, F., Hansen, A.J., Debussche, M. (eds.): Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin, p. 3-16. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

**Dohnal, Z., Kunst, M., Mejstřík, V., Raučina, Š. & Vydra, V. 1965.** Československá rašeliniště a slatiniště. Nakladatelství Československé akademie věd, Praha.

**Facelli, J. M. 1994.** Multiple indirect effects of plant litter affect the establishment of woody seedlings in old fields. *Ecology* 75: 1727-1735.

**Facelli, J. M. & Pickett, S. T. A. 1991.** Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. *The Botanical Review* 57: 1-32.

**Fenner, M. 1989.** Seed characteristics in relation to succession. In: Gray, A. J., Crawley, M. J. & Edwards, P. J. (eds.): *Colonization, succession and stability*. Blackwell Scientific Publications, UK.

**Ferda, J. & Pasák, V. 1969.** Hydrologic and climatic functions of Czechoslovak peat bogs. Research institute for land reclamation and improvement, Zbraslav nad Vltavou.

**Gill, D. S. & Marks, P. L. 1991.** Tree and shrub seedling colonization of old fields in central New York. *Ecological Monographs* 61: 183-205.

**Gleadow, R. M. 1982.** Invasion by *Pittosporum undulatum* of the forests of Central Victoria II. Dispersal, germination and establishment. *Aust. J. Bot.* 30: 185-198.

**Glenn-Lewin, D. C. & van der Maarel, E. 1992.** Patterns and processes of vegetation dynamics. In: Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T. (eds.): *Plant succession: Theory and prediction*. Chapman & Hall, London, UK.

**Hamrick, J. L. & Lee, J. M. 1987.** Effect of soil surface topography and litter on the germination, survival, and growth of musk thistle (*Carduus nutans*). *Amer. J. Bot.* 74: 451-457.

**Havránek, T. 1993.** *Statistika pro biologické a lékařské vědy*. Academia, Praha.

**Heiskanen, J. 1993.** Favourable water and aeration conditions for growth media used in containerized tree seedling production: a review. *Scandinavian Journal of Forest Research* 8: 337-358.

**Hill, M. O. 1979.** TWINSpan - a FORTRAN program for arranging multivariate data in a ordered two way table by classification of the individuals and attributes. *Ecology and systematics*. Cornell University, Ithaca, New York, USA.

**Hobbs, R. J. & Hueneke, L. F. 1992.** Disturbance, diversity and invasion: implication for conservation. *Conservation Biology* 6: 324-337.

**Johnson, W. C. 1994.** Woodland expansion in the Platte River, Nebraska: patterns and causes. *Ecological monographs* 64: 45-83.

**Johnstone, I. M. 1986.** Plant invasion windows: a time-based classification of invasion potential. *Biol. Rev.* 61: 369-394.

**Jongman, R. H., ter Braak, C. J. F. & van Tongeren, O. R. F. 1987.** *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen, The Netherlands.

- Kozłowski, T. T., Kramer, P. J. & Pallardy S. G. 1991.** The physiological ecology of woody plants. Academic Press Inc., San Diego, California, USA.
- Larcher, W. 1988.** Fyziologická ekologie rostlin. Academia, Praha.
- Lepart, J. & Debussche, M. 1991.** Invasion processes as related to succession and disturbance. In: Grooves, R. H. & di Castri, F. (eds.): Biogeography of Mediterranean invasions, p. 159-177. Cambridge University Press, UK.
- Lodge, D. M. 1993.** Biological invasions: lessons for ecology. TREE 8: 133-137.
- Lumme, I. 1989.** On the clone selection, ectomycorrhizal inoculation of short rotation willows (*Salix* spp.) and on the effects of some nutrients sources on soil properties and plant nutrition. Biological Research Reports from the University of Jyväskylä 14: 1-55. Finland.
- McCullagh, P. & Nelder, J. A. 1989.** Generalized linear models. (second edition) Chapman and Hall, London, UK.
- Mihulka, S. 1996.** Invazní rostliny v dílčím krajinném úseku. - Ms. (Magisterská diplomová práce. Depon. in: Společná knihovna AV ČR a BF JU, České Budějovice).
- Neuhäusl, R. 1992.** Primary and secondary succession on wooded peat-bogs. Acta Societatis Botanicorum Poloniae 1: 89-102.
- Noble, I. R. 1989.** Attributes of invaders and the invading process: terrestrial and vascular plants. In: Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M., Williamson, M. (eds.): Biological invasions: a global perspective, p. 301-313. John Willey & Sons, New York, USA.
- Orlóci, L. 1975.** Multivariate analysis in vegetation research. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, The Netherlands.
- Prach, K. 1987.** Succession of vegetation on dumps from brown coal mining, NW Bohemia, Czechoslovakia. Folia Geobotanica & Phytotaxonomica 22: 339-354.
- Prach, K. 1994.** Succession of woody species in derelict sites in Central Europe. Ecological Engineering 3: 49-56.
- Pyšek, P. 1990.** The influence of *Calamagrostis villosa* on the species diversity of deforested sites in the Krušné Hory Mts. Preslia 62: 323-335.
- Pyšek, P., Prach, K. & Šmilauer, P. 1995.** Relating invasion success to plant traits: an analysis of the Czech alien flora. In: Pyšek, P., Prach, K., Rejmánek, M., Wade, M. (eds.): Plant invasions - general aspects and special problems, p. 39-60. SPB Academic Publishing, Amsterdam, The Netherlands.
- Raguse, C. A., Young, J. A. & Evans, R. A. 1977.** Germination of California annual range plants in response to a summer rain. Agronomy Journal 69: 327-329.

**Rejmánek, M. 1989.** Invasibility of plant communities. In: Drake, J.A., Mooney, H.A., di Castri, F., Groves, R.H., Kruger, F.J., Rejmánek, M., Williamson, M. (eds.): Biological invasions: a global perspective, p. 369-388. John Wiley & Sons, New York, USA.

**Richardson D. M., Williams P. A. & Hobbs R. J. 1994.** Pine invasions in the Southern Hemisphere: determinants of spread and invadability. *Journal of Biogeography* 21: 511-527.

**Rothmaler, W. 1994.** Exkursionsflora von Deutschland. Gefäßpflanzen: Kritischer Band. Gustav Fischer Verlag, Jena, Germany.

**Roy, J. 1990.** In search of the characteristics of plant invaders. In: di Castri, F., Hansen, A.J., Debussche, M. (eds.): Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin, p.19-36. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

**Russel, E. W. 1973.** Soil conditions and plant growth. Longman, London, UK.

**Ryser, P. 1993.** Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 4: 195-202.

**Salonen, V. 1987.** Relationship between the seed rain and establishment of vegetation in two areas abandoned after peat harvesting. *Holarctic ecology* 10: 171-174.

**Salonen, V. 1990.** Early plant succession in two abandoned cut-over peatland areas. *Holarctic Ecology* 13: 217-233.

**Salonen, V. 1992.** Effects of artificial plant cover on plant colonization of a bare peat surface. *Journal of Vegetation Science* 3: 109-112.

**Salonen, V. 1994.** Revegetation of harvested peat surfaces in relation to substrate quality. *Journal of Vegetation Science* 5: 403-408.

**Salonen, V. & Laaksonen, M. 1994.** Effect of fertilization, liming, watering and tillage on plant colonization of bare peat surfaces. *Ann. Bot. Fennici* 31: 29-36.

**Salonen, V., Penttinen, A. & Särkkä, A. 1992.** Plant colonization of bare peat surface: population changes and spatial patterns. *Journal of Vegetation Science* 3: 113-118.

**Salonen, V. & Setälä, H. 1992.** Plant colonization of bare peat surfaces - relative importance of seed availability and soil. *Ecography* 15: 199-204.

**Setälä, H. & Huhta, V. 1991.** Soil fauna increase *Betula pendula* growth: laboratory experiments with coniferous forest floor. *Ecology* 72: 665-671.

**Sokal, R. R. & Rohlf, F. J. 1995.** Biometry. W. H. Freeman & Co., New York, USA.



**Spirhanzl, J. 1951.** Rašelina, její vznik, těžba a využití. Přírodovědné nakladatelství, Praha.

**Statistical Sciences. 1995a.** S-PLUS Guide to Statistical and Mathematical Analysis, Version 3.3 for Windows. StatSci, a division of Mathsoft, Inc., Seattle, Washington, USA.

**Statistical Sciences. 1995b.** User's manual, Version 3.3 for Windows. StatSci, a division of Mathsoft, Inc., Seattle, Washington, USA.

**Sydes, C. & Grime, J. P. 1981a.** Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. I. Field investigations. *J. Ecol.* 69: 239-248.

**Sydes, C. & Grime, J. P. 1981b.** Effects of tree leaf litter on herbaceous vegetation in deciduous woodland. II. An experimental investigations. *J. Ecol.* 69: 249-262.

**Sykora, K. V. 1990.** History of the impact of man on the distribution of plant species. In: di Castri, F., Hansen, A.J., Debussche, M. (eds.): *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin*, p.19-36. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands.

**Šmilauer, P. 1992.** CANODRAW user's guide version 3.0. Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.

**ter Braak, C. J. F. 1990.** CANOCO - a FORTRAN program for CANONical Community Ordination by [partial] [detrended] [canonical] correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis, version 3.10. Microcomputer Power, Ithaca, New York, USA.

**van Andel, J., Bakker, J. P. & Grootjans, A. P. 1993.** Mechanisms of vegetation succession: a review of concepts and perspectives. *Acta Bot. Neerl.* 42: 413-433.

**Werner, P. A. & Harbeck A. L. 1982.** The pattern of tree seedling establishment relative to staghorn sumac cover in Michigan old fields. *The American Midland Naturalist* 108: 124-132.

**Young, J. A., Evans, R. A. & Kay, B. L. 1971.** Germination of caryopsis of annual grasses in simulated litter. *Agronomy Journal* 63: 551-555.

**Zar, J. H. 1984.** Biostatistical analysis. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, New Jersey, USA.