

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
BIOLOGICKÁ FAKULTA



MAGISTERSKÁ DIPLOMOVÁ PRÁCE

**OBNOVA DRUHOVĚ BOHATÝCH LUK NA ORNÉ
PŮDĚ: VLIV INICIÁLNÍ DRUHOVÉ DIVERZITY**

*Directing succession: acceleration of old field succession using
turf and soil translocation*

AUTOR: JANA KAILOVÁ, 2001

VEDOUCÍ PRÁCE: PROF. JAN LEPŠ, CSc.

Kailová J. 2001. Obnova druhově bohatých luk na orné půdě: vliv iniciální druhové diverzity. [Restoration of species-rich grassland on ex-arable land: impact of initial species diversity] - 67 p., Faculty of Biological Sciences, The University of South Bohemia, České Budějovice, Czech Republic.

Anotace:

This five-year study composes of sowing experimental plots with high- and low-diversity seed mixtures of grassland plants and translocating of sods from an ancient meadow. The aim of the experiments was to determine how the level of enrichment the soil with diaspores of plants typical for species rich meadows can affect the plant community development directed intentionally with regular mowing to a species rich meadow. In addition, the resistance of established plant communities to invasion of hemiparasite *Rhinanthus minor* was compared.

Tato práce je součástí řešení projektu financovaného grantem Evropské komise, Environment and Climate Framework IV Terrestrial Research Initiative, kontrakt ENV4-CT95-0002 a ERBIC CT960025 a granty FRVŠ číslo 0128/1999 a 0334/2000.

Prohlašuji, že jsem uvedenou práci vypracovala samostatně, pouze s použitím uvedené literatury.



V Českých Budějovicích, 27. 4. 2001

Poděkování

Chtěla bych poděkovat svému školiteli J.Š. Lepšovi za vedení práce a cenné odborné rady. Díky všem, kteří pomohli v terénu, s determinací nejasných taxonů, při psaní anglické části práce (S. Mortimer, P. Šmilauer) a kontrole rukopisu (L. Barčijová). Za semena *Rhinanthus minor* děkuji M. Petřů. Stálému osazenstvu „009-ky“ patří dík za pohodovou atmosféru při psaní.

Děkuji své rodině za podporu a trpělivost.

OBSAH

Úvod	5
1. Česká data. Obnova druhově bohatých lučních porostů na orné půdě: vliv iniciální druhové diverzity	9
1.1. Metodika	9
1.2. Výsledky	15
1.3. Diskuse	27
2. <i>Rhinanthus minor</i> L.: vztah mezi hemiparazitem a druhovou diverzitou hostitelského společenstva	35
2.1. Úvod	35
2.2. Metodika	36
2.3. Výsledky	37
2.4. Diskuse	38
3. Directing succession: acceleration of old field succession using turf and soil translocation	41
3.1. Introduction	41
3.2. Material and Methods	43
3.3. Results	48
3.4. Discussion	53
4. References	54
5. Příloha I. Publikace předběžných výsledků.	58
6. Příloha II. Fotodokumentace	63

Úvod

Luční porosty v našich podmínkách vznikají jako polopřirozený, člověkem obhospodařovaný typ agroekosystému, který by bez kosení či pastvy nebyl trvale udržitelný. Podle svých ekologických charakteristik (retence vody a živin, náchylnost k erozi, ekologická stabilita, ...) stojí mezi ekosystémy přirozenými (klimaxový les) a ekosystémy na intenzivně obhospodařované orné půdě (Rychnovská 1993).

Ačkoli se nejedná o přirozeně vzniklá společenstva, jsou z hlediska tradičně chápané evropské ochrany přírody nepostradatelným krajinným prvkem. Na luční ekosystémy je svým výskytem více nebo méně silně vázána řada druhů rostlin a živočichů, které se při odklonu od tradičního způsobu hospodaření na lučních porostech stávají stále vzácnějšími. To je jeden z důvodů, proč je jejich zhoršujícímu se stavu věnována stále větší pozornost. K poklesu výměry druhově bohatých lučních porostů došlo v posledních desetiletích v souvislosti s intenzifikací zemědělské výroby a v poslední době i v souvislosti s útlumovým programem, který postihl zejména méně produktivní podhorské oblasti. Na místech, kde dříve převažovala druhově bohatá společenstva mezofilních luk a pastvin, se proto dnes často setkáváme s polními monokulturami a vysokoprodukčními intenzivně využívanými loukami (na které často byly přiseté vyšlechtěné kultivary pícnin), nebo naopak se zanedbanými porosty zarůstajícími několika málo konkurenčně silnými druhy. V obou případech se setkáváme s poklesem druhové diverzity a ústupem typicky lučních druhů rostlin.

Z těchto důvodů je dnes jedním z cílů ochrany přírody v Evropě obnova alespoň části původní výměry lučních porostů. Na důležitosti nabývá především v souvislosti s potřebou zlepšit a rozšířit trvalé travní porosty při revitalizačních projektech, realizaci územních systémů ekologické stability, v alternativním zemědělství, při ochraně půdy před erozí, při zakládání ochranných pásem některých rezervací a vodních zdrojů, atd.

Asi největší zkušenosti s obnovou a údržbou druhově bohatých luk v České republice má správa chráněné krajinné oblasti Bílé Karpaty na jižní Moravě (Jongepierová et al. 1994, Jongepierová et Bittnerová 1998, Jongepierová 1995, 2000), která dlouhodobě spolupracuje

s Výzkumnou stanicí travinářskou v Zubří, a v posledních letech se pracovní skupina rozšířila také o další odborníky: půdní biology, botaniky, zoology, zemědělce a včelaře (Jongepierová 2000). Jejich cílem je hledat nejvhodnější metodiku udržování, zlepšování a zakládání druhově bohatých luk, která by měla být určena zemědělcům, státní správě a kontrolním orgánům ochrany přírody. Kromě odborné části (s důrazem na vytvoření regionálních směsí) se zabývá i ekonomickou náročností jednotlivých projektů (Jongepierová 1995).

Zatímco myšlenka obnovy a zvyšování druhové diverzity lučních porostů je u nás poměrně nová, v některých zemích (např. Velké Británii, Nizozemí) je této problematice tradičně věnována velká pozornost (například Wells 1987, McDonald 1993, Stevenson et al. 1995, Berendse et al. 1992, Smulders et al. 2000), stejně jako sukcesi na trvale opuštěné orné půdě – úhorech (například Osbornová et al. 1990, Bazzaz 1996), která svojí povahou má s obnovou lučních ekosystémů mnoho společného: sukcesní změny na opuštěných polích jsou závislé na dostupnosti diaspor potenciálních kolonizátorů (McDonald 1993, Eriksson 2000), změnách ve fertilitě půdy (Oomes 1990, 1992, Snow et al. 1997, McCrea et al. 2001), aktivitě herbivorů a způsobu managementu (Bowers 1993, Lepš et al. 1995, Olf et Ritchie 1998), přítomnosti či absenci půdních mikroorganismů (Clay et Holah 1999, Barni et Siniscalco 2000). Sukcesní změny jsou podmíněny spolupůsobením těchto faktorů, které určují podmínky pro koexistenci a kompetici jednotlivých druhů rostlin ve společenstvu, včetně nových kolonizátorů.

Mezi nejčastěji uváděné potíže při rekonstrukci druhově bohatých lučních porostů patří jednak nepříznivé abiotické stanovištní podmínky, například eutrofizace, změna odtokových poměrů po necitlivé melioraci nebo negativní změny ve struktuře půdního profilu dané intenzivní orbou, jednak faktory biotické. Častou příčinou pomalé regenerace lučních porostů je malá dostupnost diaspor lučních druhů, které ani nejsou dostatečně zastoupeny v půdní semenné bance a u kterých ani neprobíhá přenos diaspor z okolních porostů (ať už kvůli nízké produkci semen nebo kvůli tomu, že se takové druhy v bližším okolí už nevyskytují).

Další potíže nastávají v případech, kdy na stanovišti je od počátku rekultivace přítomen silný kompetitor z řad perzistentních „plevelných“ druhů, který dokáže zablokovat vytváření lučního společenstva na několik let (Burch 1996, Hansson et Hagelfors 1998). V počáteční fázi sukcese zpravidla dominují jednoleté plevele, přítomné ve velkém množství v semenné půdní bance (typičtí R-stratégové sensu Grime 1979), zatímco v dalších letech zvýhodňuje vzrůstající kompetice o zdroje konkurenčně silnější perzistentní plevelné druhy. Pokud dojde k jejich rozšíření v předstihu před sukcesně pozdějšími lučními druhy rostlin, šance na

úspěšné uchycení těchto cílových druhů se značně snižují.

Při zamýšlené obnově druhově bohaté louky je proto vždy zapotřebí identifikovat, které z výše jmenovaných faktorů mohou nejvíce brzdit úspěšné uchycení a šíření cílových lučních druhů rostlin, a snažit se najít způsob, jak jejich negativní vliv potlačit a jak maximálně podpořit uchycování cílových lučních druhů.

Otázkou zůstává, do jaké míry lze predikovat potenciální sukcesní trajektorie na určité lokalitě a zda lze na základě těchto predikcí předem vybrat nejvhodnější management pro úspěšnou rekultivaci cílového společenstva. Konkrétně zpravidla hledáme odpovědi na následující otázky:

Jsou fyzikální a chemické charakteristiky půdy v rozmezí vhodném pro rekultivaci? (Nejčastější potíží bývá vysoký obsah živin, změna odtokových poměrů po melioraci, úbytek organické hmoty v půdě a změna její porozity). Jakým způsobem potlačit perzistentní polní plevel? Lze nějak urychlit sukcesi k cílovému společenstvu? Jaký je nejvhodnější management rekultivované plochy? Jaké druhy lučních rostlin zvolit pro založení porostu a kde získat osivo v dostatečném množství? Jak vzdálený zdroj semen můžeme použít, abychom nezavlekli regionálně nepůvodní genotypy? Jakou roli hraje v procesu řízené sukcese druhová diverzita použitého osiva? Vyplatí se kromě osiva použít i další zdroj diaspor lučních druhů, například přesazené fragmenty luční vegetace, jako zdroj půdních mikroorganismů, edafonu a rostlin, které by obohatily nově vznikající ekosystém?

Řadu z těchto otázek týkajících se obnovy druhově bohatých lučních porostů na orné půdě byla zkoumána v rámci mezinárodního projektu CLUE (Changing Land Usage, Enhancement of biodiversity and ecosystem development), který vznikl jako součást čtvrtého rámcového programu pro životní prostředí a klima Evropské komise. Hlavním cílem týmu bylo zjistit, do jaké míry může umělé zvýšení iniciální druhové diverzity lučních rostlin a půdních (mikro)organismů ovlivnit první fáze sukcese při obnově lučního ekosystému na orné půdě, jak se budou lišit různě druhově bohaté porosty ve schopnosti vykompetovat polní plevel uchycené v iniciálních fázích po založení porostů, jak se bude lišit množství a druhové složení přirozených kolonizátorů těchto porostů a jaká bude produkce biomasy. Klíčové experimenty spočívaly v založení lučních porostů na orné půdě lišících se počtem přisetých druhů. Byly použity tři „hladiny“ diverzity: druhově bohaté osivo (15 druhů lučních rostlin), druhově chudé osivo (4 druhy lučních rostlin) a kontrola (žádné přiseté druhy). Podrobné informace o jednotlivých částech projektu jsou dostupné v prvních publikacích (Lepš et al. 2001, van der

Putten et al. 2000, Malý et al. 2000, Mortimer et al. (submitted), Kailová 2000) a na internetu (<http://regent.bf.jcu.cz/clue0.htm> – česká část, <http://www.nioo.knaw.nl./cto/clue/clue.htm> – společná stránka celého mezinárodního týmu).

Materiál prezentovaný v této práci je rovněž jedním z výstupů projektu CLUE a shrnuje dosud publikované a pro tisk připravované výsledky té části projektu, která byla zaměřená na srovnání efektivity dvou způsobů introdukce diaspor lučních druhů při obnově druhově bohatých lučních porostů: výsevu semen a přesazování fragmentů luční vegetace. První, tradiční přístup netřeba představovat, druhý byl zvolen proto, že kromě přenosu semen (obsažených v semenné půdní bance) dochází i k přenosu celých rostlin a inokula biocenózy půdních (mikro)organismů. Nejedná se tedy pouze o zvyšování druhové diverzity rostlinné složky ekosystému, ale i složky půdních organismů, které mohou při řízené sukcesi také hrát určitou roli, například jako zdroj symbiotických mykorrhizních hub a dalších půdních organismů charakteristických pro pozdnější sukcesní stádia.

Cílem práce bylo ověřit, do jaké míry přesazené monolity přispějí k podpoře sukcese řízené směrem k druhově bohaté louce a zda se bude lišit přežívání a šíření přesazených rostlin na plochách s rozdílnou počáteční druhovou diverzitou. K tomuto účelu byly založeny identické manipulativní experimenty v pěti evropských zemích podílejících se na projektu CLUE (Velká Británie, Švédsko, Nizozemí, Španělsko a Česká republika). Výsledky analýzy dat z vegetačních snímků pořízených na těchto pěti pokusných plochách jsou zde shrnuty ve třetí části práce (str. 41-53) ve formě článku připravovaného pro tisk. Každoroční monitorování vegetace na pokusných plochách si zajišťovala každá země samostatně, na české lokalitě je prováděla autorka osobně. Statistickou analýzu souboru dat ze všech pěti zemí provedla autorka, na přípravě článku pro tisk se podílí také kolega z britské části CLUE-týmu Simon Mortimer. Před tímto rukopisem je zařazena první část magisterské práce, která se detailněji věnuje výsledkům získaným autorkou na české lokalitě Benešov. Tato lokalita se od ostatních liší větším rozsahem založených pokusů a delší dobou, po kterou byla vegetace monitorována (str. 9-34). Druhá část práce uvádí výsledky nezávislého experimentu s výsevem hemiparazita *Rhinanthus minor* do pokusných ploch v Benešově. Jejím cílem bylo testovat vztah mezi hemiparazitem a druhovou diverzitou hostitelského společenstva (str. 35-40). V příloze magisterské práce je obrazová dokumentace a kopie článku věnovaného předběžným výsledkům na české lokalitě.

1. ČESKÁ DATA. OBNOVA DRUHOVĚ BOHATÝCH LUČNÍCH POROSTŮ NA ORNÉ PŮDĚ: VLIV INICIÁLNÍ DRUHOVÉ DIVERZITY.

1.1. Metodika

1.1.1. Charakteristiky pokusné plochy

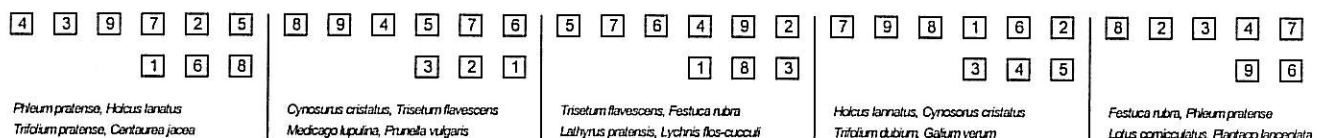
Pro pokus bylo zvoleno pole v blízkosti obce Benešov nad Lipou, okres Jinřichův Hradec, na jihozápadním okraji Āeskomoravské vrchoviny. Okolní prostor kolem pokusné plochy zabírají pole, jedna strana byla oseta roku 1996 komerční směsí jetele (*Trifolium pratense*), bojínku (*Phleum pratense*) a kostřavy luční (*Festuca pratensis*), každoročně je kosena ve stejnou dobu jako pokusné plochy. Další charakteristiky jsou uvedeny v tab. 1.

Tab. 1. Charakteristiky pokusné plochy, meteodata - zdroj ĀHMŮ (dlouhodobé průměry), půdní rozbor podle Hejčman (1999) a van der Putten et al. (2000).

Souřadnice	49°20'N 15°00'E
Nadmořská výška [m]	659
Sklon (%)	0
Průměrná teplota [°C]	6,4
Průměrná teplota nejteplejšího měsíce [°C]	16,4 – červenec
Průměrná teplota nejchladnějšího měsíce [°C]	-2,7 – leden
Roční úhrn srážek [mm]	680
Srážkově nejbohatší měsíc [mm]	78 – červenec
Srážkově nejchudší měsíc [mm]	36 – únor
Půdní typ	Hnědá půda (kambisol) na rulovém podloží
pH H ₂ O	5,88
pH KCl	4,95
Organická hmota [%]	4,88
Dusík [%]	0,190
Uhlík [%]	2,0
C/N poměr	10,7
Poslední sklizeň	Rok 1995: ječmen (<i>Hordeum vulgare</i>)
Další dřívě pěstované plodiny	Brambory (<i>Solanum tuberosum</i>), hrách (<i>Pisum sativum</i>)

1.1.2. Uspořádání experimentu

Experiment byl založen na jaře 1996 a sestával z pěti úplných znáhodněných bloků (tj. pěti opakování). Ve faktoriálním uspořádání byly zkombinovány dva způsoby introdukce diaspor lučních druhů: výsev semen a přesazování fragmentů vegetace odebraných na druhově bohaté louce (dále označovány jako monolity). První typ zásahu (výsev) měl tři hladiny diverzity: vysetí druhově bohatého osiva (15 druhů), vysetí druhově chudého osiva (4 druhy) a kontrolu (ponecháno přirozené kolonizaci). Druhý zásah (přesazení monolitů) měl rovněž tři hladiny: monolity přesazené na jaře 1996 (v době výsevu osiva), monolity přesazené na podzim 1996 a kontrolu bez monolitů. Ve stejnou dobu, kdy byly přesazeny jarní monolity, byla na všechny pokusné plochy určené k přesazení jarních a podzimních monolitů rozprášena půda nakopaná na louce, ze které byly monolity získány. Rozměr pokusných ploch byl 2 x 2 m, rozstup mezi dvěma sousedními plochami byl rovněž dva metry (obr. 1). Celá pokusná lokalita je od svého založení pravidelně kosena, aby se podpořil růst lučních druhů a byly potlačeny druhy raných sukcesních stádií. Od roku 1999 je kosena dvakrát do roka, aby se odstranila bohatá biomasa narostlá v důsledku vysokého obsahu živin (pozůstatek intenzivního hnojení bývalého pole).



Obr. 1. Uspořádání pokusných ploch do pěti znáhodněných bloků. Kombinace zásahů: 1 = přirozená kolonizace (NC); 2 = výsev druhově chudého osiva (LD) ; 3 = výsev druhově bohatého osiva (HD); 4 = NC + jarní monolity; 5 = LD + jarní monolity; 6 = HD + jarní monolity; 7 = NC + podzimní monolity; 8 = LD + podzimní monolity; 9 = HD + podzimní monolity. Druhy použité v druhově chudém osivu se v každém z pěti bloků liší, jejich kombinace jsou uvedeny pod každým blokem zvlášť. Druhově bohatá směs byla identická a obsahovala všechny uvedené druhy.

1.1.3. Výsev semen

Při výběru druhů pro osetí se postupovalo podle následujících kritérií, odpovídajících běžným zásadám při obnově přírodních ekosystémů:

1. Každá z použitých osivových směsí (HD i LD) by měla obsahovat jak potenciálně dominantní druhy, tak druhy doplňkové (subordinate species *sensu* Grime 1998). Jako potenciální dominantní druhy byly zvoleny trávy a jako doplňkové druhy dvouděložné rostliny. Jako oddělená skupina byly vyčleněny vikvovité kvůli jejich zvláštní funkci

- strategii fixátorů dusíku (Smith et al. 1997).
2. Zvolené druhy by měly mít širokou ekologickou valenci s optimem v cílovém společenstvu svazu *Arrhenatherion*, nejlépe asociace *Poo-trisetetum* (lipnicovo-trojštětové louky podhůří a nižších horských poloh na mezotrofní půdě) a *Arrhenatheretum elatioris* (ovsíkové louky na eu- či mezotrofních půdách). Měly by se přirozeně vyskytovat v obdobných porostech v širším okolí pokusné plochy.
 3. Semena by měla pocházet z přírodních populací nebo kultur z těchto populací založených, bez použití komerčních kultivarů a semen pocházejících z geograficky vzdálených populací, aby nedošlo k zavlečení nežádoucích cizích genotypů.
 4. Vzhledem k cílům experimentu, alespoň některé druhy (s ohledem na body 1 – 3) by měly být shodné s druhy použitými v ostatních zemích podílejících se na projektu CLUE.

Jako nejhůře splnitelné se v praxi ukázalo kritérium třetí, požadující přírodní původ matečných porostů semen. Před založením experimentu nebylo reálné získat dostatečné množství semen z vlastních sběrů, protože kromě zde prezentovaných pokusných ploch 2 x 2 m se v rámci CLUE zakládaly ještě plochy 10 x 10 m velké (viz pokus s *Rhinanthus minor* str. 36), takže celkové množství potřebných semen bylo značně velké - pro každý druh trávy 15×10^6 semen, pro ostatní druhy 3×10^6 semen. Z tohoto důvodu se okruh potenciálně použitelných druhů zúžil na druhy nabízené komerčními distributory osiv, schopnými navíc garantovat přírodní původ dodaných genotypů. Většina semen byla nakonec dodána firmou Planta Naturalis z Markvartic u Sobotky.

Druhově chudé (LD) směsi obsahovaly vždy dva druhy trav, jeden druh dvouděložné rostliny a jeden druh vikvovité rostliny. Druhově bohatá (HD) směs sestávala z pěti druhů trav, pěti druhů dvouděložných a pěti druhů vikvovitých rostlin. Jak vyplývá z tab. 2, hustota vysetých semen jednotlivých funkčních skupin byla na všech pokusných plochách stejná: 2500 semen m^{-2} trav, 500 semen m^{-2} dvouděložných a 500 semen m^{-2} vikvovitých, průměrná hmotnost vysetých směsí se pohybovala kolem $4,3g\ m^{-2}$. LD směsi sestávaly v každém z pěti bloků z jiné kombinace druhů obsažených v HD směsi. Takové uspořádání experimentu je nezbytné, pokud chceme testovat hypotézy o vlivu druhové *diverzity* na fungování společenstva: pokud by ve všech blocích byla LD směs složena z identické kombinace druhů, byly by případné rozdíly ve vlastnostech LD a HD směsí daleko spíše dány *identitou* čtveřice druhů použitých v LD směsi, než nějakým obecným rozdílem v druhové *diverzitě* (Huston 1997, Lepš et al. 2001).

Před výsevem byly odebrány vzorky půdy na analýzu semenné půdní banky (Hejzman 1997). Nejvíce klíčících semen bylo zaznamenáno u druhů *Fallopia convolvulus*, *Myosotis arvensis*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Spergula arvensis*, *Veronica arvensis* a *Veronica persica*. Průměrný počet semenáčků na dva litry čerstvé půdy byl 77 (Hejzman 1997).

Tab. 2. Osevní hustoty [počty semen m⁻²] na druhově chudých plochách v jednotlivých blocích (LD1 až LD5) a na druhově bohatých (HD) plochách. Klíčivost – odhad klíčivosti po výsevu na pokusné plochy.

skupina	druh	HD	LD1	LD2	LD3	LD4	LD5	klíčivost
Trávy	<i>Cynosurus cristatus</i>	500	0	1250	0	1250	0	dobrá
	<i>Festuca rubra</i>	500	0	0	1250	0	1250	dobrá
	<i>Holcus lanatus</i>	500	1250	0	0	1250	0	dobrá
	<i>Phleum pratense</i>	500	1250	0	0	0	1250	dostatečná
	<i>Trisetum flavescens</i>	500	0	1250	1250	0	0	dobrá
Vikvovitě	<i>Lathyrus pratensis</i>	100	0	0	500	0	0	dostatečná
	<i>Lotus corniculatus</i>	100	0	0	0	0	500	dobrá
	<i>Medicago lupulina</i>	100	0	500	0	0	0	dostatečná
	<i>Trifolium dubium</i>	100	0	0	0	500	0	dostatečná
	<i>Trifolium pratense</i>	100	500	0	0	0	0	dostatečná
Ostatní	<i>Centaurea jacea</i>	100	500	0	0	0	0	špatná
	<i>Galium verum</i>	100	0	0	0	500	0	minimální
	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	100	0	0	500	0	0	žádná
	<i>Plantago lanceolata</i>	100	0	0	0	0	500	dobrá
	<i>Prunella vulgaris</i>	100	0	500	0	0	0	dobrá

1.1.4. Přesazení lučních monolitů

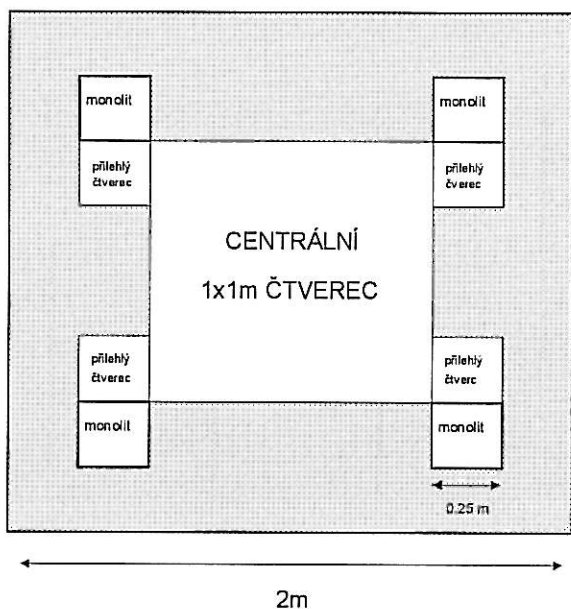
První část pokusných ploch určených pro přesazení monolitů luční vegetace jimi byla osazena v dubnu 1996, krátce po osetí pokusných ploch (tzv. jarní monolity), druhá část byla osazena v říjnu téhož roku (podzimní monolity). Rozměry každého monolitu byly 25 x 25 x 25 cm, na jednu pokusnou plochu byly přesazeny celkem čtyři (obr. 2). Ve stejnou dobu, kdy byly přesazeny jarní monolity, bylo na všechny pokusné plochy určené k přesazení jarních a podzimních monolitů rozprášeno 10 litrů půdy nakopané na louce, ze které byly monolity získány. Půda byla odebrána ze svrchní části humusového horizontu po odstranění 2-3 cm silné vrstvy s kořenujícími rostlinami. Před rozprášením na plochy byla půda zhomogenizována a byly odstraněny viditelné úlomky rostlinného materiálu. Část půdy byla odebrána na analýzu semenné banky (Kailová 1998). Louka použitá jako zdroj monolitů a půdy pro pokus byla vzdálená asi 400 m, floristické složení je shrnuto v tab. 3. Stanovištní poměry zdrojové louky přibližně odpovídaly předpokládaným budoucím stanovištním poměrům pokusných ploch tak, jak se ustálí pod vlivem pravidelného kosení. Snad jen v případě půdní vlhkosti bychom mohli zdrojovou louku označit za mírně vlhčí. Za výhodu

pro monitorování kolonizačního potenciálu přesazených monolitů můžeme považovat fakt, že druhové složení zdrojové louky se jen z menší části překrývalo s druhy zastoupenými v našich osivových směsích (přitom oba soubory druhů se ekologicky takřka neliší).

1.1.5. Monitorování vegetace

Nomenklatura: Rothmaler (1976)

Každoročně od založení experimentu v roce 1996 je odhadována procentuální pokryvnost všech druhů cévnatých rostlin ve čtvercích 1 x 1 m, lokalizovaných ve středu každé pokusné plochy. U ploch, na které byly přesazeny luční monolity, se navíc stejným způsobem snímkuje vegetace uvnitř jednotlivých monolitů a vegetace na ploše sousedící jednou stranou s přesazeným monolitem, stejné rozlohy jako monolit (obr. 2). Snímkování se provádí na začátku léta před první sečí v závislosti na fenologickém vývoji v tom kterém roce.



Obr. 2. Detail pokusné plochy s přesazenými monolity. Čtverce, ve kterých je každoročně snímkována vegetace, jsou prosvětlené.

1.1.6. Analýza dat

Změny v druhovém složení snímkaných ploch byly vyhodnocovány pomocí mnohorozměrné ordinační analýzy v programu Canoco for Windows 4.0 (ter Braak et Šmilauer 1998) s Monte Carlo permutačním testem, ordinační diagramy byly vytvořeny v CanoDraw for Windows, verze 4.0 (Šmilauer nepubl.). Experimentální zásahy byly

kódovány jako nominální vysvětlující proměnné (ve formě dummy variables *sensu* Jongman et al. 1987): výsev druhově bohatého osiva (HD), výsev druhově chudého osiva (LD) a neosetá přirozená kolonizace (NC); přesazení jarních monolitů, přesazení podzimních monolitů a kontrola bez monolitů. Jednotlivé roky byly kódovány jako spojitá kvantitativní proměnná - tento způsob kódování byl zvolen na základě výsledku pilotní detrendované korespondenční analýzy (DCA), která potvrdila víceméně lineární průběh změn snímekovaných porostů mezi jednotlivými roky. Zjištěná délka gradientu na první ordinační ose další pilotní DCA analýzy (roky již kódované spojitě) spadala ještě do rozmezí hodnot indikujících jako vhodný model druhové odpovědi na proměnné prostředí model lineární. Proto byly dílčí hypotézy testovány s použitím redundanční analýzy (RDA), což je metoda založená na přímé gradientové analýze s lineárním modelem druhové odpovědi na gradienty prostředí. U většiny analýz je ve výsledcích uvedeno, že **vysévané druhy byly v analýze pasivní**. To v terminologii ordinačních metod znamená, že takové druhy byly záměrně vypuštěny z výpočtů skóre snímků a ostatních druhů a do ordinace byly zahrnuty až na závěr, takže na její výsledek neměly vliv (to samozřejmě nebránilo jejich dodatečnému vynesení do ordinačních diagramů). Takový přístup byl uplatněn ve všech analýzách, ve kterých se testoval vliv druhové diverzity vysévaných osiv na přirozené kolonizátory pokusných ploch (tedy zhusta nežádoucí raně sukcesní druhy). Pokud bychom v takových analýzách ponechali přisévané druhy aktivní, potvrdili bychom tím (vysoce statisticky signifikantně) pouze triviální fakt, že přiseté druhy opravdu rostou především na těch plochách, kam byly vysety. Nic bychom ale nemohli říci o tom, do jaké míry se různě druhově bohaté porosty vysetých lučních rostlin liší ve schopnosti konkurovat přirozeným kolonizátorům. Ze stejných důvodů byly v analýze testující vliv přesazených monolitů a přidavku půdy na růst ostatních rostlin ponechány pasivní všechny druhy rostlin zastoupené v přesazených monolitech.

Při testování těchto dílčích otázek byl zvolen přístup známý jako **dekompozice variability dat** (ter Braak et Šmilauer 1998, p. 261) nebo také rozklad variance (Lepš et Šmilauer 2000). To znamená, že nejprve byla spočtena celková variabilita dat vysvětlitelná všemi environmentálními (vysvětlujícími) proměnnými a pak byl testován vliv každé z nich zvlášť, přičemž ostatní vysvětlující proměnné byly v takové parciální analýze použity jako kovariáty (covariables), což umožnilo testovat dílčí (parciální) vliv jednotlivých vysvětlujících proměnných. (analogicky parciálním regresním koeficientům v mnohonásobné regresi).

Při testování **interakce vysvětlujících proměnných** (nejčastěji interakce určitého typu

zásahu – například výsev HD a LD osiv – s časem) se jedná o obdobný princip jako v ANOVě (analýze variance): přítomnost interakce znamená, že se jednotlivé typy zásahů (např. HD, LD, NC) vyvíjejí v čase odlišně, jinými slovy, jejich sukcesní trajektorie nejsou pararelní. Naopak v případě neprůkazné interakce uvažujeme o paralelních sukcesních trajektoriiích (i když se od počátku zásahy od sebe liší, pak tento rozdíl se v čase nemění, ale zůstává zachován).

Poslední termín, který si zaslouží bližší vysvětlení, je **standardizace přes snímky**, použitá v části RDA analýz. Pokud provedeme analýzu bez standardizace přes snímky (v CANOCu nabízena jako default volba), testujeme nulovou hypotézu, že vysvětlující proměnné nemají na vegetaci žádný vliv. K zamítnutí hypotézy tak postačí, když se změni hustota společenstva, ale proporcionální zastoupení jednotlivých druhů zůstane zachováno. Pokud zadáme volbu standardizace přes snímky, nulovou hypotézu takové analýzy můžeme formulovat takto: relativní zastoupení jednotlivých druhů rostlin se neliší mezi testovanými zásahy (tj. různé druhy se neliší ve své reakci na zásahy). Test bez této standardizace je silnější, zato druhý má větší vypovídací hodnotu o ekologickém chování druhů (Lepš et Šmilauer 2000).

1.2. Výsledky

1.2.1. Výsev lučních rostlin

Většina z patnácti vysetých druhů lučních rostlin již v prvním roce úspěšně vyklíčila, s výjimkou *Lychnis flos-cuculi* (nezaznamenány žádné semenáčky), *Medicago lupulina*, *Galium verum* a *Centaurea jacea* (jen minimální klíčivost). V průběhu pěti let, po které byla vegetace monitorována, byl pozorován úbytek nežádoucích raně sukcesních druhů, který byl nejmarkantnější na plochách osetých druhově bohatým osivem. Již ve třetí sezóně se oseté plochy v hrubých rysech blížily cílovému společenstvu, a to nejen svojí druhovou skladbou, ale i poměrným zastoupením jednotlivých funkčních skupin. Pouze několik druhů, které po výsevu špatně vzcházely, na většině ploch chybělo. Přibližnou představu o složení vegetace v jednotlivých zásazích nabízí tab. 3.

Tab. 3. Změny v druhovém složení pokusných ploch podle příslušnosti k jednomu ze zásahů NC (přirozená kolonizace), LD (druhově chudé osivo) a HD (druhově bohaté osivo). Hodnoty udávají průměrnou procentickou pokryvnost. V případě vyšetěných druhů a přirozených kolonizátorů jde o průměr ze všech pokusných ploch s daným typem zásahu (15 pro každý) bez rozlišování, zda na plochy byly také přesazeny monolity. V případě druhů šířících se na plochy z monolitů jde o průměrnou procentickou pokryvnost na plochách, na které byly monolity přesazeny. Hodnoty jsou zaokrouhleny na celá čísla, "+" značí pokryvnost v rozmezí 0,5 – 0,1%, "r" pokryvnost menší než 0,1%. Zdrojem dat byly snímky vegetace v centrálních 1 x 1 m čtvercích (obr. 2). Seznam kolonizátorů není úplný, uvedeny jsou pouze nejčastěji se vyskytující druhy.

	1996			1997			1998			1999			2000			
	NC	LD	HD	NC	LD	HD	NC	LD	HD	NC	LD	HD	NC	LD	HD	
Vyšetě druhy																
<i>Trisetum flavescens</i>		1	1		15	29	1	22	54	12	30	71	18	27	44	
<i>Lotus corniculatus</i>		11	18		10	11		8	6		3	6		6	8	
<i>Trifolium pratense</i>	2	4	10	3	13	34	3	7	6		r	r	r	r	r	
<i>Lathyrus pratensis</i>		2	1		5	3		3	2		8	15		11	20	
<i>Holcus lanatus</i>		1	2		5	6		10	4	r	9	3	1	4	3	
<i>Plantago lanceolata</i>		4	7		9	9		4	3		1	1		2	2	
<i>Festuca rubra</i>		1	1		4	4		3	2		8	3		6	4	
<i>Cynosurus cristatus</i>		1	+		9	11		4	3	r	2	1	1	1	1	
<i>Phleum pratense</i>		+	+		+	1		7	2		9	2	1	4	2	
<i>Prunella vulgaris</i>		1	2		1	1		+	1		2	2		3	2	
<i>Centaurea jacea</i>		r	r		r	r		r	r		1	1		1	2	
<i>Trifolium dubium</i>		1	1		1	r		r			r	1		r	r	
<i>Galium verum</i>		r	r		r			r			r			r		
<i>Medicago lupulina</i>		r	r		r						r			r		
Kolonizátoři z monolitů																
<i>Achillea millefolium</i>								+	r		1	1		4	1	r
<i>Alopecurus pratensis</i>											1	r	r	5	1	+
<i>Dactylis glomerata</i>				r				r			1	+	+	2	+	+
<i>Agrostis tenuis</i>								+			4	+	r	+	r	+
<i>Rumex acetosa</i>								r			r			+	+	r
<i>Stellaria graminea</i>						r			r		+	r	r	+	r	+
<i>Anthoxanthum odoratum</i>											+	r	r	+	r	r
<i>Alchemilla monticola</i>						r					r	r	r	+	+	+
<i>Ranunculus acer</i>											r	r		+	+	r
Přirození kolonizátoři																
<i>Trifolium repens</i>	31	41	35	92	62	49	34	13	5	13	12	4	26	11	4	
<i>Elymus repens</i>	12	10	12	17	14	12	43	18	4	52	23	7	11	5	3	
<i>Poa pratensis + trivialis</i>	r	r	r	1	2	1	4	4	1	20	10	2	11	4	1	
<i>Taraxacum sect. ruderalia</i>	r			+	r	r	2	+	+	3	2	2	21	11	8	
<i>Falopia convolvulus</i>	19	16	10	r	r	r	r		r	r	r	r	r	r	r	
<i>Myosotis arvensis</i>	9	7	5	1	1	+	9	4	3	+	r	r	r	r	r	
<i>Stellaria media</i>	16	10	6	r	r		1	1	r	r	r	r	r	r	r	
<i>Viola arvensis</i>	10	7	6	r	r	r	3	2	r	r	r	r	1	1	1	

Dílčí hypotézy o chování jednotlivých druhů v různých zásazích byly testovány mnohorozměrnou analýzou, která byla postupně aplikována na tři základní soubory dat: nejprve na vegetační snímky centrálních 1 x 1 m čtverců, dále na snímky vegetace uvnitř přesazených monolitů a snímky vegetace v přilehlých čtvercích.

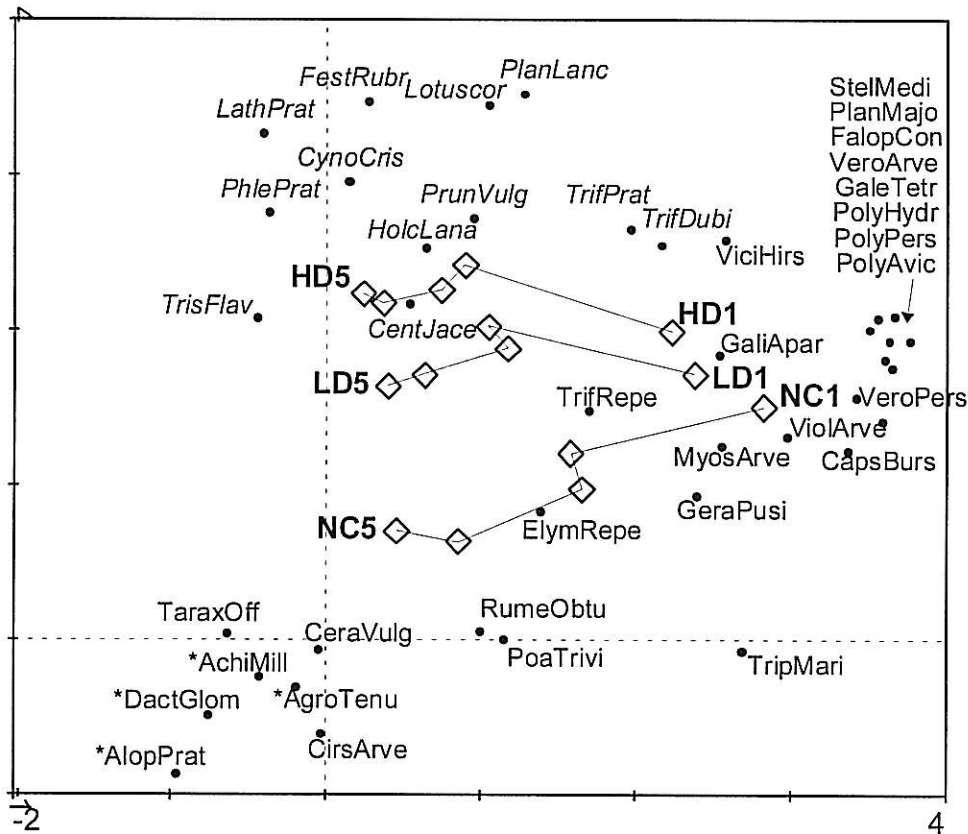
1.2.2. Analýza vegetačních snímků centrálních 1 x 1 m čtverců

Při analýze centrálních čtverců byla hledána odpověď na následující okruh otázek:

Do jaké míry byl úspěšný výsev osiv? Lišily se porosty založené z druhově chudých a druhově bohatých osiv ve schopnosti potlačovat přirozené kolonizátory pokusných ploch? Jaké sukcesní změny společné pro všechny typy zásahů můžeme identifikovat? Přispělo nějak přesazení monolitů a rozprášení zeminy k urychlení řízené sukcese? Pokud ano, byl nějaký rozdíl v efektivitě monolitů přesazených na jaře a na podzim?

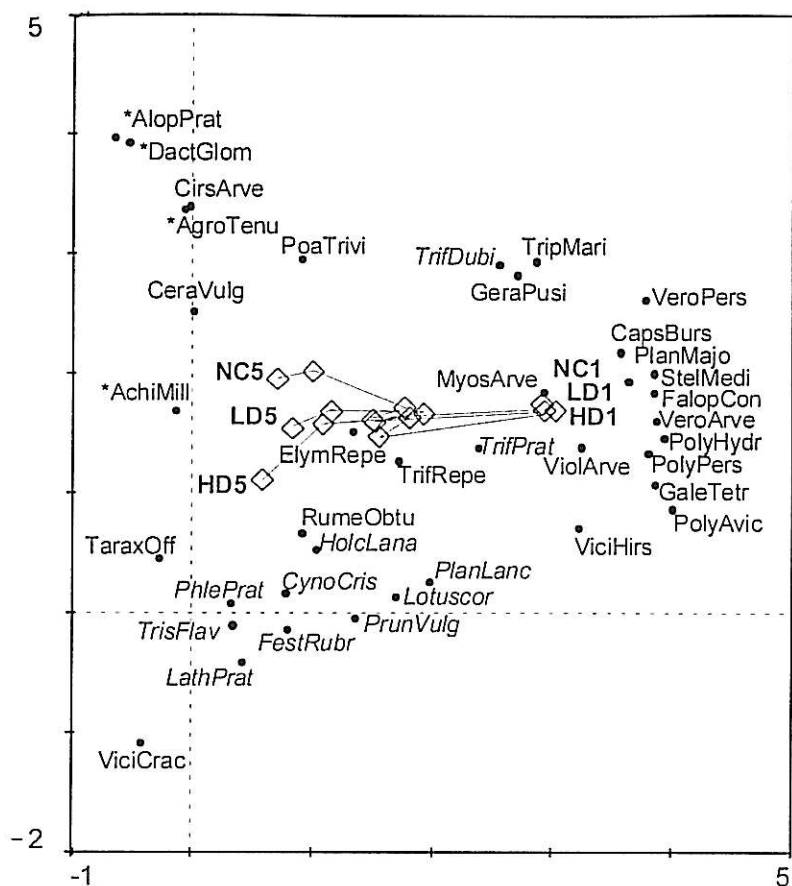
Před testováním těchto dílčích otázek pomocí přímé gradientové analýzy a Monte Carlo permutačních testů byla spočtena nepřímá gradientová analýza (DCA) a její výsledky vyneseny do ordinačního diagramu. V této analýze byly jako kovariáty zadány bloky (1-5) a monolity (monolity přítomny vs. nepřítomny). Jako environmentální proměnná byly v diagramu (pro každý rok zvlášť) vyneseny centroidy zásahů vztahujících se k výsevu (NC, LD, HD). Přísévané druhy byly v analýze ponechány aktivní. Cílem této ordinace bylo přehledně zobrazit co největší množství variability dat (proto *nepřímá* gradientová analýza s *unimodálním* modelem druhové odpovědi) a přitom si udělat představu o tom, jak s ní souvisí naše environmentální proměnné, u kterých očekáváme největší vysvětlující sílu (v tomto případě faktory času a přísévání lučních rostlin). Ve výsledném ordinačním diagramu (obr. 3) byly spojeny centroidy příslušející ke stejnému typu zásahu (NC, LD, HD), aby vynikl průběh jejich sukcesních trajektorií. Diagram naznačuje, že průběh sukcesních změn v každém ze tří zásahů byl během prvních pěti let víceméně lineární, až na úsek mezi druhým a třetím rokem, kde pozorujeme cosi jako zpomalení až stagnaci vývoje sledovaných porostů. Poloha optima obou (prozatím) nejsilnějších přirozených kolonizátorů (*Trifolium repens* a *Elymus repens*) v blízkosti centroidů těchto „kritických“ roků může naznačovat jednu z možných příčin takového průběhu sukcese. Z diagramu dále vyplývá, že sukcese zřejmě neprobíhala ve všech třech typech zásahů zcela souběžně: v prvním roce si jsou centroidy relativně blíže než v letech následujících. Můžeme ale konstatovat, že v posledních dvou letech se rozdíl nezvětšoval, HD a LD porosty byly již částečně stabilizované a NC porosty se jim v posledním roce svou druhovou skladbou blížily více než v předposledních dvou letech. Optima většiny vyšetých druhů jsou podle očekávání soustředěna v blízkosti HD a LD centroidů. Protože první ordinační osa je evidentně vysoce korelovaná s časem, lze si podle pozic kolmých průmětů druhových optim na tuto osu udělat dobrou představu o tom, ve které fázi sukcese dosáhly nejvyšší pokryvnosti. Polohu druhových optim raně sukcesních

polních plevelů v blízkosti centroidů prvního roku netřeba komentovat, za pozornost stojí společný nástup několika druhů lučních rostlin, které se v posledních letech začínají šířit z monolitů a uchycují se nejvíce v plochách ponechaných přirozené kolonizaci.



Obr. 3. Ordinační diagram založený na DCA analýze dat z centrálních čtverců. Přisěvané druhy byly v analýze ponechány aktivní. Diagram vysvětluje 20% variability dat (po fitování kovariát pro bloky a monolity). Vyneseny jsou centroidy pro tři typy zásahů: HD – výsev druhově bohatého osiva; LD – výsev druhově chudého osiva; NC – ponecháno přirozené kolonizaci. Každý rok je vynesen zvlášť, centroidy příslušející ke stejnému typu zásahu jsou spojené. Pro přehlednost byly ponechány popisky jen pro centroidy prvního a posledního (pátého) roku. Vyšeté druhy jsou v *latince*, druhy invadující z monolitů jsou označeny hvězdou*, klíč ke zkratkám názvů rostlin viz tab. 5. str. 34.

Protože vyšeté druhy byly ponechány aktivní, ordinační diagram na obr. 3 vypovídá především o tom, jak úspěšný byl výsev z hlediska jejich uchycování a kolonizace, avšak informace o tom, do jaké míry přisetí těchto pozdně sukcesních druhů ovlivnilo růst přirozených kolonizátorů, zůstává skryta. Pro zviditelnění tohoto vlivu byla provedena identická DCA analýza, s jediným rozdílem: vyšeté druhy byly tentokrát pasivní a do ordinačního diagramu byly vyneseny až dodatečně. Výsledek (obr. 4) naznačuje, že v prvních letech byl vliv přisěvaných druhů minimální, ale v posledních dvou letech se začal stále silněji uplatňovat.



Obr. 4. Ordinační diagram založený na DCA analýze dat z centrálních čtverců. Přisěvané druhy byly v analýze pasivní. Diagram vysvětluje 18% variability dat (po fitování kovariát pro bloky a monolity). Další viz obr. 3.

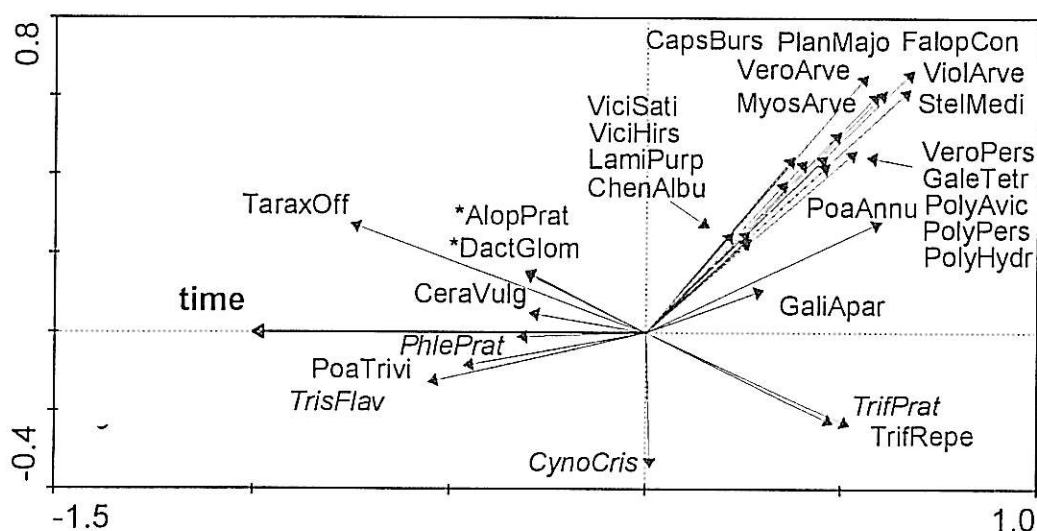
Pro ověření trendů naznačených nepřímou gradientovou analýzou byla spočtena série parciálních přímých gradientových analýz, jejichž výsledky shrnuje tab. 4. Největší podíl variability se podařilo vysvětlit změnami v čase, společnými pro všechny experimentální plochy (analýza C2, obr. 5). Na všech plochách rychle ustoupily raně sukcesní druhy (převážně jednoleté polní plevely) a průkazně poklesla i průměrná pokryvnost jednoho z dvojice (prozatím) nejúspěšnějších přirozených kolonizátorů – jetele plazivého (*Trifolium repens*). Druhý kolonizátor z této dvojice – pýr plazivý (*Elymus repens*) – se v ordinačním diagramu neobjevil, protože jeho průměrná pokryvnost se během pěti sledovaných let příliš nezměnila (srovnej tab. 3). Relativně největší nárůst pokryvnosti byl v posledních letech na všech plochách zaznamenán u pampelišky (*Taraxacum sect. ruderalia*), trojštětu (*Trisetum flavescens*) a lipnic (*Poa trivialis* a *P. pratensis*). Pampeliška i obě lipnice patří mezi spontánní kolonizátory, v případě *P. trivialis* bylo šíření usnadněno její přítomností

v semenné půdní bance (Hejcman, pers. kom.). *Trisetum flavescens* se dokázalo velice rychle rozšířit z ploch, na kterých bylo vyseto, také na plochy ostatní.

Tab. 4. Výsledky RDA analýz snímků z centrálních čtverců. Každá z analýz (C1-C6) byla provedena ve dvou variantách: bez standardizace přes snímky a se standardizací. Dosažené hladiny významnosti Monte Carlo permutačních testů (P) a procento variability druhových dat vysvětlené modelem po fitování kovariát (%) udávají poslední dva sloupce tabulky. Hodnoty v závorkách přísluší k analýzám standardizovaným přes snímky. Symboly proměnných použitých v testech: T – čas; S – způsob osetí (NC, LD, HD); M – přesazení monolitů (v analýzách C1 a C2 kódováno "monolity přesazeny" a "bez monolitů", v analýze C5 kódováno "jarní monolity", "podzimní monolity" a "bez monolitů"); B – bloky (1-5); * – interakce. Výsledky všech analýz vedou k zamítnutí nulových hypotéz ($P \leq 0,006$).

Nulová hypotéza	Vysvětlující proměnné	Kovariáty	%	P
C1 V druhové skladbě nejsou žádné změny (ani změny všem zásahům společně, ani změny pro jednotlivé zásahy specifické).	T, S, M, T*S	B	15 (11)	0,001 (0,001)
C2 V druhové skladbě není žádný sukcesní trend společný pro všechny typy zásahů.	T	B, S, M	13 (12)	0,002 (0,002)
C3 Přisívání lučních druhů nemá vliv na přirozené kolonizátory ani na kolonizátory šířící se z monolitů.	S, S*T	B, T	5 (3)	0,002 (0,002)
C4 Přisívání druhově chudých i bohatých osiv má na kolonizátory stejný vliv ¹ .	S, S*T	B, T	3 (2)	0,002 (0,006)
C5 Přesazení jarních ani podzimních monolitů spolu s přidavkem zeminy nemá na druhovou skladbu žádný vliv.	M*T	S, T, M	2 (2)	0,002 (0,004)

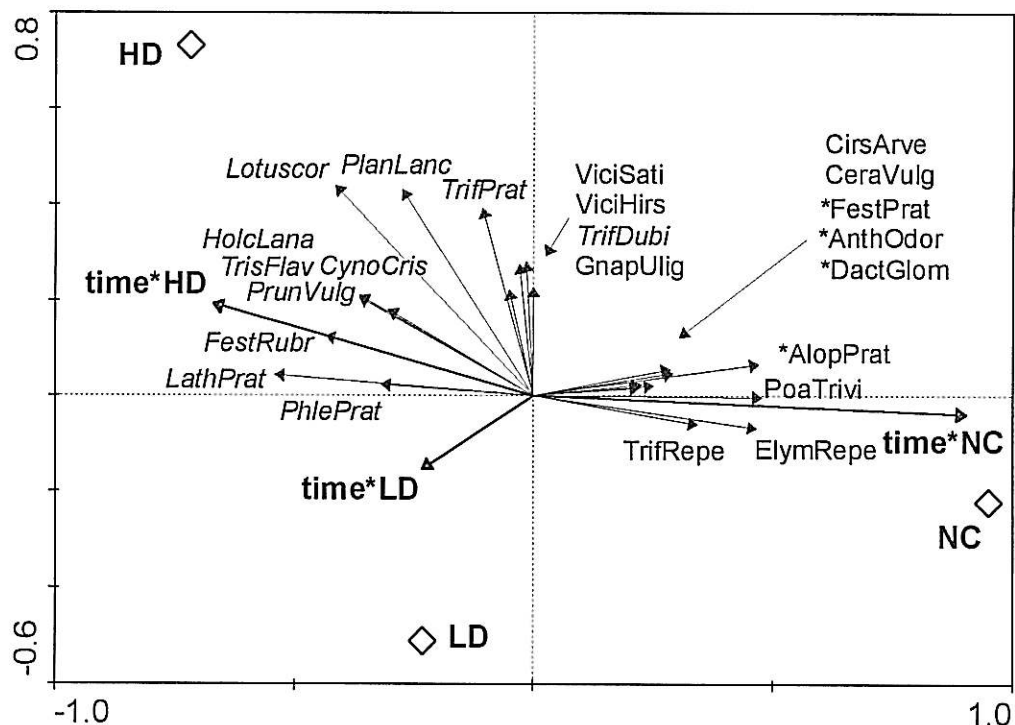
¹ pro analýzu C4 byla použita jen data z LD a HD ploch.



Obr. 5. Ordinační diagram založený na RDA analýze vegetace v centrálních čtvercích, zobrazující druhy, které vykazují obdobný sukcesní trend na všech pokusných plochách (analýza C2). Jako jediná vysvětlující proměnná byl použit čas (time). Diagram vysvětluje 13% variability, $P = 0,002$. Vyseté druhy jsou *kurzívou*, druhy invadující z monolitů jsou označeny hvězdičkou*, klíč ke zkratkám názvů rostlin viz tab. 5 str. 34.

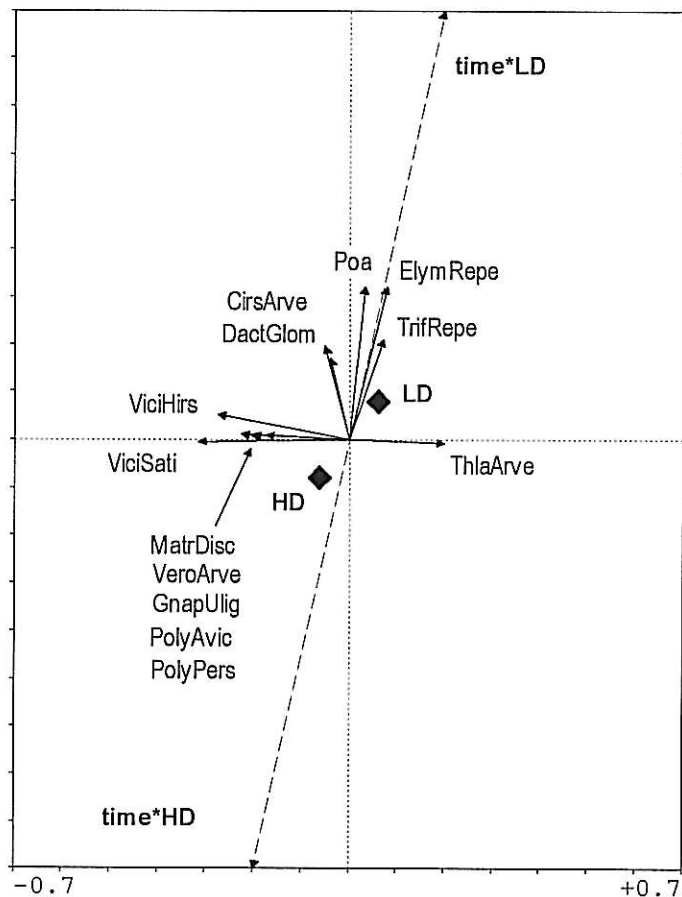
Analýza C3 potvrdila, že prisívané druhy lučních rostlin dokázaly částečně potlačit růst přirozených kolonizátorů, kteří nejlépe prospívali v kontrolních plochách ponechaných

přirozené kolonizaci (obr. 6). Zároveň se v tomto zásahu také nejlépe šířily některé druhy pocházející z přesazených lučních bloků: *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dactylis glomerata* a *Festuca pratensis* (ačkoli tento druh mohl plochy kolonizovat i z blízké recentně založené produkční louky). Do jaké míry se lišila konkurenceschopnost druhově chudých (LD) a druhově bohatých (HD) výsevů, nelze na základě této analýzy zjistit, proto byly ze souboru dat vyřazeny všechny NC plochy a byla provedena nová analýza s identickou volbou všech parametrů (analýza C4, obr. 7).



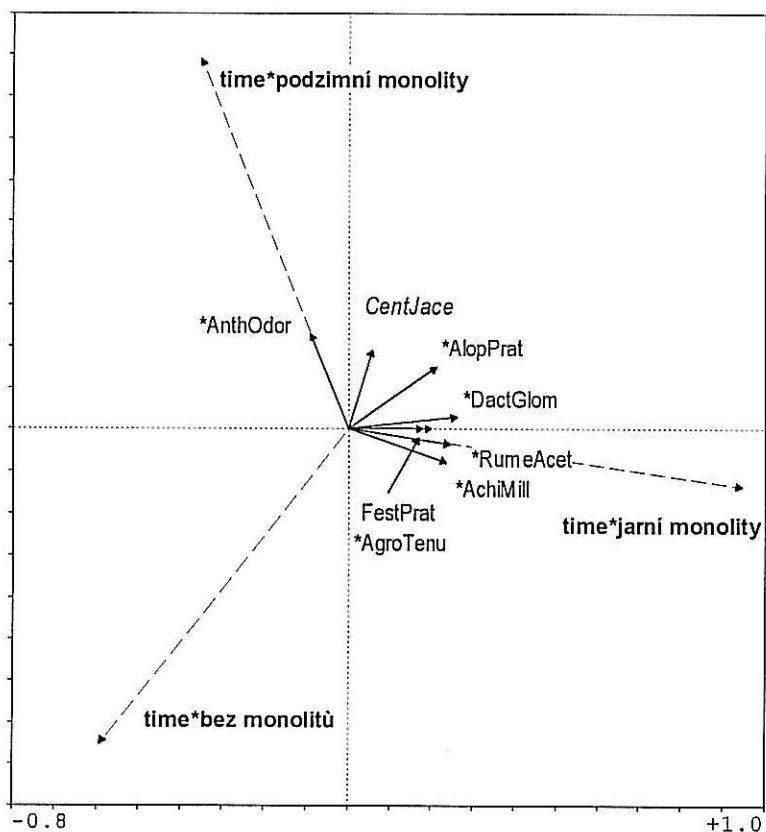
Obr. 6. Ordinační diagram založený na RDA analýze vegetace v centrálních čtvercích. Zobrazeny jsou druhy, které vykazují odlišný sukcesní trend v různých typech zásahů (HD – výsev druhově bohatého osiva, LD – výsev druhově chudého osiva, NC – ponecháno přirozené kolonizaci). Kromě zásahů samých byly jako další vysvětlující proměnné použity interakce zásahů s časem (*time). Diagram vysvětluje 5% variability, $P = 0,002$ (analýza C3). Vyšeté druhy jsou *kurzívou*, druhy invadující z monolitů jsou označeny hvězdou*, klíč ke zkratkám názvů rostlin viz tab. 5 str. 34.

Výsledky analýzy C4 potvrzují, že i mezi LD a HD porosty je statisticky průkazný rozdíl v pokryvnostech některých přirozených kolonizátorů, včetně obou nejméně úspěšných druhů: *Elymus repens* a *Trifolium repens*. Ačkoli je tento rozdíl vysoce statisticky signifikantní, první dvě ordinační osy vysvětlují pouze malý zlomek variability dat (tři, resp. dvě procenta při standardizaci přes snímky), a proto můžeme i LD porosty považovat za téměř stejně kompetičně účinné jako HD porosty.



Obr. 7. Ordinační diagram založený na RDA analýze vegetace v centrálních čtvercích. Zobrazeny jsou druhy, které vykazují odlišný sukcesní trend ve dvou typech zásahů (HD – výsev druhově bohatého osiva, LD – výsev druhově chudého osiva). Kromě zásahů samých byly jako další vysvětlující proměnné použity interakce zásahů s časem (*time). Diagram vysvětluje 3% variability, $P = 0,002$ (analýza C4). Klíč ke zkratkám názvů rostlin viz tab. 5 str. 34.

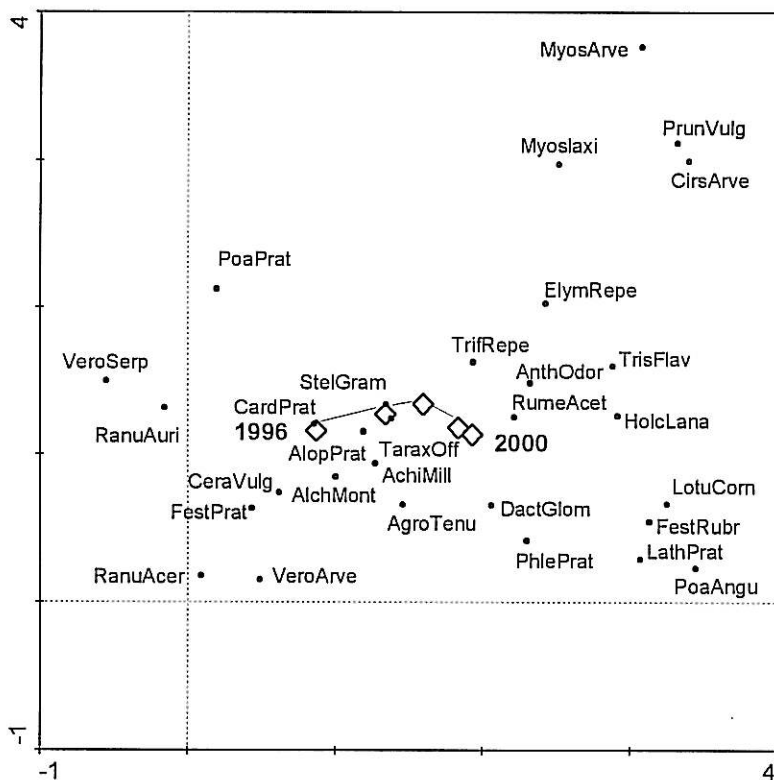
Poslední analýza aplikovaná na soubor dat z centrálních čtverců odpovídá na otázku, jak se liší druhové složení ploch, na které byly přesazeny jarní nebo podzimní monolity a ploch bez monolitů (analýza C5, obr. 8). Mezi nejúspěšnější kolonizátory pocházející z řad přesazených druhů patří *Anthoxanthum odoratum*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Rumex acetosa* a *Achillea millefolium*. Nárůst *Anthoxanthum odoratum* je korelovaný s podzimním termínem přesazení monolitů, naopak druhy *Achillea millefolium* a *Rumex acetosa* se šíří především z monolitů přesazených na jaře. Nebyl prokázán žádný vliv přesazených monolitů a přidavku zeminy na růst vyšetých druhů ani na růst přirozených kolonizátorů, s výjimkou druhu *Centaurea jacea*, který na zásah s monolity a přidavkem půdy reagoval pozitivně.



Obr. 8. Ordinační diagram založený na RDA analýze vegetace v centrálních čtvercích. Zobrazeny jsou druhy, které vykazují odlišný sukcesní trend na plochách s jarními nebo podzimními monolity a na plochách bez monolitů. Jako vysvětlující proměnné byly použity interakce těchto tří zásahů s časem (*time). Diagram vysvětluje 2% variability, $P = 0,002$ (analýza C5). Vyšetřené druhy jsou v *latince*, druhy invadující z monolitů jsou označeny hvězdkou*, klíč ke zkratkám názvů rostlin viz tab. 5 str. 34.

1.2.2. Přesazení monolitů

Jak na přesazení reagovala vegetace uvnitř monolitů? Z předchozích analýz již víme, že řada druhů trav i dvouděložných rostlin přesazených s monolity dokázala díky úspěšnému vegetativnímu a/nebo generativnímu rozmnožování kolonizovat část pokusných ploch. Přibližnou představu o stavu přesazených rostlin uvnitř monolitů nabízí ordinační diagram založený na DCA analýze celkem 240 vegetačních snímků monolitů pořízených během pěti let trvání experimentu (obr. 9). V tomto případě byly vyneseny pouze centroidy pro každý z pěti roků. Narozdíl od obdobného ordinačního diagramu (obr. 3) nebylo rozlišováno mezi NC, LD a HD zásahem, protože vegetace monolitů se v různých zásazích vyvíjela velmi podobně.



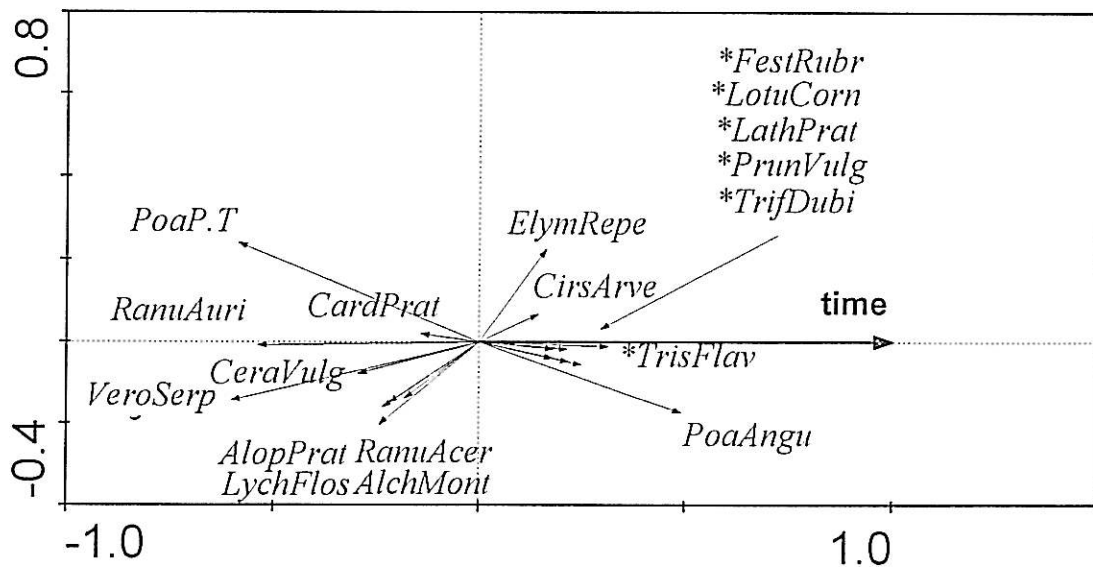
Obr. 9. Ordinační diagram založený na DCA snímků vegetace uvnitř monolitů. Každý z pěti centroidů přísluší snímkům z jednoho roku (1996 – 2000). Klíč ke zkratkám názvů rostlin viz tab. 5 str. 34.

Vliv jednotlivých zásahů byl (stejně jako v předchozích analýzách centrálních čtverců) testován odděleně sérií parciálních RDA (tab. 4). Nejvíce variability v druhových datech vysvětluje proměnná čas (analýza M2, obr. 10), vliv ostatních proměnných je sice také průkazný, ale vysvětlují pouze malý zlomek celkové variability dat. Z toho vyplývá, že vegetace monolitů reagovala především na přesazení a s tím spojenou změnu podmínek prostředí. Mírný přírůstek druhů *Elymus repens* a *Cirsium arvense* indikuje ruderalizaci některých monolitů, která byla spíše než vlastním přesazením způsobena později aktivitou hrabošů, jejichž populační hustota na studijní lokalitě kulminovala ve druhém a třetím roce od založení experimentu. V mnoha případech byla zaznamenána nejvyšší koncentrace dřer a obnažené půdy právě uvnitř monolitů nebo v jejich bezprostřední blízkosti. Další druh vykazující vzrůstající zastoupení ve všech zásazích je *Poa angustifolia* – jediný přesazený druh s výrazně pozitivní reakcí na přesazení a změnu podmínek prostředí. Největší všeobecný pokles naopak vykazují druhy *Poa pratensis*, *Veronica serpyllifolia*, *Ranunculus auricomus*, *Cerastium vulgatum*, *Ranunculus acer*, *Alchemilla monticola*, *Alopecurus pratensis* a *Lychnis flos-cuculi*. Jediný *L. flos-cuculi* z monolitů úplně vymizel, u ostatních druhů se jedná pouze o relativní pokles pokryvnosti a stále se vyskytují ve většině monolitů v množství obvyklém pro daný druh. Další kolonizátoři monolitů patří ve většině případů k vysetým lučním druhům, které invadují monolity na HD a LD plochách (*Trisetum flavescens*, *Lathyrus pratensis*, *Lotus corniculatus*, *Prunella vulgaris*, *Trifolium dubium* a *Festuca pratensis*; analýza M3). Monolity přesazené do neosetých (NC) ploch byly průkazně více invadovány

druhy *Trifolium repens* a *Poa trivialis*. Rozdíl mezi monolity přesazenými na jaře a na podzim byl pouze minimální: v podzimních monolitech o něco lépe prospívaly *Cardamine pratensis* a *Anthoxanthum odoratum*.

Tab. 4. Výsledky RDA analýz snímků vegetace uvnitř monolitů. Každá z analýz (C1-C6) byla provedena ve dvou variantách: bez standardizace přes snímky a se standardizací. Dosažené hladiny významnosti Monte Carlo permutačních testů (P) a procento variability druhových dat vysvětlené modelem po fitování kovariát (%) udávají poslední dva sloupce tabulky. Hodnoty v závorkách přísluší k analýzám standardizovaným přes snímky. Symboly proměnných použitých v testech: T – čas; S – způsob osetí (NC, LD, HD); M – přesazení monolitů (kódováno “monolity přesazené na jaře” a “přesazené na podzim”); B – bloky (1-5); i – identifikátory monolitů; * – interakce. Výsledky všech analýz vedou k zamítnutí nulových hypotéz ($P \leq 0,004$).

	Nulová hypotéza	Vysvětlující proměnné	Kovariáty	%	P
M1	V druhové skladbě monolitů nejsou žádné změny (ani změny všem zásahům společné, ani změny pro jednotlivé zásahy specifické).	T, T*S, M	B, i	5 (4)	0,001 (0,001)
M2	V druhové skladbě monolitů není žádný sukcesní trend společný pro všechny typy zásahů.	T	B, S, M, i	10 (8)	0,002 (0,002)
M3	V druhové skladbě monolitů nejsou žádné změny specifické pro jednotlivé zásahy (NC, LD, HD).	S*T	B, T, M, i	1 (1)	0,002 (0,002)
M4	Není rozdíl v druhovém složení monolitů přesazených na jaře a na podzim.	M*T, M	B, T	4 (3)	0,002 (0,004)



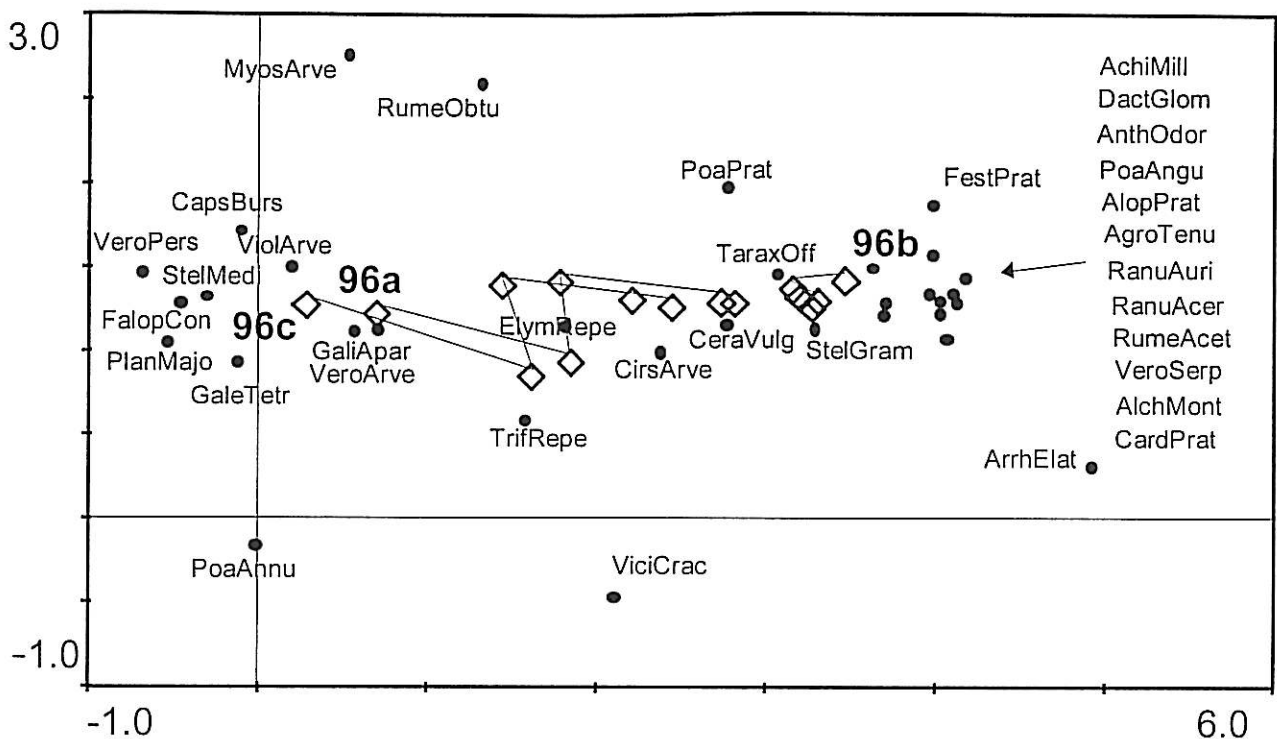
Obr. 10. Ordinační diagram založený na RDA analýze snímků vegetace uvnitř monolitů (analýza M2 – tab. 4). Proměnná „time“ vysvětluje 10% variability dat ($P = 0,001$). Vyneseny jsou pouze druhy, u kterých jsou změny pokryvnosti dobře korelované s první ordinační osou, protože druhá ordinační osa je v tomto případě neomezená (unconstrained *sensu* CANOCO terminologie). * značí vysévané druhy. Klíč ke zkratkám názvů rostlin viz tab. 5 str. 34.

Další RDA analýza měla odpovědět na otázku, zda se jednotlivé druhy rostlin invadující z přesazených monolitů liší v rychlosti kolonizace okolních porostů. Za tím účelem byly porovnány dva soubory dat: snímky centrálních 1 x 1 m čtverců (pouze těch s přesazenými monolity) a snímky malých 25 x 25 cm čtverců přilehlých k monolitům (obr. 2). Čtveřice snímků těchto malých čtverců pocházejících z téže pokusné plochy byla nejprve sloučena do jednoho „průměrného“ snímku, aby se vyrovnala větší variabilita v druhových datech daná malou velikostí snímků. Po sloučení tedy každý průměrný snímek reprezentoval plochu 0,5 x 0,5 m a snímek centrálního čtverce plochu čtyřikrát větší. Tento rozdíl lze již s ohledem na relativně homogenní strukturu lučních porostů považovat za tolerovatelný.

Jako vysvětlující proměnná byla v analýze použita příslušnost snímků k jedné z těchto porovnávaných skupin v interakci s časem. Jako kovariáty byly použity bloky, čas, osetí (NC, LD a HD zásahy) a jarní/podzimní termín přesazení monolitů. Při takovémto uspořádání proměnných lze nulovou hypotézu formulovat jako H_0 : v druhovém složení porovnávaných skupin snímků není žádný rozdíl s časem se měnící (v případě RDA jako ordinační metody s modelem lineární druhové odpovědi tedy testujeme lineární nárůst nebo úbytek zastoupení druhů, který by se ve srovnávaných skupinách lišil).

Analýza potvrdila signifikantní rozdíly ($P = 0,002$): v malých čtvercích přilehlých k monolitům průkazně více přibývají druhy *Poa annua*, *Cardamine pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dactylis glomerata* a *Alchemilla monticola* (všechny patří k druhům přesazeným spolu s monolity). Dále v nich také byl zaznamenán překvapující nárůst několika ruderalů: *Myosotis arvensis*, *Falopia convolvulus* a *Viola arvensis*. Celkové množství vysvětlené variability druhových dat (po fitování kovariát) bylo relativně nízké: 2,4%.

Poslední ordinační diagram prezentovaný v této části práce je výsledkem DCA analýzy všech tří souborů dat: snímků monolitů, čtverců k nim přilehlých a centrálních čtverců. Cílem této ordinace bylo pouze zobrazit hlavní trendy ve změnách vegetace těchto tří sledovaných skupin společně a posoudit, jak rychle postupovala řízená sukcese (obr. 11).



Obr. 11. Ordinační diagram založený na DCA tří souborů dat: a – čtverce 25 x 25 cm přilehlé k monolitům; b – monolity; c – centrální čtverce 1 x 1 m. Vyneseny jsou centroidy pro tyto tři skupiny dat (a, b, c) a to pro každý rok zvlášť (1996 – 2000). V diagramu jsou centroidy příslušející stejné skupině spojeny, popiska je pouze u centroidů z prvního roku experimentu.

1.3. Diskuse

1.3.1. Výsev lučních rostlin

Většina z patnácti druhů lučních rostlin, které byly vybrány pro LD a HD směsi, se na pokusných plochách po výsevu úspěšně uchytila. Nulová klíčivost druhu *Lychnis flos-cuculi* s největší pravděpodobností nebyla zapříčiněna nevhodnými stanovištními podmínkami, ale špatným osivem, protože v jiných pokusech nebyly s jeho vzcházením zaznamenány žádné potíže (Hůla 1998, Chaloupecká 2000). Nekvalitní osivo zřejmě zapříčinilo i neúspěch druhů *Medicago lupulina* (0%) a *Galium verum* (několik jedinců). Velmi nízká klíčivost byla pozorována také u druhu *Centaurea jacea*, v tomto případě ale vzrůstající pokrývnost v posledních dvou letech naznačuje, že stanovištní podmínky jsou pro její růst natolik příznivé, aby se v porostech udržela. Tento druh také jako jediný pozitivně zareagoval na

zásah s přesazováním monolitů a s přidavkem luční zeminy. Vzhledem k designu experimentu nelze určit, zda to bylo zapříčiněno spíše přidavkem zeminy jako inokula půdních mikroorganismů, nebo zda tu mohla pozitivní úlohu sehrát také interakce s přesazenou vegetací.

Ostatní vysévané druhy vykazují v posledních dvou letech víceméně konstantní zastoupení a indikují tak, že po pěti letech od výsevu je již nově vzniklé luční společenstvo poměrně stabilizované.

Z vysévaných trav je jednoznačně nejúspěšnější druh *Trisetum flavescens*, který nejenže naprosto dominuje na všech plochách, kam byl vyset, ale navíc se také rychle rozšiřuje do ostatních LD a NC porostů. K jeho šíření pravděpodobně přispívá relativně pozdní termín první seče, který se kvůli snímkování vegetace odkládá až na červen nebo červenec, kdy je *T. flavescens* již plodný, zatímco ostatní vyseté trávy ještě nedosahují plné zralosti. Data z poslední sezóny naznačují, že do budoucna lze očekávat mírný pokles jeho zastoupení. Zajímavé může být sledování vývoje na plochách, kam se druh *T. flavescens* spontánně rozšířil až v dalších sezónách a kde již musí kompetovat s víceméně zapojeným porostem ostatních druhů. Pokryvnost zbývající čtveřice vysévaných trav se pohybovala v HD plochách kolem dvou až pěti procent, v LD plochách bez *T. flavescens* byly hodnoty podstatně vyšší.

Z vikvovitých rostlin byl v prvním roce nejvíce zastoupen *Lotus corniculatus*, jehož pokryvnost v dalších dvou letech poklesla v HD porostech z 18% na 4% a kolem této hodnoty pak mírně oscilovala. Ve druhé sezóně byl z vikvovitých nejvíce zastoupen druh *Trifolium pratense* (> 30% v HD), ale v dalších letech jeho pokryvnost prudce poklesla a v porostu je dnes zaznamenáván již jen sporadicky. Tento úbytek lze snad částečně vysvětlit selektivním okusem divokou zvěří, který byl na celé pokusné lokalitě často zaznamenán, ale pro tak prudký ústup je třeba hledat jiné vysvětlení. Protože rostliny svým habitem spíše odpovídají popisu uváděnému pro *T. pratense* subsp. *sativum*, než v přírodních stanovištích se vyskytující subspecii *pratense* (Grime 1988, Kubát 1995), vzniká podezření, že ačkoli byl u použitého osiva deklarován přírodní původ, jedná se ve skutečnosti o pícninářský jetel. Jako jeden z rozdílů těchto dvou subspecií je udávána rozdílná životnost. Zatímco subsp. *pratense* je vytrvalá, subsp. *sativum* je obvykle 2-3letá (Kubát 1995), což by přesně odpovídalo pozorované dynamice tohoto druhu na pokusných plochách. Pokud se skutečně jedná o kulturní genotyp, další z možných příčin jeho úbytku může být neschopnost semenáček růst v porostu rostlin kompetujících o živiny, jejichž koncentrace se díky pravidelnému kosení bez přidavku hnojiv značně snížila. Druhou možnou příčinou je kompetice nadzemní, která by se

měla nejvíce projevit v hustých a vysokých HD porostech. Nižší NC porosty by oproti tomu měly být pro *T. pratense* stále dostatečně prosvětlené, čemuž ale neodpovídá pozorování: *T. pratense* ustoupilo bez rozdílu ve všech zásazích. V úvahu přichází také změna půdních charakteristik, například zhutňování struktury půdy, která se po ukončení orby stává kompaktnější a může méně vyhovovat ekologickým nárokům tohoto druhu. Stejně náhlý ústup *T. pratense* po dvou letech od výsevu na obnovovanou louku zaznamenala například i Zelená (1993).

Současné podmínky nejvíce vyhovují druhu *Lathyrus pratensis*, který se nad hustě zapojený porost trav dokáže „povznést“ a ještě před prvním kosením vytváří značnou biomasu (pokryvnost 20% v HD). Energií investuje jednak do intenzivního vegetativního šíření systémem podzemních plazivých lodyh, jednak do bohatě nasazených květů. Většina semen ovšem před první sečí nestačí dozrát, a proto se *L. pratensis* zatím nerozšiřuje daleko za hranice osetých ploch. Wolfová (2000) pozorovala nejvyšší uchycování semenáčků tohoto druhu v koseném lučním porostu, a proto se lze domnívat, že šíření *L. pratensis* není limitováno nedostatkem regeneračních nik.

Trifolium dubium lze co do dosažené pokryvnosti označit za okrajově významný druh, ale je přítomno téměř na všech osetých plochách a úspěšně kvete i plodí. Ačkoli u tohoto druhu nelze v daných podmínkách očekávat velkou efektivitu při potlačování nežádoucích kolonizátorů, jeho konstantní přítomnost lze z hlediska zvyšování diverzity hodnotit pozitivně. Druhy podobných charakteristik označuje Grime (1998) jako „subordinate species“, tedy druhy vytvářející jen malý podíl celkové biomasy společenstva, mající zpravidla nízkou konkurenční schopnost. Zato jsou schopné perzistovat v prostoru dominantních druhů (např. díky adaptaci na nízkou intenzitu světla).

Relativně nejméně úspěšný byl výsev třetí skupiny druhů – ostatních dvouděložných rostlin. U *Lychnis flos-cuculi* a *Galium verum* je jejich absence zapříčiněná nekvalitním osivem, *Centaurea jacea* rovněž velmi málo klíčila. Dobře se uchytily *Prunella vulgaris* a *Plantago lanceolata*. Pokryvnost *P. vulgaris* od výsevu až do poslední sezóny mírně roste díky vegetativnímu šíření plazivými lodyhami, *P. lanceolata* dosáhl nejvyšší denzity ve druhém roce po výsevu, kdy ještě nedocházelo k intenzivnímu zástínu travami, pak se jeho pokryvnost ustálila kolem dvou procent.

1.3.2. Přirození kolonizátoři

Ve vývoji přirozených kolonizátorů lze zatím zhruba vylíčit tři fáze:

1. V prvním roce po ukončení orby ve všech zásazích bez rozdílu dominují jednoletí R-stratégové a začínají se uplatňovat i první perzistentní druhy, jejichž diaspory byly od začátku přítomné (*Trifolium repens* a *Elymus repens*).
2. Od druhého roku R-stratégové klíčí na všech plochách pod zapojeným porostem trvalek jen minimálně, v semenné půdní bance zůstávají jejich perzistentní semena. Maximální pokryvnosti dosahují C-R(-S) stratégové *Trifolium repens* (druhým rokem ve všech zásazích) a *Elymus repens* (druhým rokem v HD s max. pokryvností 12% a čtvrtým rokem v LD a NC s max. pokryvností 23% a 52%). Ojedinele se objevují další kolonizátoři.
3. V důsledku pravidelného kosení a odstraňování biomasy bez přídatku hnojiv začínají od čtvrtého roku C-R stratégové ve všech zásazích definitivně ustupovat druhům pozdějších sukcesních stádií s C-S-R strategií (sensu Grime 1979). Ve čtvrtém roce dominuje především *Poa trivialis* (20% v NC), o rok později *Taraxacum* sect. *ruderalia* (21% v NC). Zatímco *P. trivialis* se v druhově bohatých porostech příliš neprosadila, *Taraxacum* v posledním roce experimentu dosáhlo nezanedbatelných 8%. Tento vzestupný trend ve všech zásazích je v souladu s jejím běžným výskytem v okolních mezotrofních lučních porostech.

Změny druhového složení v prvních dvou fázích jsou dále diskutovány v bakalářské práci a přiloženém článku (Kailová 2000, 1998).

Ve třetí fázi sukcese se kromě již zmíněných přirozených kolonizátorů začínají na celé ploše šířit vysévané druhy. V první řadě je to *Trisetum flavescens*, které již ve čtvrtém roce dosáhlo v NC plochách pokryvnost 12%. V pátém roce se objevují další trávy: *Holcus lanatus*, *Cynosurus cristatus* a *Phleum pratense* (pokryvnost kolem 1% každý). Fakt, že z vyšetých druhů zatím dochází pouze k šíření trav, může být způsoben jednak jejich fenologicky časnější a vyšší produkcí semen a jejich větší mobilitou (jsou lehčí), jednak větší schopností trav z těchto semen regenerovat životaschopné semenáčky. U řady druhů lučních rostlin je pro jejich úspěšnou regeneraci ze semen nezbytný alespoň částečně rozvolněný nebo narušený porost – tzv. regenerační nika (Grubb 1977, Kotorová et Lepš 1999, Špačková et al. 1998) a těmto podmínkám pravděpodobně současný stav pokusných ploch neodpovídá:

porosty jsou na nich příliš zapojené. Lze proto očekávat, že kolonizační potenciál vyšetých dvouděložných rostlin zůstane za stávajících podmínek spíše omezený a k jejich šíření bude docházet především vegetativně na kratší vzdálenosti. U trav svědčí výsledky o vyšší efektivitě a rychlosti šíření pomocí semen, na plochách jednou kolonizovaných následně dochází ke klonálnímu růstu, který celý kolonizační proces ještě urychluje. Stejně výsledky byly zjištěny také u lučních druhů kolonizujících pokusné plochy z přesazených monolitů: naprostá většina úspěšných kolonizátorů patří mezi trávy, u dvouděložných rostlin dochází ve větší míře pouze k vegetativnímu šíření (*Achillea millefolium*). Co do druhového složení trav se proto budou rozdíly mezi NC, LD a HD zásahy v dalších letech pravděpodobně rychle stírat.

1.3.3. Vliv přesazených monolitů a přidavku luční zeminy

Pokud porovnáme přínos tohoto zásahu a tradičního výsevu semen z hlediska rekonstrukce druhově bohatých lučních porostů, jeví se jako málo efektivní. Vzhledem k vynaloženému úsilí a nákladnosti transportu luční vegetace nelze tuto techniku na základě dosažených výsledků doporučit pro praktické použití při rekonstrukci větších ploch. Nebyl prokázán žádný významný pozitivní vliv tohoto zásahu na růst přisěvaných lučních rostlin a proto můžeme konstatovat, že struktura společenstva půdních mikroorganismů v orné půdě nebyla v tomto případě faktorem limitujícím uchycování druhů pozdějších sukcesních stádií. Jediný vysěvaný druh s prokazatelně pozitivní reakcí na inokulaci luční půdou a/nebo monolity byla *Centaurea jacea*. Výsledky z obdobného experimentu v Benešově (Hůla 1998) ovšem potvrzují, že *C. jacea* dokáže dobře růst i bez inokulace.

Ačkoli byla zaznamenána řada lučních druhů, které z přesazených monolitů dokázaly v posledních letech kolonizovat jejich blízké okolí (*Achillea millefolium*, *Agrostis tenuis*, *Alchemilla monticola*, *Alopecurus pratensis*, *Anthoxanthum odoratum*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Ranunculus acer*, *Rumex acetosa*, *Stellaria graminea*), ve většině případů se jedná o druhy introdukovatelné průkazně efektivněji výsevem semen (Hůla 1998). Pozitivní je zjištění, že přesazená vegetace je i po pěti letech poměrně stabilní a málo náchylná k invazím jiných než lučních druhů (obr. 10). Podobné výsledky po přemístění vegetace horské louky uvádí rovněž Bruelheide et Flintrop (2000) a proto můžeme tuto techniku doporučit jako jeden z možných způsobů záchrany cenných lučních porostů menší rozlohy, které by jinak byly zničeny při destrukci původní lokality. Cenné je rovněž zjištění,

že původní druhová skladba se zachová jak ve velkých fragmentech přemístovaných pomocí těžké techniky (Bruehlheide et Flintrop 2000 použili buldozer), tak i v malých monolitech velikosti 25 x 25cm. K jejich odběru postačuje lopata a pokud se odebírají izolovaně, nedochází k dlouhodobému narušení matečného porostu (porost použitý jako zdroj monolitů pro benešovský pokus do tří let zcela zregeneroval).

Přesazené rostliny se nejvíce šířily do ploch ponechaných přirozené kolonizaci, ve kterých se setkávaly povětšinou s C-R strategií kompetičně znevýhodněnými pravidelným kosením. Zapojené porosty na osetých plochách dokázaly invadovat především některé druhy trav.

Na základě těchto zkušeností se jako nejkritičtější fáze při zakládání druhově bohatých lučních porostů jeví jednak první sezóna po výsevu, kdy je hlavním limitujícím faktorem kvalita použitých osiv a klíčivost semen (viz též zkušenost z výsevem *Rhinanthus minor* v dalším oddílu práce). V prvních letech pravděpodobně také velmi záleží na tom, jak silnému konkurenčnímu tlaku jsou vyseté druhy vystaveny ze strany přirozených kolonizátorů (v pokusu nebylo manipulováno, proto nelze testovat). Určité riziko ovšem mohou představovat i některé vyseté druhy, pokud jsou natolik úspěšné, že se stávají jedinou dominantou a potlačují růst ostatních vysetých rostlin tak, jako tomu bylo u trávy *Trisetum flavescens*. V takové situaci je třeba se zamyslet, zda stávající management nemůže nějakým způsobem tyto druhy podporovat a snažit se najít alternativní řešení. V případě benešovských pokusných ploch přichází v úvahu časnější provedení první seče, předtím než *T. flavescens* dosáhne plodnosti a *Lathyrus pratensis* vytvoří v horní vrstvě porostů hustě olistěné lodyhy.

1.3.4. Vliv druhové bohatosti osiv na růst přirozených kolonizátorů

Výsledky experimentu potvrzují, že na plochách osetých druhově bohatším osivem došlo k nejvýraznějšímu potlačení růstu přirozených kolonizátorů raných sukcesních stádií, a to včetně obou nejperzistentnějších klonálních druhů *Elymus repens* a *Trifolium repens*. Plochy oseté druhově chudším (LD) osivem byly v průměru méně úspěšné, ale tento rozdíl nebyl příliš velký. V případě LD ploch do značné míry závisela míra potlačení přirozených kolonizátorů na druhovém složení osiva. Pokud v něm byly zastoupeny druhy vykazující v HD nejvyšší pokryvnost, potlačení přirozených kolonizátorů bylo prakticky stejné jako

v HD plochách (Lepš et al. 2001.). Takové výsledky potvrzují, že v druhově chudších porostech hraje velkou roli přítomnost či absence druhů, které jsou (za daných podmínek) kompetičně silné a vytvářejí velké množství biomasy („drivers“ sensu Walker 1992, 1995). Protože u druhově bohatých porostů je z čistě pravděpodobnostního hlediska větší šance, že alespoň jeden takový druh bude přítomen, mohou být důkazy o pozitivní korelaci mezi druhovou diverzitou a ekosystémovými funkcemi (měřenými nejčastěji jako produktivita nebo odolnost) z větší části vysvětleny právě tímto efektem náhodného druhového výběru (tzv. „sampling-“ nebo „chance-effect“, Aarsen 1997, Huston 1997, Lepš et al. 2001, Tilman et al. 1997a,b). Dalším z uvažovaných mechanismů spojených s druhovou diverzitou je tzv. efekt komplementarity funkčních nik (Loreau 2000 a zde citované práce). Podle obou definic vyšší druhová diverzita společenstva znamená větší rozsah variability fenotypových vlastností souboru přítomných druhů. V případě platnosti komplementarity se utváří z množiny dostupných „strategií“ koalice druhů, které se navzájem ve svých funkcích doplňují či podporují (např. vikvovité fixují dusík, trávy jim poskytují oporu v hustém porostu,...). Monokultura nebo druhově chudý porost proto nemůže podle této definice dosáhnout hodnot druhově bohatšího společenstva.

U efektu náhodného druhového výběru se na počátku rovněž vychází z větší fenotypické plasticity druhově bohatých porostů, zde se ale tato variabilita uplatní jen jako počáteční podmínka pro selekci druhu(ů) s nejlepší adaptací na dané podmínky. V tomto případě i monokultura nebo druhově velmi chudý porost může dosahovat stejných „kvalit“ jako druhově bohatý, pokud jej tvoří ten správný druh.

Pro posouzení důležitosti těchto dvou (komplementárních) mechanismů by v našem experimentu bylo ideální srovnat LD a HD porosty s monokulturami vysévaných rostlin, které ovšem nejsou k dispozici. Na základě srovnání kompetičních vlastností jednotlivých LD směsí proto můžeme pouze potvrdit význam efektu náhodného druhového výběru, pro potvrzení přítomnosti efektu komplementarity ale nemáme žádné důkazy (Lepš et al. 2001). Špačková et Lepš (zasláno do tisku) na základě skleníkového experimentu manipulujícího diverzitu lučních druhů v květníkových mikrokosmech (včetně monokultur) rovněž nedokázali přítomnost jiného než „chance-efektu“. Perspektivy dalšího výzkumu vztahu druhové diverzity a ekosystémových funkcí shrnuje Hector (1998). Zde je třeba se zmínit, že diskuse na toto téma je v současnosti velmi živá (až živelná), jak o tom svědčí výměna názorů na stránkách Nature, Science a dalších odborných časopisů (Grime 1997, Huston 1997, Lehman et Tilman 2000, Lepš et al. 2001, Loreau 2000, Tilman et al. 1997a, 1996, Wardle

1999). K vyostření sporů týkajících se reprezentativnosti a vypovídací schopnosti experimentů publikovaných především týmy D. Tilmana přispělo použití jejich výsledků jako jednoznačné podpory pro prosazování agendy ochrany biodiverzity na půdě kongresu USA (Kaiser 2000).

Tab. 5. Zkratky názvů rostlin používané v ordinačních diagramech.

Zkratka	Celý název	Zkratka	Celý název
AgroTenu	Agrostis tenuis	PlanMajo	Plantago major
AchiMill	Achillea millefolium	PoaAngu	Poa angustifolia
AlchMont	Alchemilla monticola	PoaAnnu	Poa annua
AlopPrat	Alopecurus pratensis	PoaP.T	Poa pratensis+P.trivialis
AnthOdor	Anthoxanthum odoratum	PoaPrat	Poa pratensis
CapsBurs	Capsella bursa-pastoris	PoaTriv	Poa trivialis
CardPrat	Cardamine pratensis	PolyAvic	Polygonum aviculare
CentJace	Centaurea jacea	PolyHydr	Polygonum hydropiper
CeraVulg	Cerastium vulgatum	PolyPers	Polygonum persicaria
CirsArve	Cirsium arvense	PrunVulg	Prunella vulgaris
CynoCris	Cynosurus cristatus	RanuAcer	Ranunculus acer
DactGlom	Dactylis glomerata	RanuAuri	Ranunculus auricomus
ElymRepe	Elymus repens	RumeAcet	Rumex acetosa
FalopCon	Fallopia convolvulus	RumeObtu	Rumex obtusifolius
FestPrat	Festuca pratensis	StelGram	Stellaria graminea
FestRubr	Festuca rubra	StelMedi	Stellaria media
GaleTetr	Galeopsis tetrahit	TaraxOff	Taraxacum sect. ruderalia
GaliApar	Galium aparine	ThlaArve	Thlaspi arvense
GeraPusi	Geranium pusillum	TrifDubi	Trifolium dubium
GnapUlig	Gnaphalium uliginosum	TrifPrat	Trifolium pratense
HolcLana	Holcus lanatus	TrifRepe	Trifolium repens
ChenAlbu	Chenopodium album	TripMari	Tripleurospermum maritimum
LamiPurp	Lamium purpureum	TrisFlav	Trisetum flavescens
LathPrat	Lathyrus pratensis	VeroArve	Veronica arvensis
LotuCom	Lotus corniculatus	VeroPers	Veronica persica
LychFlos	Lychnis flos-cuculi	VeroSerp	Veronica serpyllifolia
MatrDisc	Matricaria discoidea	ViciCrac	Vicia cracca
MyosArve	Myosotis arvensis	ViciHirs	Vicia hirsuta
MyosLaxi	Myosotis laxiflora	ViciSati	Vicia sativa
PhlePrat	Phleum pratense	ViolArve	Viola arvensis
PlanLanc	Plantago lanceolata		

2. *RHINANTHUS MINOR* L.: VZTAH MEZI HEMIPARAZITEM A DRUHOU DIVERZITOU HOSTITELSKÉHO SPOLEČENSTVA

2.1. Úvod

Rhinanthus minor L. (Scrophulariaceae) je jednoletá, hemiparazitická bylina s jednoduchým kořenovým systémem, který téměř postrádá kořenové vlášení a je adaptovaný na parazitický způsob získávání živin (po kontaktu s kořenem hostitelské rostliny vytváří haustoria). Semena klíčí na jaře, dormance se přerušuje po chladové stratifikaci. Nevytváří perzistentní semennou půdní banku. Lodyhy jsou jednoduché nebo málo, vzácněji bohatě větvené. Druh je proměnlivý v sezónních znacích, na našem území je udáván především v časných typech. Mimo znaky sezónní vykazuje variabilitu i v řadě jiných morfologických a ekologických charakteristik, a to jak na úrovni vnitropopulační, tak mezi populacemi. Roste na loukách a pastvinách, lesních lemech a okrajích cest, na rozmanitých podkladech. Nejčastěji se vyskytuje v různých společenstvech třídy *Molinio-Arrhenatheretea*. Přednost dává půdám chudším na živiny (Skála et Štech 2000, Grime et al. 1988). Jeho hostitelé patří především do čeledí Poaceae (asi 30%), Fabaceae (přes 20%), Asteraceae, Lamiaceae a Rubiaceae, Gibson et Watkinson (1989) udávají celkem 50 druhů ověřených hostitelů.

Parazitickým a kompetitivním interakcím mezi hemiparazitickými druhy čeledi Scrophulariaceae a jejich hostiteli byla věnována značná pozornost, jedním z často studovaných druhů byl také *Rhinanthus minor* (Gibson et Watkinson 1989, 1992, Seel et Press 1996). Davies et al. (1997) studovali vliv různých druhů rodu *Rhinanthus* na produktivitu a druhové složení několika lučních porostů v Británii a Itálii. Hemiparazitem infikované porosty vytvářely průkazně méně biomasy a lišilo se jejich floristické složení. Nejvíce ovlivněné byly druhy čeledi Poaceae, u kterých byl zaznamenán pokles pokryvnosti v infikovaných porostech, dvouděložné rostliny byly naopak relativně více zastoupeny. Autoři

navrhli možné využití pozorovaného efektu při rekonstrukci druhově bohatých lučních porostů.

Uvedený negativní vliv hemiparazita *R. minor* na zastoupení trav v lučních porostech a obecně známý fakt, že *R. minor* preferuje hostitele z čeledí Poaceae a Viciaceae (a v této čeledi především *Trifolium repens*), inspiroval český CLUE-team k pokusnému výsevu tohoto hemiparazita do různě druhově bohatých lučních porostů, které byly v rámci projektu CLUE před několika lety založeny. Cílem pokusu bylo zjistit, zda a případně jak introdukovaný *Rhinanthus minor* ovlivní druhové složení těchto lučních porostů a naopak jaký vliv budou mít různě druhově bohaté porosty na vitalitu a morfologické charakteristiky hemiparazita.

2.2. Metodika

Pro pokus byly využity různě druhově bohaté luční porosty založené v rámci projektu CLUE na stejné studijní ploše jako experiment popisovaný v první části práce, podle stejné metodiky. Rozdíl byl v jejich velikosti (10 x 10 m) a dále v tom, že na nich nebyl testován zásah s přesazováním monolitů luční vegetace. V každém z pěti úplných znárodněných bloků proto bylo založeno vždy po jedné ploše oseté druhově bohatou směsí (HD), jedné ploše oseté druhově chudou směsí (LD), jedné kontrolní ploše ponechané přirozené kolonizaci (NC) a navíc zde byla vždy jedna plocha ponechána v intenzivním polnohospodářském režimu (tj. každoročně oseta cereáliemi, sklizena a zorána). Pro výsev kokrhel byly využity pouze HD, LD a NC porosty, takže k dispozici bylo celkem 3 x 5 ploch se stejným zásahem.

Kokrhel byl vyséván v únoru 1999. V té době byly pokusné porosty tři roky staré (založeny na jaře 1996), jejich druhová skladba odpovídala HD, LD a NC porostům popisovaným na str. 10 (ovšem bez druhů invadujících z monolitů). Pro výsev byl na každé ploše využit jeden z 12 permanentně značených a snímkových čtverců o velikosti 1 x 1 m.

Kokrhel byl ručně vyséván v hustotě zhruba 600 semen m⁻², semena byla zlehka prsty zapracována do zbytků stařiny a přezimujících rostlin, aby se zabránilo jejich odnosu větrem.

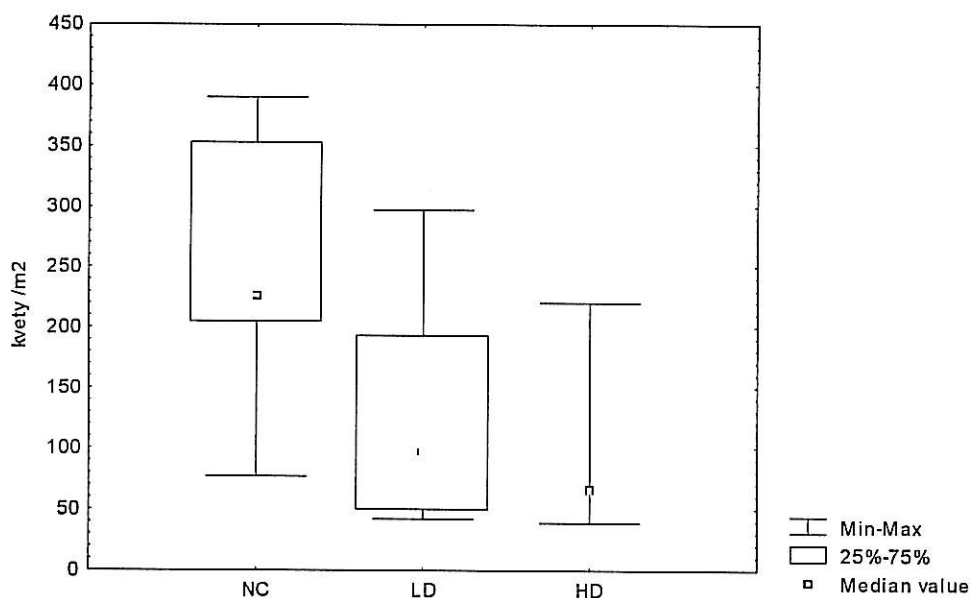
Semena pocházela ze sběru na přírodní lokalitě Javorník na Šumavě.

2.3. Výsledky

V létě roku 1999 nebyl na osetých čtvercích zaznamenán ani jeden kokrhel. V následujícím roce klíčil kokrhel velmi dobře a v červenci po skončení snímkování všech permanentních monitorovacích čtverců CLUE-týmem byly autorkou spočteny a změřeny všechny rostliny kokrhele, které se na osetých čtvercích a v jejich blízkosti podařilo najít. U každého jedince byla zaznamenána jeho výška, počet větví lodyhy a počet všech květů a dozrávajících semeníků. Zvláště byly zaznamenány rostliny nalezené mimo oblast výsevu a byla změřena jejich vzdálenost od nejbližšího okraje kokrhelem osetého čtverce. Ačkoli strávila semena na povrchu půdy více než jeden rok, došlo jen k jejich minimálnímu rozptýlu z osetých čtverců. Z celkového počtu 464 nalezených jedinců pouze 30 rostlo mimo oblast výsevu, v naprosté většině případů do vzdálenosti 0,5 m od hranice čtverce. Při srovnání permanentních čtverců osetých kokrhelem se sousedními neosetými čtverci nebyl zaznamenán žádný vliv hemiparazita na druhové složení společenstva.

Nejvyšší populační hustota kokrhele byla prokázána na plochách ponechaných přirozené kolonizaci (45 jedinců m^{-2}), na plochách osetých druhově bohatým a druhově chudým osivem byly průměrné hustoty nižší (24 resp. 22 jedinců m^{-2}), mezi těmito dvěma průměry nebyl signifikantní rozdíl. Pokud místo počtu jedinců zvolíme jako měřítko vitality populací kokrhele celkový počet květů vytvořených na osetém čtverci, pak rozdíl mezi NC, LD a HD zásahy bude ještě výraznější (obr. 12).

Nebyl nalezen signifikantní rozdíl ve výškách kokrhele v různých zásazích (průměrná výška v NC, LD a HD porostech byla 20,6; 21,8; respektive 22,6 cm). Počty jedinců a jejich morfologické charakteristiky na plochách osetých druhově chudými osivy byly vysoce variabilní (obr. 13), pravděpodobně kvůli různým kombinacím druhů vysévaným v jednotlivých blocích. Proto byly v dalších analýzách porovnávány HD a NC zásahy. Mezi těmito zásahy byl prokázán signifikantní rozdíl v intenzitě větvení ($P = 0,008$, $F = 2,26$): na NC plochách se rostliny větvaly více (průměr 1,6 větví) než na HD plochách (průměr 1,2). Podobně byl i počet květů jednotlivých rostlin v průměru vyšší na NC plochách (5,5 květu na rostlinu) než na HD plochách (3,7 květu na rostlinu; $P = 0,003$, $F = 13,4$).



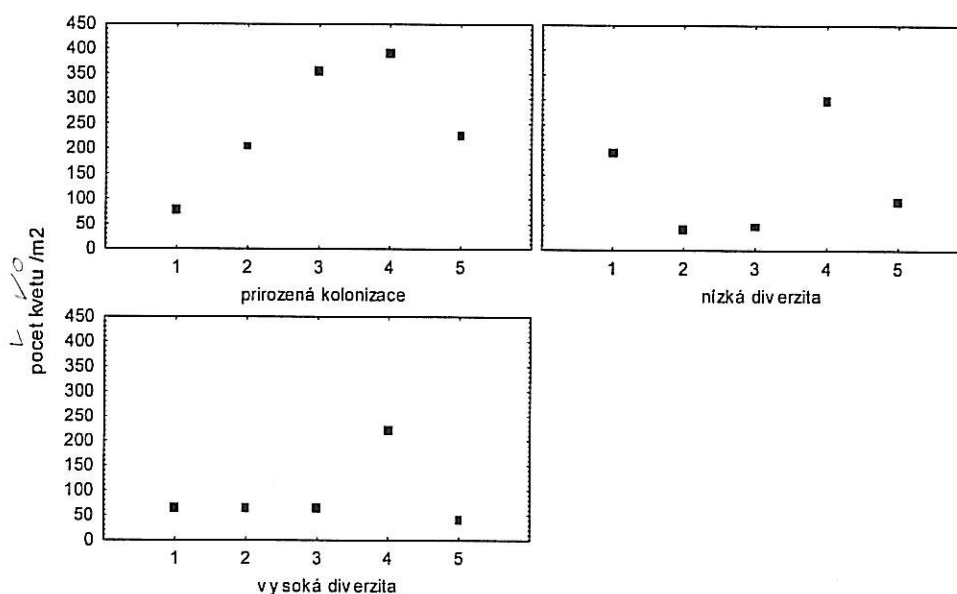
Obr. 12. Rozdíly mezi množstvím květů kokrhele (*Rhinanthus minor*) ve třech typech hostitelských společenstev: druhově bohatý luční porost (HD), druhově chudý luční porost (LD) a plochy ponechané přirozené kolonizaci (NC). $P < 0,032$, $F(2,8) = 5,43$.

2.4. Diskuse

Jedna vegetační sezóna s introdukovaným hemiparazitem v našem případě nestačila na to, aby se projevil očekávaný efekt na hostitelské společenstvo. Otázkou zůstává, zdali bude genotyp použitý v tomto experimentu schopný dlouhodobě se udržet v hustých lučních porostech. Prokazatelně nejvíce mu vyhovují plochy ponechané přirozené kolonizaci, které jsou v současnosti dominované jetelem (*Trifolium repens*) a pýrem (*Elymus repens*) a nejsou tak hustě zapojené a vysoké jako LD a HD porosty. Fakt, že nebyl nalezen statisticky průkazný rozdíl v průměrné výšce kokrhele v NC, LD a HD zásazích, může být dán malou fenotypickou plasticitou použitého genotypu, konkrétně jeho neschopností kompenzovat ztráty způsobené intenzivnější kompeticí o světlo v LD a HD porostech tím, že by vytvářel vyšší lodyhy větvičí se až nad zónou nejhustěji zapojené vrstvy porostů. Tato domněnka může být podpořena dvěma skutečnostmi: (1) na šumavské lokalitě Javorník, odkud semena pocházela, roste kokrhel v oligotrofnějších, mnohem méně zapojených a nižších porostech, než do jakých byl vyset v Benešově; (2) zkušenosti s výsevem kokrhele v podobných uměle zakládaných lučních porostech v Benešově (Hůla 1998, Kailová nepubl.) dokazují schopnost jiného genotypu dosahovat mnohem větších výšek a s úspěchem se dlouhodobě udržovat

v konkurenčním prostředí lučních porostů nově založených na orné půdě. Další z možných příčin horší úspěšnosti kokrhele v LD a HD porostech může být odlišná druhová skladba jeho potenciálních hostitelů. V první části práce bylo doloženo, že NC porosty byly v posledních letech dominovány jetelem (*Trifolium repens*) a pýrem (*Elymus repens*), zatímco v LD a HD porostech se tyto dva druhy vyskytovaly v mnohem menším množství (tab. 3). *Trifolium repens* je udáváno jako pravděpodobně nejvíce preferovaný hostitel tohoto hemiparazita (Hodgson 1973 non. vis., Grime et al. 1988) a proto by jeho nízké zastoupení v LD a HD porostech mohlo mít za následek menší vitalitu kokrhele. Zatímco na NC plochách se *Trifolium repens* podílelo téměř 40 procenty na celkové pokryvnosti všech druhů, na LD a HD plochách jeho podíl na celkové pokryvnosti zřídka dosahoval deseti procent.

Pokud jako měřítko vitality populace hemiparazita použijeme počet vytvořených květů na plochu, ze srovnání těchto hodnot pro jednotlivé LD porosty vyplývá, že nejméně vitální byly populace v bloku 2 a 3. Počet květů kokrhele na těchto dvou LD plochách byl v obou případech dokonce ještě o něco nižší než počty pro HD plochy v odpovídajících blocích (obr.13).



Obr. 13. Počty květů *Rhinanthus minor* na pokusných plochách. Zobrazeno pro každý zásah zvlášť, na horizontálních osách jsou vyneseny bloky 1-5. Každý bod v grafech reprezentuje údaj z jediné pokusné plochy.

Velmi pravděpodobné vysvětlení tak extrémně nízké vitality v LD plochách, které ovšem kvůli nedostatku opakování nelze statisticky testovat, můžeme vidět v přítomnosti *Trisetum flavescens* v LD osivech použitých pro tyto dva bloky. V první části práce bylo *Trisetum*

flavescens označeno v daných podmínkách za dosud vůbec nejúspěšnější a kompetičně nejsilnější druh ze všech na lokalitě přítomných a pokud bylo vyseto jako součást LD osiva, dosahovalo zpravidla ještě vyšší pokryvnosti než v HD plochách. Relativní úspěch nebo neúspěch kokrhele při uchycování v různých druzích porostů proto může do jisté míry indikovat jejich kompetiční potenciál. V případě LD směsí zároveň dokazuje, jak velkou roli může v experimentech manipulujících druhovou diverzitu rostlinných společenstev hrát identita druhů použitých v jednotlivých zásazích. Jak dokázal Lepš et al. (2001) na souboru dat ze všech zemí zúčastněných na projektu CLUE, nadzemní biomasa LD a HD porostů (jako měřítko produktivity) a počet druhů přirozeně kolonizujících tyto porosty (jako měřítko kompetiční zdatnosti dané kombinace vysetých druhů) byly u HD porostů vyšší, než u LD porostů, pokud se pro každou zemi srovnávaly *průměry* HD s *průměry přes všechny LD porosty*. Pokud se srovnání provedlo pouze pro „nejlepší“ HD a LD plochy (plochy s nejvyšší produkcí biomasy a nejúčinnějším potlačením přirozených kolonizátorů), nebyl v hodnotách těchto proměnných nalezen signifikantní rozdíl. Srovnání „nejhorších“ HD a LD porostů oproti tomu prokázalo, že LD porost byl vždy méně úspěšný než odpovídající HD porost. Pokryvnost každého z vysetých druhů v HD zásahu přitom byla velmi dobrý prediktor úspěšnosti jednotlivých druhových kombinací použitých pro LD zásah (Lepš et al. 2001). Na české studijní lokalitě byly z pěti kombinací použitých pro LD zásah nejúspěšnější kombinace v bloku 2 a 3, obsahující jako jeden z vysévaných druhů *Trisetum flavescens*, shodou okolností (?) tytéž plochy, ve kterých byla zaznamenána nejnižší vitalita nově introdukovaného hemiparazita *Rhinanthus minor*. Bylo by proto možné se domnívat, že *R. minor* poměrně citlivě reaguje na míru kompetice v hostitelském společenstvu. Tuto hypotézu ovšem poněkud oslabuje fakt, že v dostupné literatuře nebyl zjištěn žádný údaj potvrzující, že by *Trisetum flavescens* patřilo mezi ověřené hostitele, zatímco zbývající čtyři vysévané druhy trav ano (Gibson et Watkinson 1989). Ačkoli není důvod domnívat se, že právě *T. flavescens* nemůže být napadáno, v příští sezóně (2001) by bylo vhodné na studijních plochách ověřit, zda *Rhinanthus minor* parazituje také na něm.

3. DIRECTING SUCCESSION: ACCELERATION OF OLD FIELD SUCCESSION USING TURF AND SOIL TRANSLOCATION

3.1. Introduction

Many of the species-rich communities of conservation value in Europe are the products of centuries of agricultural practices. Recent advances in agricultural technology have resulted in changes in the intensity of management of such systems resulting in the loss of area and degradation of biodiversity. In addition, agricultural policies such as the CAP have resulted in rapid changes in land use promoted by changes in levels of price support for different crops. Consequent changes in land use and management intensity have resulted in a decline in the diversity associated with agricultural systems and the fragmentation and isolation of remaining areas of species-rich habitats.

Recent changes in agricultural policies have provided opportunities for the restoration or recreation of species-rich semi-natural communities on land taken out of intensive arable cultivation. Policies within the European Union have promoted the use of “set-aside” as a means of controlling production of arable crops. Alongside the changes in land use associated with set-aside, the EU have also introduced provision for agri-environment schemes, in which farmers may apply for incentive payments in return for agreements aimed at encouraging environmentally-beneficial farming practices.

The enhancement of the biological diversity of land that has been taken out of intensive arable cultivation is limited by a number of factors. The presence of a sizeable soil seed bank means that early stages in the spontaneous development of vegetation are characterized by ruderal species. Certain competitive ruderals, such as *Cirsium arvense*, can pose long-term problems in attempts to recreate species-rich grasslands. The high levels of soil fertility characteristic of many recently abandoned arable fields promote competitive dominance and may limit the establishment and growth of less competitive grassland species. However, the main constraint in the development of species-rich semi-natural communities on ex-arable

land is thought to be the availability of sources of propagules for colonization. Viable seeds or vegetative fragments of grassland species are unlikely to persist in cultivated arable soils. Since species-rich communities occupy only a very small proportion of the landscape in many parts of Europe, dispersal of such propagules is limited. In addition, many of the species associated with mature grassland communities have limited powers of dispersal. As a result of these problems, the colonization of sites taken out of arable cultivation is typically a slow process. Consequently, the development of species-rich grasslands similar in composition to target community may take many decades (Gibson & Brown 1991). To offset these problems, seeds of species characteristic of the desired target vegetation may be sown to accelerate succession.

It is supposed that ecosystem characteristics such as stability, productivity, respiration, decomposition, nutrient and water retention are related, in many cases, to biodiversity. The impact of species diversity on population dynamics and ecosystem functioning has been debated for a long time with many theoretical explorations and field studies (Hector et al. 1999; Hooper et Vitousek 1997; Naeem et al. 1994; Symstad et al. 1998; Tilman & Downing 1994, Tilman et al. 1996, 1997a,b). There is some evidence that the invasibility of a community to colonizing plant species is related to its diversity. In established communities low diversity patches may be associated with the presence of competitively dominant species which suppress less competitive species. Low diversity patches in such “dominance-controlled communities” are likely to be less invisable than high diversity patches in which the dominant species is absent (Robinson & Quinn work). However, in early successional or disturbed communities there may be a negative relationship between diversity and invasibility. The more diverse a community, the greater the likelihood of different niches being occupied. Therefore the diversity of the seed mixture used in a particular restoration scheme has the potential to influence the colonization of the site by further species.

An alternative approach to sowing seed is to manipulate colonization through the direct translocation of vegetation. Such an approach has been used in order to save communities threatened with destruction. For example, grassland translocation has been used in cases where human activities would have resulted in the destruction of the community (Bruehlheide 2000, Bruehlheide & Flintrop 2000). Such large-scale approaches have limited success and may only be appropriate where complete habitat destruction is inevitable. However, the use of the turf transplantation as a means to accelerate the succession on new sites may be successful for some vegetation types. Heathland communities have been successfully created on

abandoned arable land through the use of small-scale turf translocation (Pywell et al. 1995). A criticism of this approach is that it involves the destruction of existing areas of habitat in order to provide the material necessary for translocation.

The aim of this study was to examine the success of the use of small-scale turf and soil translocation to accelerate the development of species-rich grassland communities on land taken out of intensive arable cultivation. In this so-called “stepping stone” approach, it was anticipated that the turf and soil translocation would provide focal points for colonization of the field by species typical of the later successional stages. The study sought to examine the effectiveness of such a method in relation to the use of the sowing of seeds of late successional species in mixtures varying in species number. These communities were artificially established on land recently taken out of intensive arable cultivation at five sites (United Kingdom, the Netherlands, Sweden, Czech Republic, Spain).

The aims of the experiment are both theoretical and applied. Firstly, to study the effectiveness of the stepping stone treatment in accelerating the colonization of the sites by species typical of later successional stages; secondly, to determine whether the functional composition and diversity of the developing vegetation affected the success of establishment of species introduced in the stepping stone treatment; and finally to relate the success of establishment of later successional species colonizing from the stepping stone treatment in relation to their ecological traits.

3.2. Material and Methods

3.2.1. Study Sites

The study was carried out at five locations across Europe; sites in the Czech Republic, the Netherlands and the United Kingdom comprising an Continental-Atlantic gradient and sites in Spain and Sweden the extremes of a north-south (Boreal-Mediterranean) gradient. At each site, the experiment was set up on land taken out of intensive arable cultivation, the last crop being harvested in summer 1995. Full details of climate, soil characteristics and management of the sites are given in Tab. 1.

Tab. 1. Description of experimental sites

	Netherlands	Sweden	United Kingdom	Spain	Czech Republic
Name	Mossel	Trolleholm	Bradenham	Muñovela	Benešov
Coordinates	52°04'N 05°45'E	55°45'N 13°15'E	51°40'N 0°48'W	40°54'N 5°45' W	49°20'N 15°00'E
Altitude ^a	30	85	140	840	659
Slope (%)	0	0	15-20	2	0
Mean temperature	9.4	7.5	9.6	10.8	6.4
Warmest month ^b	July (22.1)	July (17.1)	July (16.5)	Aug (29.9)	July (16.4)
Coldest month ^b	Jan (4.3)	Jan (-0.9)	Jan (3.6)	Jan (0.8)	Jan (-2.7)
Average rainfall ^c	0.84	0.7	0.75	0.5	0.68
Wettest month ^c	Aug (0.13)	July	Oct (0.065)	Nov (0.099)	Jul (0.078)
Driest month ^c	Feb (0.075)	Feb	Feb (0.041)	June (0.017)	Feb (0.036)
Soil type	Sandy loam	Clay	Brown rendzina (chalk)	Loamy clay	Brown soil
Last crop (1995)	<i>Zea mays</i>	<i>Lolium perenne</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Medicago sativa</i>	<i>Hordeum vulgare</i>
Other crops	Sugar beet, potatoes, oats, <i>Lolium perenne</i>	Winter wheat, spring rape	Winter wheat, <i>Brassica napus</i> , set-aside	<i>Triticum aestivum</i> , <i>Hordeum vulgare</i> , set-aside	potatoes, <i>Pisum sativum</i>
Surrounding vegetation	Heath, mixed forest, abandoned arable land	Deciduous forest, cultured field	Chalk grassland, deciduous forest	Dehesa-like woodland (<i>Quercus rotundifolia</i>)	Arable land and recently established species-poor grassland

^a m above sea level

^b Long-term data: mean (°C)

^c m year⁻¹

3.2.2. Design of the Experiment

The experiment was set up in spring 1996 and consisted of randomized block design with five replicates. Two types of treatment designed to accelerate the development of the desired target vegetation type were used. The first treatment consisted of comparison of spontaneous vegetation development (“natural colonization”, hereafter referred to as NC) with that developing after the sowing of low or high diversity seed mixtures (hereafter LD and HD respectively). The second treatment consisted of comparison of plots with and without the addition of turf transplants and soil translocation (the so-called “stepping stone” treatment). The experiment had a factorial design, giving 6 treatment combinations. The experimental plots measured 2 x 2 m and were separated by 2 m walkways. The plant community development has been directed with regular mowing or grazing to the species rich grassland.

3.2.3. Sowing treatment

The high diversity seed mixture comprised 15 species: five grasses, five leguminous forbs and five other forbs (Tab. 2). The following criteria were taken into account in the selection of species to be sown at each site (see van der Putten et al. 2000 for more details):

1. Typical of later stages of the anticipated successional trajectory, but having relatively wide ecological range.
2. Present in the regional species pool of each site.
3. Regeneration from seed commonly observed.
4. Sufficient seeds available for the experiment.

Where appropriate species could be identified, the same species was selected at more than one site. In some cases, ecological equivalents were used (for example *Centaurea nigra* in the UK and *C. jacea* in the Czech Republic). For the low diversity treatment, four species (two grasses, one legume, and one forb) were sown. The low diversity seed mixtures varied between the 5 replicate blocks at each site, with each block having a different LD seed mixture (for justification of this approach see Lepš et al. 2001).

Tab. 2. List of sown species.

	CZ	NL	SE	SP	UK
Grasses	<i>Cynosurus cristatus</i>	<i>Agrostis capillaris</i>	<i>Agrostis capillaris</i>	<i>Bromus inermis</i>	<i>C. cristatus</i>
	<i>Festuca rubra</i>	<i>Poa pratensis</i>	<i>C. cristatus</i>	<i>F. rubra</i>	<i>F. rubra</i>
	<i>Holcus lanatus</i>	<i>F. rubra</i>	<i>F. rubra</i>	<i>P. pratense</i>	<i>H. lanatus</i>
	<i>Phleum pratense</i>	<i>P. pratense</i>	<i>P. pratense</i>	<i>P. pratensis</i>	<i>P. pratense</i>
	<i>Trisetum flavescens</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>A. odoratum</i>	<i>Poa trivialis</i>	<i>T. flavescens</i>
Legumes	<i>Lathyrus pratensis</i>	<i>L. corniculatus</i>	<i>Anthyllis vulneraria</i>	<i>L. corniculatus</i>	<i>A. vulneraria</i>
	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>T. arvense</i>	<i>L. corniculatus</i>	<i>M. lupulina</i>	<i>L. corniculatus</i>
	<i>Medicago lupulina</i>	<i>T. dubium</i>	<i>M. lupulina</i>	<i>T. fragiferum</i>	<i>M. lupulina</i>
	<i>Trifolium dubium</i>	<i>T. pratense</i>	<i>T. pratense</i>	<i>T. pratense</i>	<i>T. dubium</i>
	<i>T. pratense</i>	<i>Vicia cracca</i>	<i>T. repens</i>	<i>T. subterraneum</i>	<i>T. pratense</i>
Forbs	<i>Centaurea jacea</i>	<i>anacetum vulgare</i>	<i>Leontodon hispidus</i>	<i>Achillea millefolium</i>	<i>Centaurea nigra</i>
	<i>Galium verum</i>	<i>Hypochaeris radicata</i>	<i>G. verum</i>	<i>Matricaria chamomilla</i>	<i>G. verum</i>
	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	<i>Linaria vulgaris</i>	<i>P. lanceolata</i>	<i>G. verum</i>	<i>L. hispidus</i>
	<i>Plantago lanceolata</i>	<i>P. lanceolata</i>	<i>Prunella vulgaris</i>	<i>P. lanceolata</i>	<i>P. lanceolata</i>
	<i>Prunella vulgaris</i>	<i>Hypericum perforatum</i>	<i>Campanula rotundifolia</i>	<i>Sanquisorba minor</i>	<i>S. minor</i>

The species were randomly selected from the five species in each functional group such that each forb and each legume species occurred in only one replicate and each grass species in two replicates. In the HD treatment the seeds of the grass species were sown at the rate of 500 seeds m⁻² and the legumes and other forb species at 100 seeds m⁻². In the LD treatment,

each grass species was sown at the rate 1250 seeds m⁻² and each legume or other forb at 500 seeds m⁻². Sowing rates were therefore constant within each functional group regardless of treatment. These sowing rates yielded altogether about 4.4g of seeds m⁻². The plots were sown in mid April 1996. Unsown natural colonization (NC) plots were used as controls for the sowing treatment.

3.2.4. Stepping stone treatment

At each site, an area of vegetation of later successional age was selected as the donor site for the soil and turf translocation. It was not possible at every site to use an area of the desired target vegetation because of legal protection of sites of nature conservation value. In such cases an unprotected site of intermediate successional age was used as the donor site. In every country the donor site was within 500m of the experimental plot. In addition, an assessment of the germinable seed bank in the soil of the donor sites was carried out using standard methods (Thompson et al. 1998).

In early April 1996, prior to the application of the sowing treatment, topsoil was taken from the donor sites. A thin layer of turf (2-3cm deep) was removed, soil was taken to a depth of about 20cm and homogenized. 10 liters of soil from the donor site was spread in each of the 2 x 2m experimental plots receiving the stepping stone treatment. In UK, before application of the soil to the stepping stone plots, the top 5cm of soil in each plot was temporarily removed. The 10 liters of soil was then spread evenly over the area of the plot and the top layer than replaced. The soil surface in the plots not receiving the stepping stone treatment was disturbed in a similar way in order to standardize levels of soil disturbance.

The turf transplants were taken from the same donor sites in autumn 1996 (i.e. 5-6 months after the sowing treatment was applied). Turf blocks measuring 25 x 25 x 25cm were removed and placed into holes with the same dimensions in the experimental plots receiving the stepping stone treatment. Four turves were transplanted into each 2 x 2m treatment plot (see page14 for positions). At the Czech site, an additional set of treatments involved the transplantation of turves in the spring, giving nine treatment combinations; three sowing treatments and three stepping stone treatments (stepping stones applied in April, stepping stones applied in October, stepping stones absent). This design allowed identification of whether the seasonal timing of the transplantation affected the success of the treatment.

3.2.5. Data collection

The composition of the vegetation developing in each of the plots was recorded in the summer of 1996, 1997 and 1998. The time of recording varied between sites, but reflected differences in phenology between the sites. The percentage cover (vertical projection) of each vascular plant species in the central 1 x 1 m recording area was estimated and recorded using a six-point scale (1: below 1%, 2: 1-4%, 3: 4-10%, 4: 10-25%, 5: 25-50%, 6: 50-100%). Data for analysis thus comprised a matrix of 450 samples (5 sites x 5 replicates x 2 stepping stone treatments x 3 years). Species occurring in fewer than 3 samples were excluded from the analysis. Since the cover scale is not linear, but roughly logarithmic, data were not transformed prior to analysis.

3.2.6. Data analysis

The data on changes in species composition were evaluated with ordination methods, using the program CANOCO (ter Braak & Šmilauer 1998). The following explanatory variables were used (with classes in brackets): sowing (HD, LD, NC) and stepping stones (stepping stones vs. no stepping stones). These factors were coded as a series of dummy variables (Jongman et al. 1987). The year of sampling was coded as the sole quantitative variable.

The temporal changes in species composition of the plots with particular treatments were confirmed to be linear and most of the explanatory variables were nominal, consequently redundancy analysis (RDA) was used for analyzing the results of the experiment. The analyses (including the significance tests) reflected the fact that the data were in the form of repeated measures. In all the analyses, the sown species were treated as passive. This is because we were primarily interested in the effects of the treatments on unsown species, whether colonizing spontaneously or as a result of the stepping stone treatment.

Similarly, as with univariate repeated measures analysis, the *interaction* term of treatment with time corresponds to differential development of the community composition. If the interaction is zero, then all the differences from the beginning are conserved over time; this means that the successional trajectories are parallel. So the difference in development means non-parallel successional trajectory. In practice, this usually means that plots under differing treatments become more dissimilar with time.

Two types of analyses were used: standardized and unstandardized. Standardization in this paper means standardization by sample norm. In this way one is able to distinguish differences in the absolute representation of species (in our case, species cover) and relative representation (proportion of species cover within a community). This distinction is important because the total cover of natural colonizers differs between treatments. Consequently, a significant result from nonstandardized analysis shows that there are some differences between treatments; the species respond to the treatment, but it is not clear whether the species differ in their response (the proportion of species need not be changed). If the standardized analysis shows some significant differences, one can conclude that species respond, and that not all species respond in the same manner. The results of CANOCO analyses are presented as ordination diagrams using the CanoDraw 3.1 program.

To separate the contribution of particular factors, we have decomposed the data variability. First, all environmental variables were used as explanatory ones to obtain the total explainable community variability and then partial analyses were used to single out the effects of individual factors. Two following variables were used to characterize the results of particular analyses: (1) the ratio of variability explained by all the explanatory variables used in the test; (2) corresponding significance level, i.e. the probability of type one error in testing the hypothesis that the effect of all the explanatory variables is zero.

3.3. Results

3.3.1. Emergence and survival of sown species

Most sown species have become established, nevertheless there were considerable differences among them in particular countries. The UK site could be considered as the most successful as all the sown species survived in at least some of the experimental plots there and have created a community quite similar to the desired hay meadow. The proportional species representation as well as the ratio of plant functional groups was almost balanced. The strongest competitors from the pool of natural colonizers were *Poa pratensis* (in all

treatments), *Clematis vitalba*, *Crepis capillaris*, and *Bromus sterilis* (mainly in NC treatment). These species have been persisting until the last (third) season of the experiment.

In the Netherlands, there were problems with establishment of *Linaria vulgaris*, *Trifolium dubium*, and partially *Hypericum perforatum* in HD treatment. These plots were dominated mainly by *Lotus corniculatus* - the most successful sown legume in all the five countries.

At the SE site, the HD plots were overgrown with legumes *Trifolium pratense*, *Lotus corniculatus*, *Trifolium repens* (sown species), and *Elymus repens* (natural colonizer). Other sown species were present only at low densities or did not survive at all.

Elymus repens has been considered as a difficult natural colonizer on the CZ site too, but not to such extent: the competitive ability of sown species was considerably higher than the in the SE site. Grasses (mainly *Trisetum flavescens*) reached almost 60% of all the present vegetation. Other sown plants thrived well except for *Medicago lupulina*, *Trifolium dubium*, *Lychnis flos-cuculi*, *Centaurea jacea*, and *Galium verum*—purely germinating species. The NC plots were dominated mainly by *Elymus repens* and *Trifolium repens* in the third year.

In Spain, the HD plots showed similar trend: one of the five sown grasses (*Bromus inermis*) became dominant though the ratio of grass cover was almost balanced in the first season. The most frequent natural colonizers were *Matricaria perforata*, *Lolium rigidum*, and *Papaver rhoeas*. The differences among diversity treatments are more discussed in a separate paper with respect to the competitive ability of sown species and natural colonizers (Mortimer et al., in prep.).

3.3.2. Comparison of diversity and stepping stone treatments

In our analyses, we focused on comparison of sowing the seed mixtures versus stepping stone transplantation. Results are summarized in Tab. 3. The sown species, although passive in the analyses, were also displayed in the ordination diagrams. The same order of analyses was observed according to their explanatory power: the variable explaining the largest amount of variation was found to be time, emphasizing the rapid changes in vegetation occurring in the first three years of old-field succession (anal. 2). Strong decrease was found with a number of annual weed species having a pure ruderal strategy, e.g. *Veronica sp. div.*, *Polygonum sp. div.*, *Viola arvensis*, *Fallopia convovulus*, *Plantago major*, *Stellaria media*, and *Chenopodium album*.

Tab.3. Results of the RDA analyses. Hypotheses tested by analyses: (1) The absolute representation of species is related to explaining variables; (2) There is a common successional trend in absolute species representation; (3) There is an effect of sown species on absolute species representation and/or their development; (4) The stepping stones have affected the absolute species representation and/or their development. Factors, whose effect was excluded from the analysis are listed as covariables. Names of variables: T = time; D = diversity treatment (HD, LD, NC); S = stepping stone treatment; B = block; P = corresponding significance level; % = ratio of variability explained by all the explanatory variables used in the test (after fitting covariables). The interactions of couples of the treatments are indicated with an asterisk.

Explanatory variables	Covariables	CZ		NL		SE		SP		UK	
		P	%	P	%	P	%	P	%	P	%
1 T, D, S, T*D, T*S	B	0.002	41.0	0.002	59.0	0.002	55.0	0.002	26.0	0.002	30.0
2 T	B, D, S	0.002	32.7	0.002	33.6	0.002	40.8	0.002	18.9	0.002	16.9
3 D, D*T	B, S, T	0.002	5.0	0.002	13.6	0.002	13.3	0.002	3.9	0.002	7.2
4 S, S*T	B, D, T	0.027	2.5	0.002	11.2	0.214	2.2	0.332	3.1	0.002	5.6

The UK and NL sites differ from the others in a relatively quick spreading of sown species on the unsown plots. In the opposite, presence of strong competitors at the CZ (*Elymus repens*, *Trifolium repens*), SE (*Elymus repens*), and partially SP (*Matricaria perforata*) sites prevented the sown species from doing so.

The other question is, whether there was any effect of sown species on the proportion of the natural colonizers. A third analysis revealed that about 4 - 13 % of the total variability could be ascribed to the effect of the sown plants: they were successful in suppressing most of natural colonizers, except for the *Elymus repens* at the SE site.

The hypothesis that the application of stepping stones and meadow soil will enhance the rate of succession was tested by analyses 4. This explanatory variable was found as the weakest one—the analyses on SE and SP data did not reveal any statistically significant difference among plots with and without stepping stones.

In the Netherlands, the stepping-stone treatment explained 11.2 % of total data variability what is comparable with the explanatory power of the diversity treatment. However, at this site, the stepping stone treatment contributed to spreading of *Trifolium repens*, *Elymus repens*, *Vicia sativa*, *V. hirta*, and *Apera spica-venti*, species present in the site of origin of the stepping stones, but not in the desired target community. High emergence of *Rumex acetosella* was observed from the target-meadow seed bank present in the inoculum, but the established plants were outcompeted during following two seasons. No effect of stepping stones on the performance of sown species was detected. The ordination diagram is in Fig. 1.

The CZ site showed only a small response to the stepping stone treatment. The treatment effect could be ascribed mainly to spreading of *Poa trivialis*, *Stellaria graminea*, and *Cerastium holosteoides* as a result of seed dispersal from reproductive plants in the transplanted turves, and of *Achillea millefolium* by vegetative means. Neither of species found in the target-meadow seed bank was observed in the experimental plots. Since insignificant differences between the spring and autumn stepping stones were observed it could therefore be concluded that both ways of transplantation (i.e. spring or autumn season) are possible.

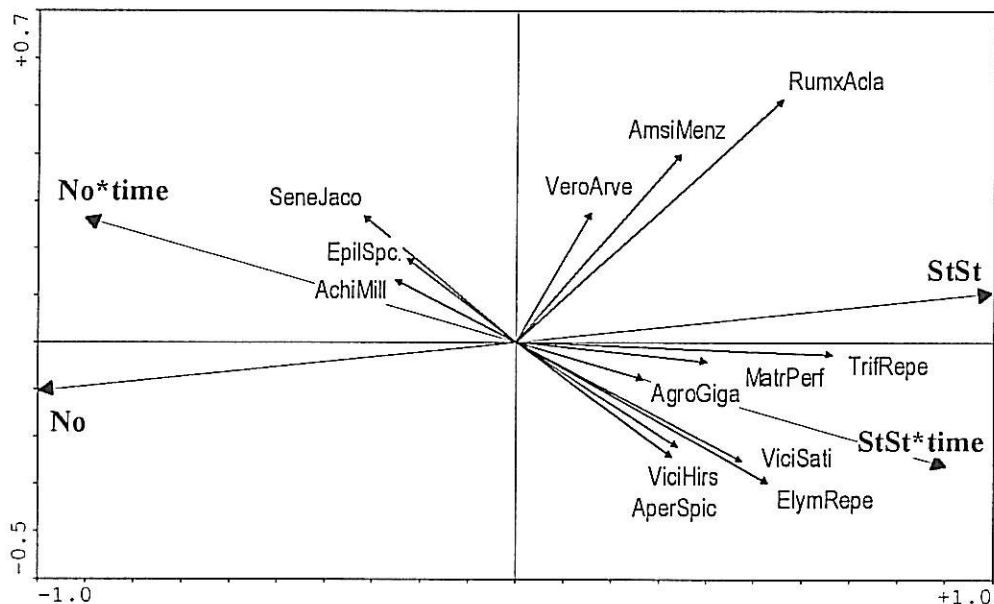


Fig. 1. Ordination diagram showing the effect of the stepping stone treatment in the Netherlands (analysis 4). The diagram explains 11% of the constrained variability ($P = 0.002$). StSt = stepping stones added; No = without stepping stones; *time = interaction with time.

In the UK, the spring stepping-stone treatment explained 5.6 % of total data variability. The addition of stepping stones was found to significantly increase the number of plant species present in the sward, the effect being most pronounced in the unsown NC plots. Many species characteristic of the target community were found in the plots, including some species which are restricted to semi-natural calcareous grasslands (e.g. *Blackstonia perfoliata*, *Euphrasia nemorosa*). Most of the species introduced by the stepping stone treatment are

likely to have derived from the seed bank present in the translocated soil. Little evidence was found for the vegetative spread of transplanted species during the course of the study.

Plant species with high abundance (greater than 1% cover) at the site of origin of the stepping stones but failing to establish in the stepping stone treatment plots fall into two types. Firstly, a number of graminoid species which are characteristic of calcareous grasslands (e.g. *Avenula pratensis*, *A. pubescens*, *Carex flacca*) and will probably spread from the transplanted turves later on (either vegetatively or by seed dispersal). Secondly, forbs with heavy seeds and transient or no seed bank (e.g. *Agrimonia eupatoria*, *Pastinaca sativa*). These species produce less seeds and have limited seed dispersal, so the rate of colonization is likely to be slow (Brown 1999). Ordination diagram is in Fig.2.

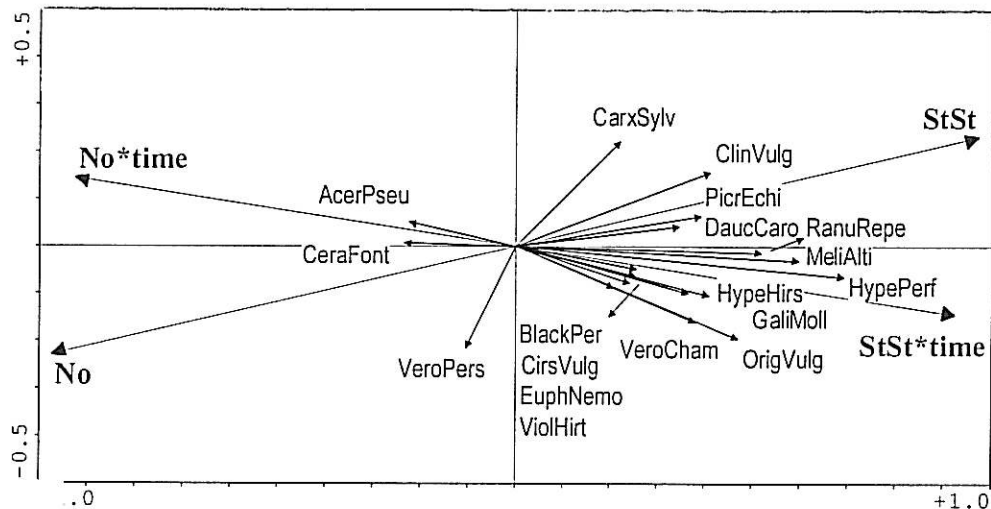


Fig. 2. Ordination diagram showing the effect of the stepping stone treatment in the United Kingdom (analysis 4). The diagram explains 5.6% of the constrained variability ($P = 0.002$). StSt = stepping stones added; No = without stepping stones; *time = interaction with time.

3.4. Discussion

In summary, it can be stated that sowing of the meadow plants was successful: about 2/3 of sown species became established on average. The crucial point usually was the intensity of seed germination. If only few seeds emerged, their survival was very low.

When the crop cultivation ceases the nutrient levels are often increased. The most threatened species were then plants having stress tolerant strategy rather than C-S strategists (Grime 1979) because the high nutrient levels resulted in a dense canopy of plants competing for light (Oomes 1990, 1992). The second important factor is the presence/absence of strong competitors in the field. That is why the SE, CZ, and SP sites were less successful in terms of meadow restoration when compared to the UK site lacking species like *Elymus repens*.

The stepping stone treatment was found to have a significant impact on plant community dynamics at three of the five study sites (UK, NL, CZ). Thus, the stepping stone approach can be considered as medium to less successful: the stepping stones had only a slight impact on the surrounding vegetation. The significant effects observed were primarily the result of the introduction of seeds in the soil seed bank of the donor site (UK, NL). Evidence for the vegetative spread of species from the turves was limited. The nature of the effect of the treatment varied between sites. In the case of UK site, the effect was positive, because many desired species were well represented in the seed bank and there were neither ruderals nor strong competitors present. In contrast to UK site, the main effect of stepping stone treatment in the Netherlands was based on introduction of *Trifolium repens*, *Elymus repens*, *Vicia sativa*, *V. hirta*, and *Apera spica-venti*, species present in the site of origin of the stepping stones, but not in the desired target community. Thus, characterization of the soil seed bank and presence of vegetative fragments would enable the selection of donor sites for turf and soil translocation which minimized the risk of introducing undesirable species.

For the vegetation, the positive effect of soil (micro)organisms added to the field was not important. Though most sown species have VA mycorrhizas, the plants were probably not in the stage of nutrient shortage when mycorrhizae become important. As neither the vegetation treatments nor the stepping stone treatment were confirmed to affect the mycorrhizal infection potential (Hedlund 1999), the stepping stones and the target meadow soil were useful only as a relatively small source of plant diaspores.

4. References

- Aarsen L.W. 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos* 80: 183-184.
- Barni E. & Siniscalco C. 2000. Vegetation dynamics and arbuscular mycorrhiza in old-field successions of the western Italian Alps. *Mycorrhiza* 10: 63-72.
- Bazzaz F.A. 1996. *Plants in Changing Environments*. Cambridge University Press, Cambridge, 320 pp.
- Berendse F., Oomes M.J.M., Altena H.J. & Elberse W.T. 1992. Experiments on the restoration of species-rich meadows in the Netherlands. *Biological Conservation* 62: 59-65.
- Bowers M.A. 1993. Influence of herbivorous mammals on an old-field plant community: years 1-4 after disturbance. *Oikos* 67: 129-141.
- Brown V.K. 1999. Participant 3. In: van der Putten V.H. [ed.]. *Changing Land Usage, Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Functioning, Final Report*. Netherlands Institute of Ecology, Heteren, The Netherlands. 87 pp.
- Bruelheide H. 2000. Population dynamics of endangered species in a transplanted montane meadow. *Folia Geobotanica* 35: 179-189.
- Bruelheide H. & Flintrop T. 2000. Evaluating the transplantation of a meadow in the Harz Mountains, Germany. *Biological Conservation* 92: 109-120.
- Burch F.M. 1996. Establishing species-rich grassland on set-aside land: ballancing weed control and species enhancement. *Aspects in Applied Biology* 44: 221-226.
- Clay K. & Holah J. 1999. Fungal endophyte symbiosis and plant diversity in successional fields. *Science* 285: 1742-1744.
- Davies D.M., Graves J.D., Elias C.O. & Williams P.J. 1997. The impact of *Rhinanthus* spp. on sward productivity and composition: Implications for the restoration of species-rich grasslands. *Biological Conservation* 82: 87-93.
- Eriksson O. 2000. Seed dispersal and colonization ability of plants - Assessment and implications for conservation. *Folia Geobotanica* 35: 115-123.
- Gibson C.C. & Watkinson A.R. 1989. The host range and selectivity of a parasitic plant: *Rhinanthus minor* L. *Oecologia* 78: 401-406.
- Gibson C.C. & Watkinson A.R. 1992. The role of the hemiparasitic annual *Rhinanthus minor* in determining grassland community structure. *Oecologia* 89: 62-68.
- Gibson C.W.D. & Brown V.K. 1991. The nature and rate of development of calcareous grassland in southern Britain. *Biological Conservation* 58: 297-316.
- Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Chichester, J. Wiley and Sons.
- Grime J.P. 1997. Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science* 277: 1260-1261.
- Grime J.P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86: 902-910.
- Grime J.P., Hodgson J.G. & Hunt R. 1988. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Unwin Hyman, London.
- Grubb P.J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of a regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- Hansson M. & Hagelfors H. 1998. Management of permanent set-aside on arable land in Sweden. *Journal of Applied Ecology* 35: 758-771.
- Hector A. 1998. The effect of diversity on productivity: detecting the role of species complementarity. *Oikos* 82: 3.
- Hector A., Schmid B., Beierkuhnlein C. et al. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286: 1123-1127.
- Hedlund K. 1999. Mutualistic soil organisms. In: van der Putten V.H. [ed.]. *Changing Land Usage, Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Functioning, Final Report*. Netherlands Institute of Ecology, Heteren, The Netherlands. 87 pp.
- Hejzman M. 1997. Vývoj semenné banky na opuštěném poli, její vztah k aktuální vegetaci a biologii klíčení polních plevelů [Seedbank changes and seedling establishment in early stages of directed succession in abandoned fields, in Czech, Bc. Thesis]. 28 p. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.

- Hejzman M. 1999. Vývoj semenné banky a její vztah k nadzemní vegetaci, obsahu celkového N a C a vliv sledovaných charakteristik na plodnost druhu *Veronica arvensis* L. [Seedbank changes and its relation to soil N and C and the effect of these variables on *V. arvensis*, in Czech, MSc. Thesis]. 30 p. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Hodgson J.F. 1973. *Aspects of the carbon nutrition of angiospermous parasites*. PhD thesis, University of Sheffield.
- Hooper D.U. & Vitousek P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305.
- Huston M.A. 1997. Hidden treatments in ecological experiments: re-evaluating the ecosystem function of biodiversity. *Oecologia* 110: 449-460.
- Hůla M. 1998. Řízená sekundární sukcese lučních společenstev na orné půdě. [Directed secondary succession of grassland communities on arable land, in Czech, Bc. Thesis]. 25 p. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Chaloupecká E. 2000. Vliv nejbližšího sousedství na růst *Lychnis flos-cuculi* a *Myosotis nemorosa* v lučním společenstvu. [Effect of the nearest neighborhood on the growth of *Lychnis flos-cuculi* a *Myosotis nemorosa*, in Czech, Bc. Thesis]. 44 p. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Jongepierová I. 1995. Problematika obnov druhově bohatých luk v České republice [Restoration of meadows rich in species in the Czech Republic, in Czech]. *Ochrana přírody* 50: 195-197.
- Jongepierová I. [ed.] 2000. Obnova druhově bohaté louky ve vymezeném nadregionálním biocentru Čertoryje v k.ú. Malá Vrbka. Závěrečná zpráva za rok 1999 [Recreation of a species rich meadow in a biocentre Čertoryje, Malá Vrbka, in Czech]. ZO 58/06 ČSOP Bílé Karpaty, Veselí nad Moravou, 30 pp.
- Jongepierová I. & Bittnerová E. 1998. Údržba bělokarpatských luk [Maintenance of grasslands in Bílé Karpaty mountains, in Czech]. *Ochrana přírody* 53: 163-165.
- Jongepierová I., Jongepier J.W. & Klimeš L. 1994. Obnova druhově bohatých luk v Bílých Karpatech [Restoration of species-rich meadows in Bílé Karpaty mountains, in Czech]. *Příroda*: 185-189.
- Jongman R.H., ter Braak C.J.F. & Tongeren O.R.F. 1987. *Data Analysis in Community and Landscape Ecology*. Pudoc, Wageningen.
- Kailová J. 1998. Directing succession: experimental sowing and transfer of vegetation into an abandoned field [Bc. Thesis]. Biological Faculty, University of South Bohemia, České Budějovice. 21 pp.
- Kailová J. 2000. Directing succession: experimental sowing and transplantation of vegetation into an abandoned field. In: White P.S., Mucina L., Lepš J. & van der Maarel E. [eds.] *Vegetation science in retrospect and perspective. Proceedings of the 41th Symposium of IAVS*, Opulus Press, Uppsala, pp. 71-75.
- Kaiser J. 2000. Rift over biodiversity divides ecologists. *Science* 289: 1282-1283.
- Kotorová I. & Lepš J. 1999. Comparative ecology of seedling recruitment in an oligotrophic wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10: 175-186.
- Kubát K. 1995. *Trifolium* L.-jetel. In: Slavík B. [ed.] 1995. Květena České republiky. 4. [Flora of the Czech Republic, in Czech] Academia Praha, 529 p.
- Lehman L. & Tilman D. 2000. Biodiversity, stability, and productivity in competitive communities. *The American Naturalist* 156: 534-552.
- Lepš J., Brown V.K., Len T.A.D. et al. 2001. Separating the chance effect from other diversity effects in the functioning of plant communities. *Oikos* 92: 123-134.
- Lepš J., Michálek J., Kulišek P. & Uhlík P. 1995. Use of paired plots and multivariate analysis for the determination of goat grazing preference. *Journal of Vegetation Science* 6: 37-42.
- Lepš J. & Šmilauer P. 2000. Mnohorozměrná analýza ekologických dat [Multivariate analysis of ecological data, in Czech]. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice. 102 p.
- Loreau M. 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos* 91: 3-17.
- Malý S., Korthals G.W., Van Dijk C. et al. 2000. Effect of vegetation manipulation of abandoned arable land on soil microbial properties. *Biology and Fertility of Soils*. 31: 121-127.
- McCrea A.R., Trueman I.C., Fullen M.A. et al. 2001. Relationships between soil characteristics and species richness in two botanically heterogeneous created meadows in the urban English West Midlands. *Biological Conservation* 97: 171-180.
- McDonald A.W. 1993. The role of seedbank and sown seeds in the restoration of an English flood-meadow. *Journal of Vegetation Science* 4: 395-400.

- Mortimer S., Van der Putten W.H. & Brown V.K. 1999. Insect and nematode herbivory belowground: interactions and role in vegetation development. In: Olff H., Brown V.K. & Drent K. [eds.]. *Herbivores, Plants and Predators*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. pp. 205-238.
- Mortimer S.R. et al. Suppression of weed species during recreation of species-rich grasslands on ex-arable land. (in prep.)
- Naeem S., Thompson L.J., Lawrel S.P., Lawton J.H. & Woodfin R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.
- Olff H. & Ritchie M.E. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13: 261-265.
- Oomes M.J.M. 1990. Changes in dry matter and nutrient yields during the restoration of species-rich grasslands. *Journal of Vegetation Science* 1: 333-338.
- Oomes M.J.M. 1992. Yield and species density of grasslands during restoration management. *Journal of Vegetation Science* 3: 271-274.
- Osbornová J., Kovárová M., Lepš J. & Prach K. [eds] 1990. Succession in abandoned fields. Studies in Central Bohemia, Czechoslovakia. *Geobotany 15*. Kluwer Acad. Publ., Dordrecht, Boston, London. 166 pp.
- Pywell R.F., Webb N.R. & Putwain P.D. 1995. A comparison of techniques for restoring heathland on abandoned farmland. *Journal of Applied Ecology* 32: 400-411.
- Rothmaler W. 1976. *Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD*. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin.
- Rychnovská M. 1993. Temperate Semi-natural Grasslands of Eurasia. In: Coupland R.T. [ed.]. *Natural Grasslands. Ecosystems of the World 8B*, Elsevier, Amsterdam. p. 125-166.
- Skála Z. & Štech M. 2000. *Rhinanthus L.*-kokrhel. In: Slavík B. [ed.]. Květena České republiky. 6. [Flora of the Czech Republic, in Czech] Academia Praha, 770 p.
- Slavík B. [ed.] 1995. Květena České republiky. 4. [Flora of the Czech Republic, in Czech] Academia Praha, 529 p.
- Slavík B. [ed.] 2000. Květena České republiky. 6. [Flora of the Czech Republic, in Czech] Academia Praha, 770 p.
- Seel W.E. & Press M.C. 1996. Effects of repeated parasitism by *Rhinanthus minor* on the growth and photosynthesis of a perennial grass, *Poa alpina*. *New Phytologist* 134: 495-502.
- Smith T.M., Shugart H.H. & Woodward F.I. [eds.] 1997. *Plant functional types : their relevance to ecosystem properties and global change*. Cambridge University Press. 369 pp.
- Smulders M.J.M., van der Schoot J., Geerts R.H.E.M. et al. 2000. Genetic diversity and the reintroduction of meadow species. *Plant Biology* 2: 447-454.
- Snow C.S.R., Marrs R.H. & Merrick L. 1997. Trends in soil chemistry and floristics associated with the establishment of a low-input meadow system on an arable clay soil in Essex. *Biological Conservation* 79: 35-41.
- Stevenson M.J., Bullock J.M. & Ward L.K. 1995. Re-creating semi-natural communities: Effect of sowing rate on establishment of calcareous grassland. *Restoration Ecology* 3: 279-289.
- Symstad A.J., Tilman D., Willson J. & Knops, J.H.M. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* 81: 389-397.
- Špačková I., Kotorová I. & Lepš J. 1998. Sensitivity of seedling recruitment to moss, litter and dominant removal in an oligotrophic wet meadow. *Folia Geobotanica* 33: 17-30.
- Špačková I. & Lepš J. Procedure for separating the chance effect from other effects in diversity – productivity relationship. (submitted)
- ter Braak C.J.F. & Šmilauer P. 1998. CANOCO Release 4. Reference manual and user's guide to Canoco for Windows: Software for Canonical Community Ordination. Microcomputer Power, Ithaca, NY. 354 pp.
- Thompson K., Bakker J.P., Bekker R.M. & Hodgson J.G. 1998. Ecological correlates of seed persistence in soil in the north-west European flora. *Journal of Ecology* 86: 163-169.
- Tilman, D. & Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367, 363-365
- Tilman D., Knops J., Wedin D. et al. 1997a. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman D., Lehman C.L., & Thompson K.E. 1997b. Plant diversity and ecosystem productivity: theoretical considerations. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 94: 1857-1861.

- Tilman D., Wedin D. & Knops J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.
- van der Putten V.H. [ed.]. 1999. *Changing Land Usage, Enhancement of Biodiversity and Ecosystem Functioning, Final Report*. Netherlands Institute of Ecology, Heteren, The Netherlands. 87 pp.
- Van der Putten W.H., Mortimer S.R., Hedlund K. et al. 2000. Plant species diversity as a driver of early succession in abandoned fields: a multi-site approach. *Oecologia* 124: 91-99.
- Walker B.H. 1992. Biodiversity and ecological redundancy. *Conservation Biology* 6: 18-23.
- Walker B.H. 1995. Conserving biological diversity through ecosystem resilience. *Conservation Biology* 9: 747-752.
- Wardle D.A. 1999. Is „sampling effect“ a problem for experiments investigating biodiversity-ecosystem function relationships? *Oikos* 87: 403-407.
- Wells T.C.A. 1987. The Establishment of Floral Grasslands. *Acta Horticulturae*, 195: 59-69.
- Wolfová G. 2000. Vliv prostorové heterogenity na klíčení semenáčků v lučním porostu [The effect of spatial heterogeneity on seedling recruitment in a grassland community, in Czech, Bc. Thesis]. 45 p. Biologická fakulta, Jihočeská univerzita, České Budějovice.
- Zelená V. 1993. Structure of the populations of plant communities. In: Rychnovská M. [ed.]. *Structure and Functioning of Seminatural Meadows*. Academia Praha, 388 pp.

Directing succession: experimental sowing and transplantation of vegetation into an abandoned field

Kailová, J.

Faculty of Biological Sciences, University of South Bohemia, Branišovská 31, CZ-370 05 České Budějovice, Czech Republic; Fax +4203845985; E-mail Janik@tix.bf.jcu.cz

Abstract. A newly abandoned field located in the south of the Czech Republic was used to determine how plant community development can be directed by varying the level of enrichment of the soil with diaspores of plants typical of species-rich meadows, while regular mowing is applied. Two types of diaspore enrichment were used at the experimental 2 m × 2 m plots (each type with three levels, giving eight combinations) arranged in five completely randomized blocks: seed mixtures of plants characteristic of species-rich meadows (high diversity mixture of 15 spp., low diversity mixtures of 4 spp. and unsown control) and blocks of vegetation transplanted from a species-rich meadow to the plots (blocks transplanted in spring, autumn and control). In addition, soil from the source meadow was broadcasted on all plots with meadow blocks to test, if soil organisms present at the meadow could positively affect development of the plant community. Vegetation cover in plots and meadow blocks has been estimated annually since the start of the experiment in 1996.

Data analysis revealed that there is a significant effect of sown species on species representation and this effect is larger in plots sown with a high diversity mixture. There are significant changes in species composition inside transplanted meadow blocks. Broadcasting soil did not show any significant effect on species composition.

Keywords: Constrained ordination, Grassland; Species richness; *Trisetum flavescens*; Vegetation removal.

Nomenclature: Rothmaler (1978).

Introduction

Intensifying human impact on (semi)natural communities, is associated with the overall decline of their species' diversity, to the extent that preservation and restoration of biodiversity has become one of the key issues of nature conservation. It is supposed that many ecosystem features such as stability, productivity, respiration, decomposition, nutrient and water retention are, in many cases, diversity-dependent. Impacts of species diversity on population dynamics and ecosystem functioning have long been debated, with many theoretical explorations and field studies (Tilman et al. 1994, 1996, 1997; Naeem et al. 1994; Hooper & Vitousek 1997; Scherer-Lorenzen 1998; Symstad et al. 1998).

I provide results from direct experimental manipulation of diversity using meadow plant communities which differed in the number of species. These communities were artificially established onto a recently abandoned field.

Two kinds of diaspore enrichment were used: seed mixtures of meadow species and blocks of vegetation transferred from a species-rich meadow ('stepping stones').

The aims of the experiment are both theoretical and applied: (1) to study the effects of community complexity as well as of the manipulation of community development by increasing plant species diversity and by regular mowing; and (2) to examine if, and how, a stepping stone approach may be used to enhance the colonization of bare soil in an abandoned field by the addition of plant diaspores and soil (micro)organisms typical of the desired successional stages.

Material and Methods

Study site

The experimental field was located near the village Benešov nad Lipou, in the southwest corner of the Bohemian-Moravian Upland, Czech Republic, at an altitude of 665 m a.s.l. The locality has a moderately humid climate typical of the highlands (mean annual temperature 6.4 °C, mean annual precipitation 677 mm). The field was withdrawn from agricultural use after its last crop harvest in autumn 1995; the experiment was established in spring 1996.

Design of the experiment

Two types of diaspore enrichment were combined (each with three levels, giving nine combinations) in five completely randomized blocks in 2 m × 2 m plots with 2 m walkways. Treatments were (1) seed mixtures of plants characteristic of species-rich meadows (high diversity mixture of 15 species, low diversity mixture of four species, and unsown control), and (2) blocks of vegetation ('stepping stones') transferred from a species-rich meadow to the plots (stepping stones transferred in spring, autumn, and control). All the plots were regularly mown.

Percentage species cover was estimated at mid summer in three successive years (1996-1998). Three data sets were collected: (1) 1-m² samples of centre of each 2 m × 2 m plot; (2) samples of vegetation of transplanted stepping stones; and (3) 25 cm × 25 cm samples of vegetation adjacent to each stepping stone.

Seed mixtures

Some main factors were taken into account before the selection of species suitable for seeding: (1) relatively wide ecological range with an optimum in *Arrhenatherion* and *Cynosurion* grassland communities; (2) presence in a local flora pool of native grasslands in the vicinity of the study site; (3) balanced ratio of functional plant groups; and (4) availability of a sufficient amount of seeds.

Another problem has also emerged concerning the supply of sufficient seed mixtures as well as the preservation of genetic diversity respecting a certain region. Seeds used in this experiment were received from several Czech companies (Planta Naturalis in Markvartice u Sobotky, and others), because it was the only possible way of obtaining such a number of meadow species.

Based on specific plant characteristics, the functional groups were assembled as grasses, legumes, and other forbs. 15 species (five per functional group) – the first five grasses – were sown as a high diversity (HD) treatment:

<i>Cynosurus cristatus</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>Holcus lanatus</i>
<i>Phleum pratense</i>	<i>Trisetum flavescens</i>	<i>Centaurea jacea</i>
<i>Galium verum</i>	<i>Lathyrus pratensis</i>	<i>Lotus corniculatus</i>
<i>Lychnis flos-cuculi</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Plantago lanceolata</i>
<i>Prunella vulgaris</i>	<i>Trifolium dubium</i>	<i>Trifolium pratense</i>

Four species assemblages (two grasses, one legume, and one forb) were sown as low diversity (LD) treatment. The unsown plots were established as a control natural colonisation (NC) treatment. Different species combinations in LD treatment were used in each block. In both HD and LD seed mixtures a constant seed density per plot was used, with each species sown in proportion (grasses: 2500 seeds/m², legumes: 500 seeds/m², and for the other forbs 500 seeds/m² yielding altogether ca. 4.35 g/m²).

Before sowing the field in spring 1996, soil samples were collected to determine the field seed bank. The amount of available nitrogen was determined in the second year. Detailed results are summarized by Hejzman (1997). The most frequent species found in the seed bank are:

Fallopia convolvulus, *Myosotis arvensis*, *Plantago major*, *Poa annua*, *Spergula arvensis*, *Veronica arvensis* and *Veronica persica*.

Stepping stones

The first half of stepping stones was transplanted in April 1996 and the second half in October 1996. This design allowed to test for the transplantation season which was less harmful to the meadow plants. A relatively species-rich meadow was chosen as a source for the stepping stones. The most dominant species were:

Poa pratensis, *P. trivialis*, *Alopecurus pratensis*, *Alchemilla monticola*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Taraxacum spec.*, *Ranunculus auricomus*, *R. acris* and *Veronica serpyllifolia*.

The size of each stepping stone was 25 m × 25 cm and ca. 20 cm in depth; four stepping stones were transplanted per one 2 m × 2 m plot.

In addition, in April 1996, the top soil from the source meadow was distributed on all 2 m × 2 m plots assigned to the spring and autumn stepping stones. Soil was taken after the removal of a thin sod layer (2–3 cm), homogenized (visible plant material was sorted out) and dispersed as 10 l per plot. To determine which plant diaspores were present, 10 l of homogenized soil were collected and the seed bank was determined using standard methods (McDonald 1993).

Data analysis

The data on changes in species composition were evaluated using the program CANOCO (ter Braak & Šmilauer 1998). The following nominal explanatory variables were used (with classes in brackets): sowing (HD, LD, NC) and stepping stones (spring, autumn, no stepping stones transplanted). These factors are coded as a series of dummy variables (Jongman et al. 1987). Factor time is coded as a sole quantitative variable. Because the changes of particular treatments in time were confirmed to be linear and the majority of explanatory variables were nominal ones, the

Redundancy Analysis (RDA) was used for evaluating the results of the experiment. All data sets are in the form of repeated measurements, and the analyses have to reflect this fact (including the permutation scheme in the Monte Carlo permutation test). In all the analyses, the sown species were made passive. This means that one is interested in the response of natural colonizers.

Similarly, as in the univariate repeated measures, the interaction term of treatment with time corresponds to differential development. If the interaction is zero, then all differences from the beginning are conserved over time; this means that the successional trajectories are parallel. So the difference in development means a non-parallel successional trajectory. In practice, this usually means that plots under differing treatments become more dissimilar with time.

Two types of analyses were used: standardized and non-standardized. Standardization in this paper means standardization by sample norm. In this way one is able to distinguish differences in the absolute representation of species (in our case, species cover) and relative representation (proportion of species cover within a community). This distinction is important because the total cover of natural colonizers differs between treatments. Consequently, a significant result from non-standardized analysis shows that there are some differences between treatments; the species respond to the treatment, but it is not clear whether the species differ in their response (the proportion of species need not be changed). If the standardized analysis shows some significant differences, one can conclude that species respond, and that not all species respond in the same way. The results of CANOCO analyses were displayed as ordination diagrams using the CanoDraw 3.1 program.

Results

Emergence of seedlings from the source-meadow seed bank was observed in 21 species, of which only eight were perennials. The similarity according to Sørensen's Index, between the actual meadow vegetation and the meadow seed bank, was 43%.

Most of the sown species have become established, except *Lychnis flos-cuculi*, *Medicago lupulina* and *Galium verum*. The highest species number of natural colonizers was observed in the first year. Total percentage cover of natural colonizers was negatively correlated with the diversity treatment and this relation became more intensive in the second and third years: two-way ANOVA, year ($p << 0.0001$); treatment ($p << 0.0001$); treatment × year ($p << 0.0001$). The HD, LD, and NC plots were compared regardless of the stepping stone treatment, because only a few stepping stone species have spread through the whole plots so far. The effect of the stepping stone treatment is included in the CANOCO analyses.

Redundancy analysis

The following variables were used to characterize the results of particular analyses (with abbreviations in brackets): the sum of all constrained eigenvalues – i.e. the ratio

Table 1. Results of the RDA analyses. Explanatory variables are environmental variables in the CANOCO terminology; factors, whose effect was excluded from the analysis are listed as covariables. If standardization by samples was applied, the results of a particular analysis are given in brackets. Names of variables: T = time; D = diversity treatment (HD, LD, NC); S = stepping stone treatment; R = season of stepping stone removal (spring/autumn); B = block; A = samples originating from areas adjacent to the central squares. The interactions of couples of treatments are indicated with an asterisk.

Questions and answers of particular analyses	Explanat. variables	Covariables	S all constr.	P
(1) Is the species composition related to explaining variables? YES	T, D, S, T*D, T*S	B	0.35 (0.34)	0.002 (0.006)
(2) Is there a common successional trend in species composition? YES	T	B, D, S	0.26 (0.25)	0.01 (0.01)
(3) Is there any effect of sown plants on species composition? YES	D, D*T	B, S, T	0.07 (0.07)	0.002 (0.002)
(4) Is there any large-scale effect of stepping-stone treatment on species composition? YES	S, S*T	B, D, T	0.02	0.04
(5) Is there any small-scale effect of stepping-stone treatment on species composition? YES #	A, T*A	B, D, T, R	0.03	0.002
(6) Did the season of the stepping stone transplantation and/or the kind of the treatment (sowing) have any effect on the composition of the stepping stone vegetation? Is there any effect of time? YES	R, D, T	B	0.20	0.01
(7) Is there a common successional trend in species composition inside stepping stones? YES	T	B, D, R	0.08 (0.08)	0.008 (0.008)
(8) Did the stepping stones differ with respect to the season of transplantation? YES	R, R*T	B, D, T	0.05	0.002
(9) Did the stepping stones differ according to the diversity treatment of the plot? WEAK SUPPORT	D, D*T	B, R, T	0.02	0.08

Comparison of samples recorded from the central 1m² of each 2m × 2m plot and from the areas adjacent to the stepping stones.

of variability explained by all the explanatory variables used in the test (S all constr.); corresponding probability value obtained by Monte Carlo permutation test (P) – i.e. the type one error probability in testing the hypothesis that the effect of all explanatory variables is zero. Results are summarized in Table 1. The sown species, although passive in the analyses, were also displayed in the ordination diagrams.

First, all environmental variables were used as explanatory ones to obtain the total part of explainable community variability and then separate tests were used to single out the effects of the particular treatments from each other. The first overall analysis revealed that the constrained canonical axes explained about 35% of the data variability (S all constr. = 0.35). The first axis was determined mainly by the factor time, whereas the differentiation along the other axes was mainly due to the type of sowing (HD, LD, NC). Stepping stone treatment had the weakest explanatory power. The greatest explanatory power (26% of total data variability, i.e. about 70% of constrained variability calculated in analysis 1) could be ascribed to the time (analysis 2). Species with a high score on axis 1, i.e. those with increasing density, were few: *Poa trivialis* (it spread from both the stepping stones and the area surrounding the site into the field), *Trisetum flavescens* (sown species which became dominant wherever it was sown) and *Taraxacum* spec. Low scores on the first axis were found for a number of annual weed species:

Veronica arvensis, *V. persica*, *Fallopia convolvulus*, *Viola arvensis*, *Plantago major*, *Polygonum persicaria*, *P. hydropiper*, *Galeopsis tetrahit* and *Poa annua*.

The cover of *Trifolium repens* has slightly decreased. Despite the fact that few seedlings were recorded from the seed bank (Hejzman 1997), this species reached almost 40% cover in the field in the first year. Similar results were experienced by McDonald (1993). The density of *Agropyron repens* (the second most frequent natural colonizer after *Trifolium repens*) did not show any common trend in time, and hence it was not depicted in the ordination space.

The other question is whether there was any effect of sown species on the proportion of natural colonizers: a third analysis yielded that only 7% of total variability, i.e. about 20% of constrained variability, could be ascribed to the effect of sown species. The ordination diagram has shown that sown species were partly able to suppress the most problematic and persistent weeds *Agropyron repens* and *Trifolium repens*.

The hypothesis that the application of stepping stones and meadow soil will enhance the succession was tested by analyses 4 and 5. This environmental variable explained only 2% of total variability. The most successful colonizers originating from the stepping stones were *Poa trivialis*, *Achillea millefolium*, *Cerastium holosteoides*, *Stellaria graminea*, and *Agrostis tenuis*. Only a very slight positive effect of the stepping stone treatment on sown species was observed: *Festuca rubra* and *Prunella vulgaris* performed better in the vicinity of stepping stones.

Data on vegetation changes of stepping stones were tested separately (analyses 6-9). Similarly, as in the case of data from the central 1-m² samples, all environmental variables were used as explanatory ones to obtain the total part of explainable community variability and then separate tests were calculated to single out the effects of the particular treatments from each other. In analysis 6 with all environmental variables, the first ordination axis was determined mainly by time, whereas the differentiation along the second axis was mainly due to the season when the stepping stones were transplanted (environmental variables explained together only 20% of total community variability). Results are displayed in the ordination diagram (Fig. 1). The comparison of sums of all constrained eigenvalues from the particular tests revealed that the most powerful explanatory variable was time (ca. 10% of the total variability); season of transplantation explained ca. 5%; and statistically significant differences among stepping stones transplanted into different diversity treatments were not found.

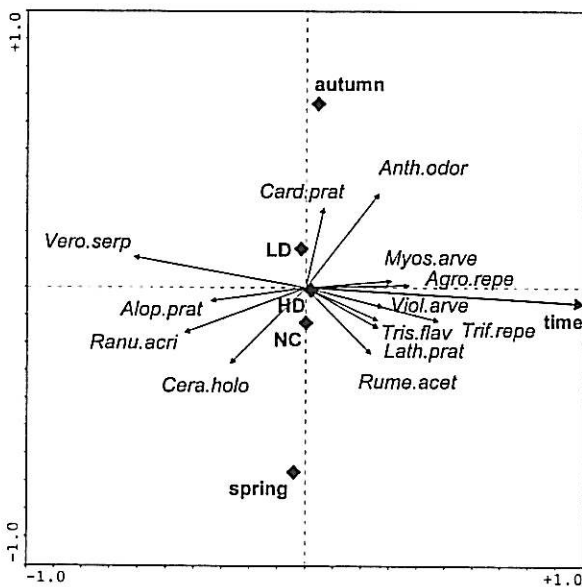


Fig. 1. Ordination diagram showing the changes of plant community inside stepping stones (analysis 6). The density of *Veronica serpyllifolia* decreased probably due to the more intensive competition for light. *Anthoxanthum odoratum* performed best after the autumn transplantation. *Trisetum flavescens* and *Lathyrus pratensis* are the only sown species which were able to expand inside stepping stones. The diagram explains 20% of the variance in the fitted species data. For clarity, only species with the highest correlation with the ordination axes are displayed. HD = high diversity treatment; LD = low diversity treatment; NC = natural colonization treatment; autumn/spring = season of stepping-stone transplantation.

Discussion

It can be stated that sowing of meadow plants was successful: most species became established and have created a community quite similar to the desired hay meadow. The levels of dry matter yield ($t \cdot ha^{-1} \cdot yr^{-1}$) were 10.08 for HD, 9.16 for LD and 7.92 for NC (Šmilauer & Lepš pers. comm.). The values were as high as those obtained from intensively fertilized high-productive species-poor meadows (Oomes 1990, 1992). Oomes observed a significant decrease in dry matter production, especially during the first three to five years (depending upon the soil type) after fertilization had been stopped and regular mowing began. Similar changes are also expected in our experiment.

Results show that there are significant differences among the three diversity treatments. Sown species were able to compete successfully with natural colonizers and their effect was more intense in the high diversity treatment. The higher competitive ability of a species-richer community can be ascribed primarily to the following reasons:

First, the more diverse ecosystems are more likely to contain some species which thrive well in particular environmental conditions (Tilman & Downing 1994; Naeem et al. 1994; Symstad et al. 1998). The presence of such dominant species may have great effect on ecosystem

functioning and in some cases may be more important than the species number per se (Symstad et al. 1998). Our data imply that the difference between the HD and LD treatments is partly caused by the absence of such well-thriving species in some of the five alternative species assemblages used in LD treatments.

Second, plant productivity and resource utilization are usually greater at higher diversity (Tilman et al. 1996; Naeem et al. 1994; Symstad 1998; Scherer-Lorenzen 1998), so that more intensive competition for resources, notably nutrients or light may occur. Under such conditions, plants with pure ruderal strategy (annual field weeds in our case) may be strongly outcompeted by C-S-R strategists (late-successional meadow species). For the same reason, the weaker ability of sown species to compete with *Agropyron repens* and *Trifolium repens* – plants having C-S-R to C-R strategy (Grime 1988) – was observed. Such species (ruderal-perennials sensu Grime 1979) are most abundant in circumstances in which the impact of disturbance is less intensive. Both *A. repens* and *T. repens* are clonally spreading perennials.

Agropyron repens has an extensive rhizome system which allowed the plant to cover a large area. *A. repens* was only rarely recorded from the seed bank but it regenerated from numerous rhizome fragments (Hejzman 1997). Experiences of many researchers (for example, Schmidt & Brübach 1993; Grime 1979) confirm that it is species which did not change either its spatial pattern or mean annual cover for a long time: it is the most persistent natural colonizer in the site. *Trifolium repens* is intolerant to shade (Grime 1988), and hence it could be partly suppressed in the tall vegetation of HD as well as LD-treated plots.

The other natural colonizers show a predominantly strong decrease, which is independent of the kind of treatment. These results imply that the plants are weak competitors specialised on the colonization of bare soil.

With regard to the performance of sown species, the absolute dominance of sown *Trisetum flavescens* (ca. 54% in HD as well as LD treatment) can hardly be explained in a straightforward way; there are more alternative explanations here. *T. flavescens* has an early seed set and almost intermediate germination has been documented in sites subject to summer drought. This may be an advantage in hayfields. (Grime 1988). *T. flavescens* appears to show only modest specialization towards any ecological factor or turf structure, and Grime concluded that the species is a 'congenital subordinate', i.e. never more than a minor component of grassland communities, which is in contrast to our observations. One can argue that *T. flavescens* is a quite frequent component of mesic upland meadows in the Czech Republic but, unfortunately, it is often caused by resowing those sites with mixtures containing cultivars of *T. flavescens*. For the same reason it is still not clear whether the clone used in our experiment originated from an unaffected source.

Lychnis flos-cuculi, *Medicago lupulina*, and *Galium verum* did not survive in any experimental design probably due to their poor germination. The low densities of *Centaurea jacea* (one percent in LD only) are probably

also due to weak germination. I have evidence from another similar experiment close to our field, where *C. jacea* was sown and performed very well (Lepš & Šrůtek pers. comm.). The other sown species are present in amounts close to values expected for comparable meadow communities.

From the botanical point of view, the transplantation of stepping stones can be considered as 'medium successful'. Although almost all species survived the transplantation and performed well, the stepping stones had only a slight impact on the surrounding vegetation. They contributed significantly to the spreading of *Poa trivialis*. This is a grass with a high potential for the colonization of such recently disturbed habitats that are dominated by larger perennials and it has often been observed in disturbed meadows (Grime 1979, 1988; McDonald 1993). Other stepping-stone species have spread only occasionally while the pool of species invading stepping stones was considerably larger. Since insignificant differences between the spring and autumn stepping stones were observed, it could therefore be concluded that both ways of transplantation are possible.

Dispersing soil on the stepping stone plots did not show any significant effect on species composition. A positive result can hardly be expected with regard to the known composition of a source-meadow seed bank.

Comparison of the stepping stone transplantation versus simple sowing revealed in our case a clear answer: the stepping stone approach can be recommended only as a 'last chance' practice if all alternatives to preserve some extremely rare habitat have failed and there is the possibility to remove the vegetation to a place close by.

Acknowledgements. A special word of thanks goes to my supervisor Jan Š. Lepš. Petr Šmilauer helped with CANOCO analyses; Michal Hejcman provided his data on the field seed bank. This study is part of a larger European project known as CLUE (Changing Land Usage, Enhancement of biodiversity and ecosystem development) and it is subsidized by the Environment & Climate Program of the European Commission contract number ENV4-CT95-0002 and ERBIC20-CT96-0025 and by a grant of the Czech Ministry of Education (FRV 128)

References

- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. J. Wiley and Sons, Chichester.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. 1988. *Comparative plant ecology*. Unwin Hyman, London.
- Hejcman, M. 1997. *Seed bank development in an abandoned field*. Bachelor Thesis, University of South Bohemia, České Budějovice. (In Czech.)
- Hooper, D.U. & Vitousek, P.M. 1997. The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* 277: 1302-1305.
- Jongman, R.H., ter Braak, C.J.F. & van Tongeren, O.F.R. 1987. *Data analysis in community and landscape ecology*. Pudoc, Wageningen.
- McDonald, A.W. 1993. The role of seedbank and sown seeds in the restoration of an English flood-meadow. *J. Veg. Sci.* 4: 395-400.
- Naeem, S., Thompson, L.J., Lawrel, S.P., Lawton, J.H. & Woodfin, R.M. 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368: 734-737.
- Oomes, M.J.M. 1990. Changes in dry matter and nutrient yields during the restoration of species-rich grasslands. *J. Veg. Sci.* 1: 333-338.
- Oomes, M.J.M. 1992. Yield and species density of grasslands during restoration management. *J. Veg. Sci.* 3: 271-274.
- Rothmaler, W. 1978. *Exkursionsflora für die Gebiete der DDR und der BRD*. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin.
- Scherer-Lorenzen, M., Prinz, A., Schulze, E. & Beierkuhnlein, C. 1998. Plant species diversity in grasslands and ecosystem functioning. *Stud. Plant Ecol.* 20: 101.
- Schmidt, W. & Brübach, M. 1993. Plant distribution patterns during early succession on an artificial protosoil. *J. Veg. Sci.* 4: 247-254.
- Symstad, A.J., Tilman, D., Willson, J. & Knops, J.H.M. 1998. Species loss and ecosystem functioning: effects of species identity and community composition. *Oikos* 81: 389-397.
- ter Braak, C.J.F. & Šmilauer, P. 1998. *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows*. Centre of Biometry Wageningen, Wageningen.
- Tilman, D. & Downing, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367: 363-365.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. & Siemann, E. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277: 1300-1302.
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J. 1996. Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature* 379: 718-720.



NC plocha v prvním roce (1996).



NC plocha ve třetím roce (1998).



HD plocha v prvím roce po výsevu (1996).



LD plocha: oseto druhy *Festuca rubra*, *Phleum pratense*, *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata* (1997).



HD plocha ve druhém roce (1997).



HD plocha ve třetím roce (1998).



Přesazování podzimního monolitu (1996).

Jarní monolit po přesazení do NC plochy (léto 1996).



Monolit v LD ploše (1997).

Monolit silně poškozený hraboši (1998).



LD plocha: oseto druhy *Trisetum flavescens*, *Cynosurus cristatus*, *Medicago lupulina*, *Prunella vulgaris*.
Dominanta - *T. flavescens* (2000).



Celkový pohled na pokusné plochy při stěhování monolitů (jaro 1996).