

Biologická fakulta Jihočeské univerzity
České Budějovice



MAGISTERSKÁ PRÁCE

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

Veronika Podolská

vedoucí práce: Jan Lepš

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

V Českých Budějovicích, 5.1. 1998

Veronika Podolská
.....

Obsah

1. Úvod	1
2. Metodika	5
2.1. Popis lokalit.....	5
2.2. Uspořádání pokusu.....	5
2.2.1. Kolonizace děr.....	5
2.2.2. Měření teploty půdy.....	6
2.2.3. Vliv původní a okolní vegetace.....	6
2.2.4. Přežívání semenáčů.....	6
2.2.5. Laboratorní klíčení.....	7
2.3. Zpracování dat.....	7
2.3.1. Kolonizace děr.....	7
2.3.2. Měření teploty půdy.....	7
2.3.3. Vliv původní a okolní vegetace.....	7
2.3.4. Přežívání semenáčů.....	8
2.3.5. Laboratorní klíčení.....	8
3. Výsledky	9
3.1. Kolonizace děr.....	9
3.2. Měření teploty půdy.....	13
3.3. Vliv původní a okolní vegetace.....	13
3.4. Přežívání semenáčů.....	13
3.5. Laboratorní klíčení.....	20
4. Diskuse	23
4.1. Druhové složení.....	23
4.2. Měření teploty půdy.....	25
4.3. Vliv původní a okolní vegetace.....	25
4.4. Přežívání semenáčů.....	25
4.5. Laboratorní klíčení.....	26
5. Literatura	28

1. Úvod

Hlavním tématem této práce je zkoumání vlivu uměle narušených ploch různých velikostí na druhové složení luk. Sledovala jsem uchycování semenáčků a jejich následné přežívání. Při zpracovávání jsem částečně využila data a výsledky z práce bakalářské.

Disturbance je jedním z důležitých faktorů, které působí na rostlinná společenstva. Tímto pojmem rozumíme úplné nebo částečné zničení biomasy rostlin. Jeho příčinou může být činnost člověka, savců (budování nor, rytí apod.) nebo abiotické faktory jako např. vítr, oheň či půdní eroze (GRIME, 1973).

O některých typech vegetace se soudí, že jsou náchylné k periodickým disturbancím, které vedou k likvidaci větších rostlin. Tak dochází k uvolnění prostoru pro uchycení semenáčků a zvyšuje se dosažitelnost zdrojů pro nové rostliny. Rozsáhlé disturbance mohou zlikvidovat druhy, které nejsou schopny rychle regenerovat nebo obsadit uvolněný prostor. O menších disturbancích se předpokládá, že umožňují se vyhnout kompetičnímu vyloučení druhů (SILVERTOWN & LOVETT-DOUST, 1993).

Kompetice je považována za jednu z nejdůležitějších interakcí mezi rostlinami, která určuje strukturu rostlinného společenstva. Díry v porostu (gapy) jsou stanoviště, kde je vzájemný vliv rostlin redukován. Dynamika jejich zarůstání hraje významnou roli jako jeden z možných mechanismů ovlivňujících tvorbu a udržení druhové diversity (GRUBB, 1977, RYSER, 1993).

Faktory, které ovlivňují výskyt nových individuí (jako např. šíření semen nebo tvorba prostoru pro vyklíčení), je třeba vztahovat k podmínkám prostředí a jejich fluktuaci v průběhu času (RUSCH, 1992, MC.CONNAUGHAY & BAZZAZ, 1987). Nároky rostlin na podmínky vhodné pro vyklíčení a uchycení jsou druhově specifické. Liší se například v požadavcích na světlo, teplotu, vlhkost (RUSCH & MAAREL, 1991).

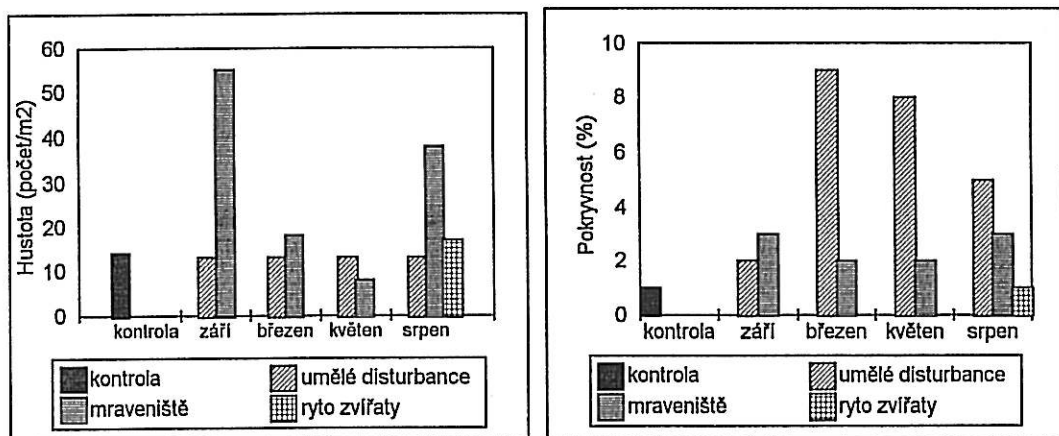
Mnoho autorů se shoduje v názoru, že nezanedbatelnou úlohu při uchycování semenáčků hraje velikost semene. Jsou rozlišovány dvě základní skupiny rostlin:

1) Druhy s velkým množstvím malých semen, které se hromadí v půdě. Na disturbance reagují rychle, protože nejsou schopny odolávat kompetičnímu tlaku ostatních druhů. Je možno je označit jako R - strategie (GRIME, 1977). Pro uchycení těchto druhů je ideální stanoviště s vysokou intenzitou disturbance velkého plošného rozsahu (LEPŠ & SPITZER, 1988).

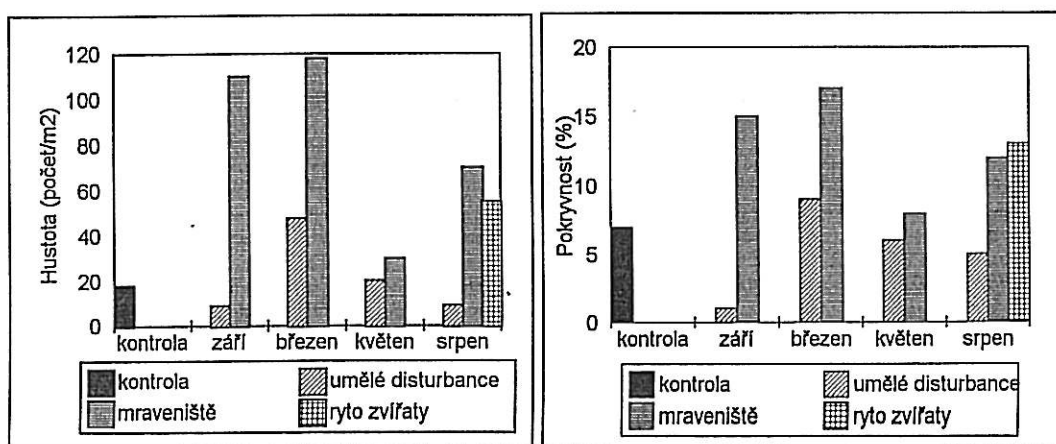
Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

2) Naproti tomu existují druhy s velkými semeny, které nejsou na disturbanci přímo závislé. Díky větší biomase semene jsou vzešlé semenáče mohutnější a tudíž schopnější odolávat competičnímu tlaku okolní vegetace (GOLDBERG & GROSS 1988, MC.CONNAUGHAY & BAZZAZ, 1987, BURKE & GRIME, 1996).

Dalším důležitým faktorem je velikost disturbované plochy a typ disturbance. Druhá skladba na různě velikých, uměle vytvořených gapech, se ve srovnání s gapy přirozenými může lišit. Stejně jako reakce na narušení u jednoletků a trvalek (obr. 1 a 2). Zřejmě to souvisí intenzitou disturbance a tedy s tím, do jaké míry jsou zničeny vegetativní orgány rostlin (COFFIN & LAUENROTH, 1989, UMBANHOWAR, 1992). Rozdíl může být rovněž v uchycování semenáčů ve vztahu k ročnímu období a orientaci ke světovým stranám (HILLIER, 1990).



Obr. 1: Hustota a pokryvnost jednoletků na plochách se třemi typy disturbance (COFFIN & LAUENROTH, 1989).



Obr. 2: Hustota a pokryvnost trvalek na plochách se třemi typy disturbance. (COFFIN & LAUENROTH, 1989).

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

Zatímco u jednoletek je často zaznamenána akumulace semen v půdě (tzv. semenné banky), u dominujících vytrvalých druhů semena v půdě často nebývají nalezena (MILBERG et al., 1994, HILLIER, 1990). A pokud se vyskytují, pak jen v povrchové vrstvě půdy a v relativně malém počtu (RYSER & GIGON, 1985).

Významnou úlohu při posuzování děr hraje také vliv okolní neporušené vegetace. Bylo zjištěno, že kompetice na okrajích disturbované plochy je tím významnější, čím je plocha menší (SOUSA, 1984). Také přirozené uchycení semenáčů bylo korelováno druhovou frekvencí mimo plochy. To ukazuje na důležitost dosažitelnosti semen pro kolonizaci děr (READER & BUCK, 1990).

Některé druhy nejsou schopny kolonizovat díry gapy z důvodu menší odolnosti vůči drsným klimatickým podmínkám, které se v narušené ploše projeví mnohem více než v kompaktním vegetačním krytu (RYSER, 1993).

Odolnost společenstva vůči narušení a rychlost zotavení (resilience) jsou dva důležité faktory pro stabilitu ekosystému. Existují hypotézy, podle kterých biodiverzita podporuje odolnost vůči disturbancím (TILMAN & DOWNING, 1994). Dle jiných hypotéz jsou si mnohé druhy natolik podobné, že fungování ekosystému nezávisí na diversitě, ale na přítomnosti většiny „funkčních skupin“ (LAWTON & BROWN, 1993).

Práce byla vypracována v rámci projektu GAČR 204/96/0552 „Mechanismy udržení diverzity v travních ekosystémech“, a její výsledky jsou součástí řešení tohoto projektu.

Cíle práce

Cílem této práce bylo ověřit význam děr v porostu pro regeneraci některých druhů v druhově bohatých oligotrofních loukách a jejich význam pro udržení druhové diversity.

V uměle vytvořených dírách různých velikostí byla sledována ecese a přežívání semenáčů a současně faktory, které by ji mohly ovlivnit. Byl také studován vliv velikosti čtverce a typu zásahu na druhové složení.

Konkrétně bylo cílem zjistit odpovědi na následující otázky:

- 1) Jaký vliv má velikost čtverce, typ zásahu, okolní a původní vegetace na druhové složení v uměle vytvořené díře?
- 2) Které druhy se uchycují v dírách daných charakteristik?
- 3) Jak je ovlivněno přežívání semenáčů velikostí a typem disturbance?

2. Metodika

Pro vyšší rostliny byla použita nomenklatura dle ROTHMALERA (1976), pro mechy dle ZITTOVÉ a kol. (1982).

2.1. Popis lokalit

Pokusy byly prováděny na dvou lokalitách v blízkosti Českých Budějovic, Ohrazení a Milíkovice.

Lokalita Ohrazení - nachází se přibližně 10 km jihovýchodně od Českých Budějovic, 48°57' s.š., 14°36' v.d. Průměrná roční teplota je 7-8 °C, průměrné roční srážky 600-650 mm (SYROVÝ, 1958). Jedná se o oligotrofní nekosenou louku, svažující se mírně směrem k severu, obklopenou ze tří stran lesem, z jedné pak polem. Charakteristickými druhy trav jsou *Molinia caerulea*, *Deschampsia cespitosa*, *Festuca rubra*, *Briza media*, *Holcus lanatus*. Z ostřic možno jmenovat *Carex hartmanii*, *C. panicea*, *C. palescens*, z ostatních druhů *Potentilla erecta*, *Cirsium palustre*, *Ajuga reptans*, *Lysimachia vulgaris*, *Galium boreale*, *G. palustre*, *G. uliginosum*, *Ranunculus auricomus*.

Lokalita Milíkovice - nalézá se u východního břehu rybníka Děkanec 1 km jižně od obce Milíkovice, JZ od Českých Budějovic. Průměrná roční teplota je 7-8 °C, průměrné roční srážky 600-650 mm (Syrový, 1958). Je to slatinná louka s mnoha ohroženými druhy, např. *Gentiana pneumonanthe*, *Iris sibirica*, *Dactylorhiza majalis*, *Pinguicula vulgaris*, *Salix repens* ssp. *rosmarinifolia*, *Parnasia palustris*, *Carex davalliana*. Z ostatních druhů možno jmenovat *Festuca ovina*, *Deschampsia cespitosa*, *Carex panicea*, *C. nigra*, *C. hartmanii*, *Eriophorum angustifolium*, *Ranunculus auricomus*, *Betonica officinalis*, *Lysimachia vulgaris*, *Cirsium palustre*, *Serratula tinctoria*, *Myosotis nemorosa*.

2.2. Uspořádání pokusu

2.2.1. Kolonizace děr

Lokalita Ohrazení

V dubnu 1993 zde byly na dvou stanovištích vytyčeny plochy, uspořádané do úplných znáhodněných bloků. V každém byly vždy dva malé čtverce (15 x 15 cm), dva velké (35 x 35 cm) a kontrola (35 x 35 cm). Ve čtvercích byly provedeny dva typy zásahů. Vždy v

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

jednom malém a jednom velkém byl stržen drn do hloubky asi 5 cm (dále jen ryto) a v dalších dvou čtvercích byly odstraněny pouze nadzemní části rostlin (dále jen trháno), viz fotografická příloha. V dalším textu jsou tedy zmiňovány dvě kategoriální proměnné, zásah a velikost.

Lokalita Milíkovice

Zde byly v dubnu 1992 založeny plochy stejné velikosti a uspořádání jako na lokalitě Ohrazení, byl však proveden jen jeden typ zásahu, a sice stržení drnu. Mimo blokovou strukturu byly v nejužší části louky udělány dvě díry o velikosti 50 x 50 cm.

K vyhodnocení prvních dvou let jsem použila dosud nepublikovaná data (Mihulka et al., nepublikováno).

Na všech čtvercích byly každým rokem pořízeny fytoecologické snímky s přímými odhady pokryvností pro všechny druhy (v %), odhady pokryvnosti mechového patra i pokryvnosti celkové.

2.2.2. Měření teploty půdy

Současně byla staničními teploměry na obou lokalitách změřena teplota povrchové vrstvy půdy ve čtvercích se zásahy i na kontrolách. Měřila jsem jednorázově, za slunečného počasí v březnu 1994.

2.2.3. Vlivu původní a okolní vegetace na druhové složení díry

Na jaře 1996 byly na lokalitě Ohrazení vytyčeny plochy o rozměrech 15 x 15 cm a 35 x 35 cm, uspořádané do úplných znáhodněných bloků. Byly zaznamenány fytoecologické snímky a hodnoty pokryvností. Posléze byly na těchto plochách provedeny stejné dva typy zásahu jako v prvním pokusu. Zároveň byly osnímkovány 15 cm široké rámečky okolo každé díry.

2.2.4. Přežívání semenáčů

Na plochách se zásahem (viz předchozí pokus) byly přibližně po 2 měsících od provedení zásahu barevně označeny semenáčky vybraných druhů (*Cirsium palustre*, *Potentilla erecta*, *Myosotis nemorosa*, *Ranunculus auricomus*) a současně byla zaznamenána

jejich poloha v souřadnicové síti čtverečků o hraně 5 cm. V následující sezóně byly čtverečky dvakrát osnímkovány. Zjišťovalo se, které semenáčky nepřežily a které se naopak objevily.

2.2.5. Laboratorní klíčení

Na jaře i v létě byly na lokalitě Ohrazení odebrány vzorky půdy a v laboratorních podmínkách (na fotomiskách, při teplotě cca 20 °C) se nechaly vyklíčit. Byly zaznamenávány všechny vzešlé rostlinky po dobu dvou měsíců. Cílem bylo zjistit, zda se liší druhová skladba klíčivých semen jarního a letního vzorku.

2.3. Zpracování dat

2.3.1. Kolonizace děr

Data o složení rostlinných společenstev na obou lokalitách a jejich reakci na experimentální zásahy byla vyhodnocena pomocí kanonických ordinací (ordinace s omezením = constrained ordination) (JONGMAN ET AL., 1987). Byl užit program CANOCO ver. 3.10. (TER BRAAK 1987), v některých případech jeho modifikace pro Windows 95. Vztah mezi druhovým složením a vysvětlujícími proměnnými byl testován Monte-Carlo permutačním testem. Protože každá plocha byla sledována několikrát, odpovídají data modelu Repeated measurements. Různé kombinace vysvětlujících environmentálních proměnných a covariables umožnily testovat příslušné hypotézy, odpovídající testům významnosti v jednorozměrné analýze variance. Poněvadž variabilita druhového složení v rámci jedné plochy byla relativně malá a environmentální proměnné jsou kategoriální, byla užitá metoda vycházející z modelu lineární odpovědi (RDA).

Je možno předpokládat, že druhové složení v kontrolních nenarušených plochách se liší od druhového složení v umělých dírách, byly z některých analýz kontroly vyloučeny. Tím bylo dosaženo testování pouze vlivu velikosti díry a typu zásahu.

Výsledky jsem graficky znázornila pomocí programu CANODRAW a CanoPost (ŠMILAUER 1992, ŠMILAUER, nepublikováno).

2.3.2. Měření teploty půdy

K vyhodnocení teplot půdy byl použit odpovídající model analýzy variance, beroucí v úvahu uspořádání do bloků (dvoucestná anova) bez interakcí.

2.3.3. Vliv původní a okolní vegetace na druhové složení díry

Ke zjištění, zda měla na druhové složení v díře vliv okolní vegetace, v tomto případě konkrétně rámeček o šířce 15 cm, byl použit výpočet korelačního koeficientu mezi pokryvností v rámečku a pokryvností v díře pro vybraných sedm druhů: *Myosotis nemorosa*, *Potentilla erecta*, *Cirsium palustre*, *Ranunculus auricomus*, *Lathyrus pratensis*, *Carex panicea* a *Festuca rubra*. Podobně byl testován vliv původního složení čtverce (před zásahem) na druhové složení v díře.

2.3.4. Přežívání semenáčů

K dispozici byly údaje ze trojího snímkování. U každého semenáče bylo známo, kdy se objevil a jak dlouho přežíval. Do analýz nebyly zahrnuty v některých případech plochy 15 x 15 cm (ryté i trhané). Důvodem bylo velmi malé množství semenáčů, které se v těchto plochách vyskytovaly. K vyhodnocení dat byla použita analýza přežívání Survival Analysis, porovnání dvou a více skupin (Gehans' Wilcoxonův test) (ANONYMUS, 1996, p. 3511). Pro každý druh bylo spočteno, které semenáče přežily v dírách s daným typem zásahu resp. dané velikosti. Pro analýzu byly použity pouze semenáče nejstarší kohorty.

Pro výpočet vlivu věku semenáče (pravděpodobnost přežití zimy u semenáčů zachycených již při prvním snímkování oproti semenáčům, které se objevily až po prvním snímkování) byly použity kontingenční tabulky.

2.3.5. Laboratorní klíčení

Rozdíly v druhovém složení jarního a letního vzorku byly testovány podobně jako případě pokusu 2.4.1. programem CANOCO, byla rovněž použita analýza RDA.

3. Výsledky

3.1. Kolonizace děr

Lokalita Ohrazení

Pomocí kombinací enviromentálních proměnných a covariables (viz tabulka 1) byly testovány následující nulové hypotézy:

- 1) Druhové složení v dírách se v průběhu času neliší (analýza č.1).
- 2) Druhové složení (ať už absolutní nebo relativní) se v závislosti na velikosti díry a současně typu zásahu neliší, bez ohledu na to, zda je do analýzy zahrnuta kontrola či nikoli (analýzy č. 2, 3, 4, 5).
- 3) Není rozdíl v druhovém složení (absolutním i relativním) v dírách s různým typem zásahu (analýzy č. 5 a 6).
- 4) Velikost díry nemá vliv na druhové složení (absolutní ani relativní) (analýzy č. 8 a 9).
- 5) Není žádný vliv interakcí typu zásahu a velikosti díry s časem (analýzy č. 10 a 11).

Výsledky jsou shrnuty v tabulce 1. Bylo zjištěno, že:

- 1) Se liší druhové složení děr v průběhu času (analýza č.1).
- 2) Je rozdíl v druhovém složení děr (absolutním i relativním) s různou velikostí a současně typem zásahu, ať už s vyloučením kontrol či nikoli (analýzy č. 2, 3, 4, 5).
- 3) Je rozdíl v druhovém složení (absolutním i relativním) v dírách s různým typem zásahu (analýzy č. 6, 7).
- 4) Také velikost díry měla vliv na druhové složení (analýza č. 8). Zde však byl průkazný výsledek pouze v případě, kdy nebyla data standartizována.
- 5) Interakce typu zásahu a velikosti díry s časem a nebyly statisticky průkazné (analýzy č. 10, 11).

Na závěr bylo pomocí analýzy Forward selection spočítáno, jaký podíl variability dat vysvětluje zásah ve srovnání s velikostí díry. Zásah vysvětluje 3x více variability dat (13%) než velikost (4,7%).

Grafické znázornění výsledků je na obr. 3 a 4.

Analyza	Standardizace dat	S kontrolou	Env. proměnné	Covariables	r - 1.osa	% variability dat	F	P
1	ne	ano	čas	blok, zásah, velikost	0.740	8.2	3.66	0.002
2	ne	ano	zásah, velikost	čas, blok	0.840	24.7	13.45	0.002
3	ano	ano	zásah, velikost	čas, blok	0.749	10.1	4.58	0.002
4	ne	ne	zásah, velikost	čas, blok	0.747	19.8	7.88	0.002
5	ano	ne	zásah, velikost	čas, blok	0.775	7.8	2.66	0.006
6	ne	ne	zásah	čas, blok, velikost	0.709	16.3	6.24	0.002
7	ano	ne	zásah	čas, blok, velikost	0.760	7.3	2.53	0.010
8	ne	ne	velikost	čas, blok, zásah	0.516	6.5	2.21	0.048
9	ano	ne	velikost	čas, blok, zásah	0.49	1.8	0.60	0.910
10	ne	ne	zásah x čas	čas, ident. ploch	0.610	6.5	1.25	0.260
11	ne	ne	velikost x čas	čas, ident. ploch	0.462	2.1	0.38	0.998

Tab. 1: Výsledky analýz RDA na lokalitě Ohrazení.

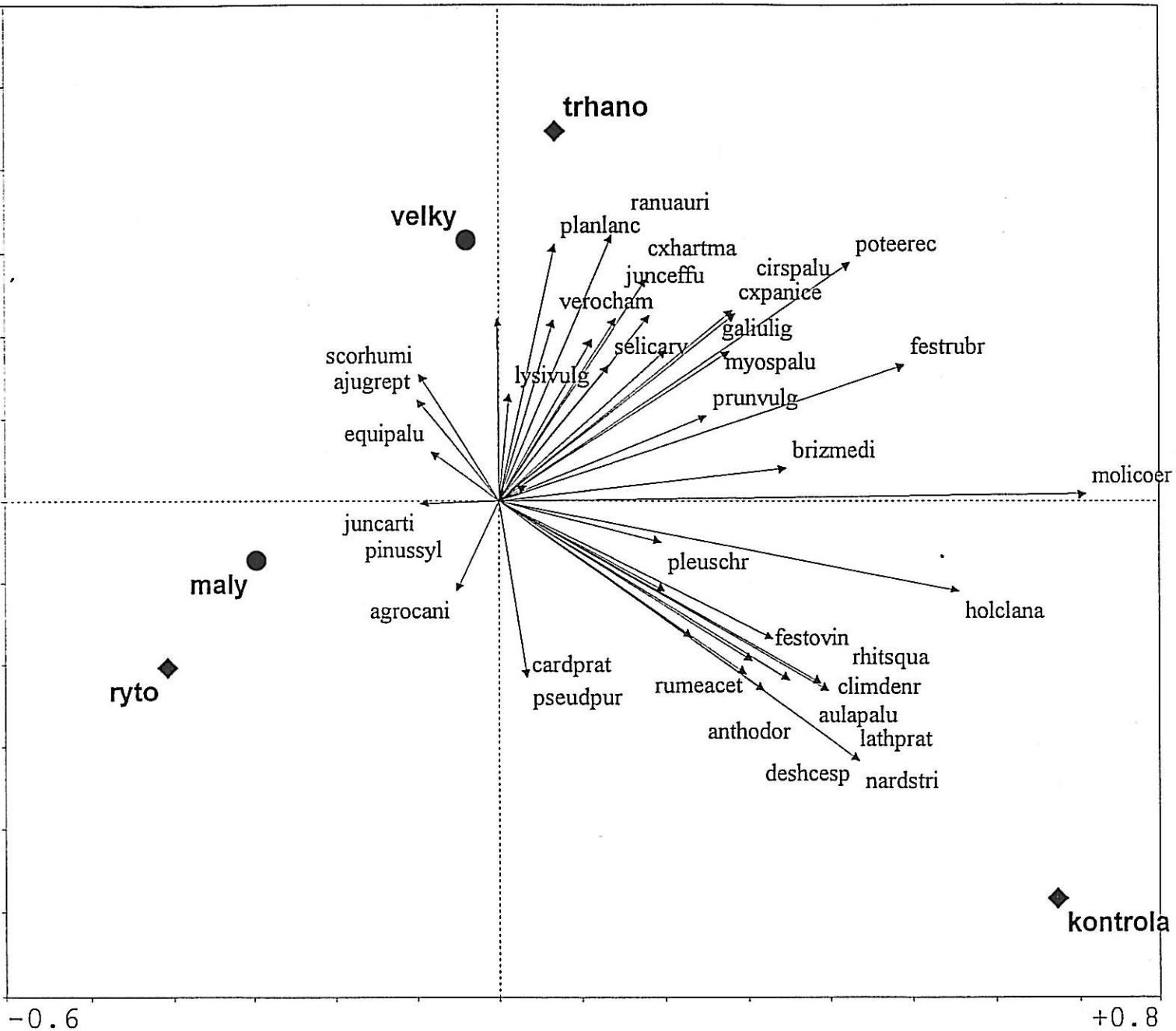
Analyza	Standardizace dat	Env. proměnné	Covariables	r - 1. osa	% variability dat	F	P
1	ne	velikost	blok, čas	0.582	6.0	6.31	0.002
2	ano	velikost	blok, čas	0.468	1.4	0.76	0.760
3	ne	čas	velikost	0.572	5.2	3.81	0.002
4	ano	čas, velikost	blok	0.770	10.6	8.05	0.002
5	ne	čas, velikost	blok	0.582	6	4.31	0.002
6	ne	čas x velikost	ident. ploch	0.442	2.1	1.13	0.27

Tab. 2: Výsledky analýz na lokalitě Mlíkovice

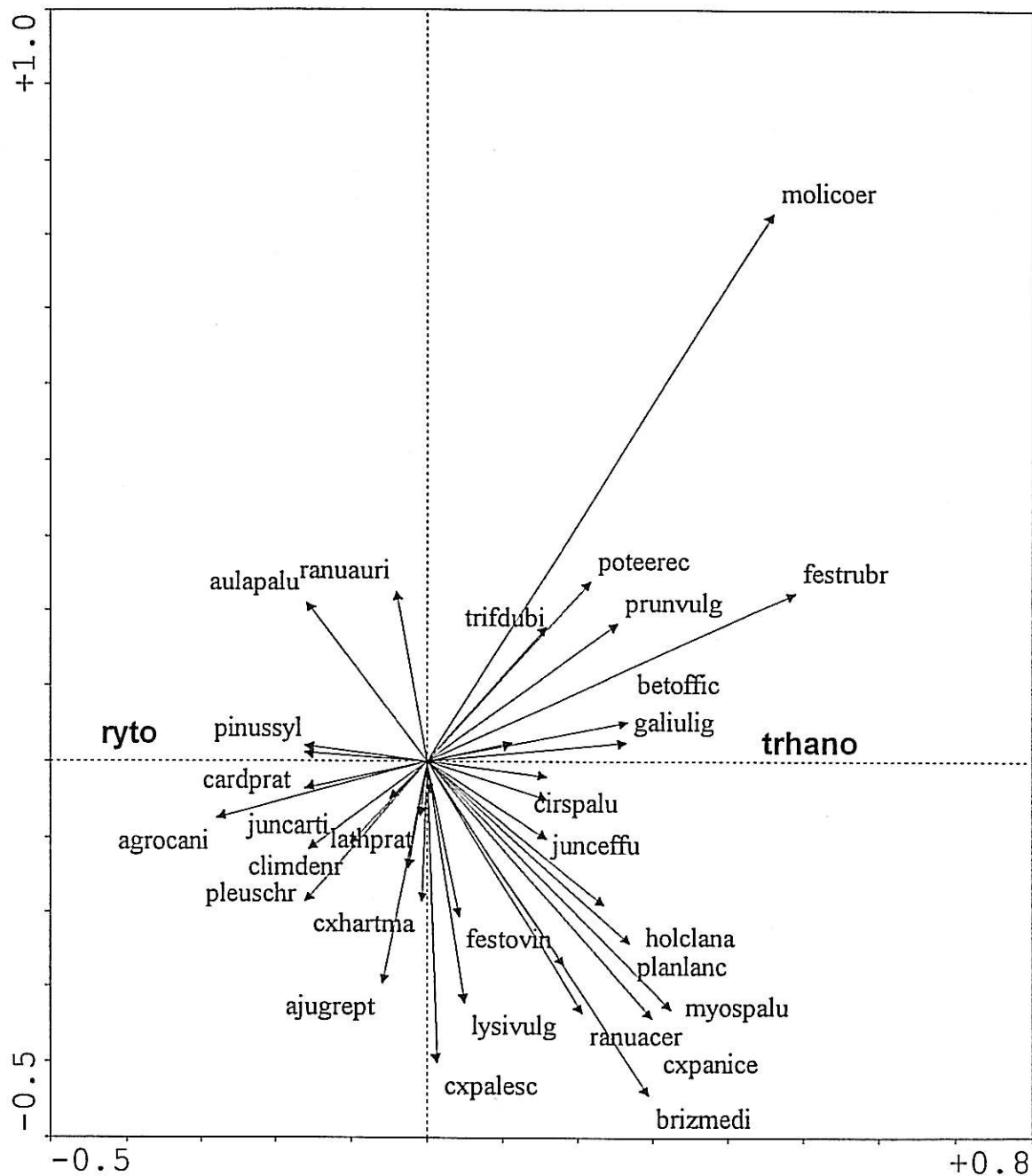
Vysvětlivky k tabulce: r - 1. osa - korelace proměnných prostředí na 1. ose
 % variability dat - kolik procent variability dat vzhledem k
 environmentálním proměnným vysvětluje
 první kanonická osa

F - F statistics

P - dosažená hladina významnosti



Obr. 3: Výsledky RDA analýzy (č. 2) na lokalitě Ohrazení. Zobrazení druhů v prostoru ordinačních os ve vztahu ke plochám, na kterých se uchycovaly. Centroidy označují typ zásahu (ryto, trháno, kontrola) a velikost díry (malý, velký).



Obr. 4: Výsledky RDA analýzy (č. 7) na lokalitě Ohrazení. Zobrazení druhů, které se uchycovaly ve čtvrcích s různým typem zásahu, **ryto** ozn. plochy se strženým dnem, **trháno** ozn. plochy s odstraněnou nadzemní částí biomasy.

Seznam zpracovávaných druhů lokality Ohrazení a jejich zkratek

<i>achimile</i> - <i>Achillea millefolium</i>	<i>lysivulg</i> - <i>Lysimachia vulgaris</i>
<i>agrocani</i> - <i>Agrostis canina</i>	<i>molicaer</i> - <i>Molinia caerulea</i>
<i>agrossto</i> - <i>Agrostis stolonifera</i>	<i>myospalu</i> - <i>Myosotis nemorosa</i>
<i>ajugrepe</i> - <i>Ajuga reptans</i>	<i>nardstri</i> - <i>Nardus stricta</i>
<i>angesilv</i> - <i>Angelica sylvestris</i>	<i>pedicusp</i> - <i>Pedicularis sylvatica</i>
<i>anthodor</i> - <i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>planlanc</i> - <i>Plantago lanceolata</i>
<i>aulapalu</i> - <i>Aulacomnium palustre</i>	<i>pleuschr</i> - <i>Pleurozium schreberi</i>
<i>betooffi</i> - <i>Betonica officinalis</i>	<i>poaprate</i> - <i>Poa pratensis</i>
<i>bracysp.</i> - <i>Brachytecium sp.</i>	<i>poteerec</i> - <i>Potentilla erecta</i>
<i>brizmedi</i> - <i>Briza media</i>	<i>prunvulg</i> - <i>Prunella vulgaris</i>
<i>cirspalu</i> - <i>Cirsium palustre</i>	<i>pseudpur</i> - <i>Pseudoscleropodium purum</i>
<i>climdenr</i> - <i>Climacim dendroides</i>	<i>ranunemor</i> - <i>Ranunculus nemorosus</i>
<i>cxhartma</i> - <i>Carex hartmanii</i>	<i>ranuacer</i> - <i>Ranunculus acris</i>
<i>cxlepori</i> - <i>Carex leporina</i>	<i>ranuuri</i> - <i>Ranunculus auricomus</i>
<i>cxpalesc</i> - <i>Carex palescens</i>	<i>ranurepe</i> - <i>Ranunculus repens</i>
<i>cxpanice</i> - <i>Carex panicea</i>	<i>rhitsqua</i> - <i>Rhytidiadelphus squarrosus</i>
<i>cxpulica</i> - <i>Carex pulicaris</i>	<i>sangoffi</i> - <i>Sanguisorba officinalis</i>
<i>deschces</i> - <i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>selicarv</i> - <i>Selinum carvifolia</i>
<i>epicili</i> - <i>Epilobium adenocaulon</i>	<i>siegdeci</i> - <i>Dantonía decumbens</i>
<i>equipalu</i> - <i>Equisetum palustre</i>	<i>sphagsp</i> - <i>Sphagnum sp.</i>
<i>festovin</i> - <i>Festuca ovina</i>	<i>succprat</i> - <i>Succisa pratensis</i>
<i>festprat</i> - <i>Festuca pratensis</i>	<i>trifdubi</i> - <i>Trifolium dubium</i>
<i>festrubr</i> - <i>Festuca rubra</i>	<i>verocham</i> - <i>Veronica chamaedris</i>
<i>galibore</i> - <i>Galium boreale</i>	<i>vicitetr</i> - <i>Vicia tetrasperma</i>
<i>galipalu</i> - <i>Galium palustre</i>	<i>violpalu</i> - <i>Viola palustris</i>
<i>galiulig</i> - <i>Galium uliginosum</i>	
<i>holclana</i> - <i>Holcus lanatus</i>	
<i>junceffu</i> - <i>Juncus effusus</i>	
<i>lathprat</i> - <i>Lathyrus pratensis</i>	
<i>luzucamp</i> - <i>Luzula campestris</i>	
<i>lychflos</i> - <i>Lychnis flos-cuculi</i>	

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

Lokalita Milíkovice

Bylo provedeno několik analýz. Jejich výsledky jsou shrnuty v tabulce 2. Byl prokázán vliv velikosti čtverce na druhové složení (analýza č. 1) i rozdílné osídlování děr v průběhu času (analýza č. 2). Také vliv velikosti díry v průběhu času ukázal průkazné výsledky (analýza č. 3).

3.2. Teplota půdy

Lokalita Ohrazení

Přímé měření teploty povrchové vrstvy půdy ukázalo průkazné rozdíly mezi čtverci se zásahem a bez zásahu ($P < 0,01$), i mezi čtverci obou velikostí ($P < 0,01$), obr. 5 a 6.

Lokalita Milíkovice

Rozdíly mezi čtverci obou velikostí nebyly prokázány. Jak je však patrné i z obr. 7., jsou průkazné rozdíly mezi bloky. To signalizuje, že v jednotlivých blocích jsou různé vlhkostní poměry pravděpodobně související s jejich polohou vzhledem k rybníku Děkanec.

3.3. Vliv původní a okolní vegetace na druhové složení díry

Výpočet korelačního koeficientu neukázal průkazný vliv ani jednoho z druhů v rámečcích na uchycení semenáčů v díře. Rovněž vliv původní vegetace na druhové složení v díře nebyl pro žádný z testovaných druhů průkazný.

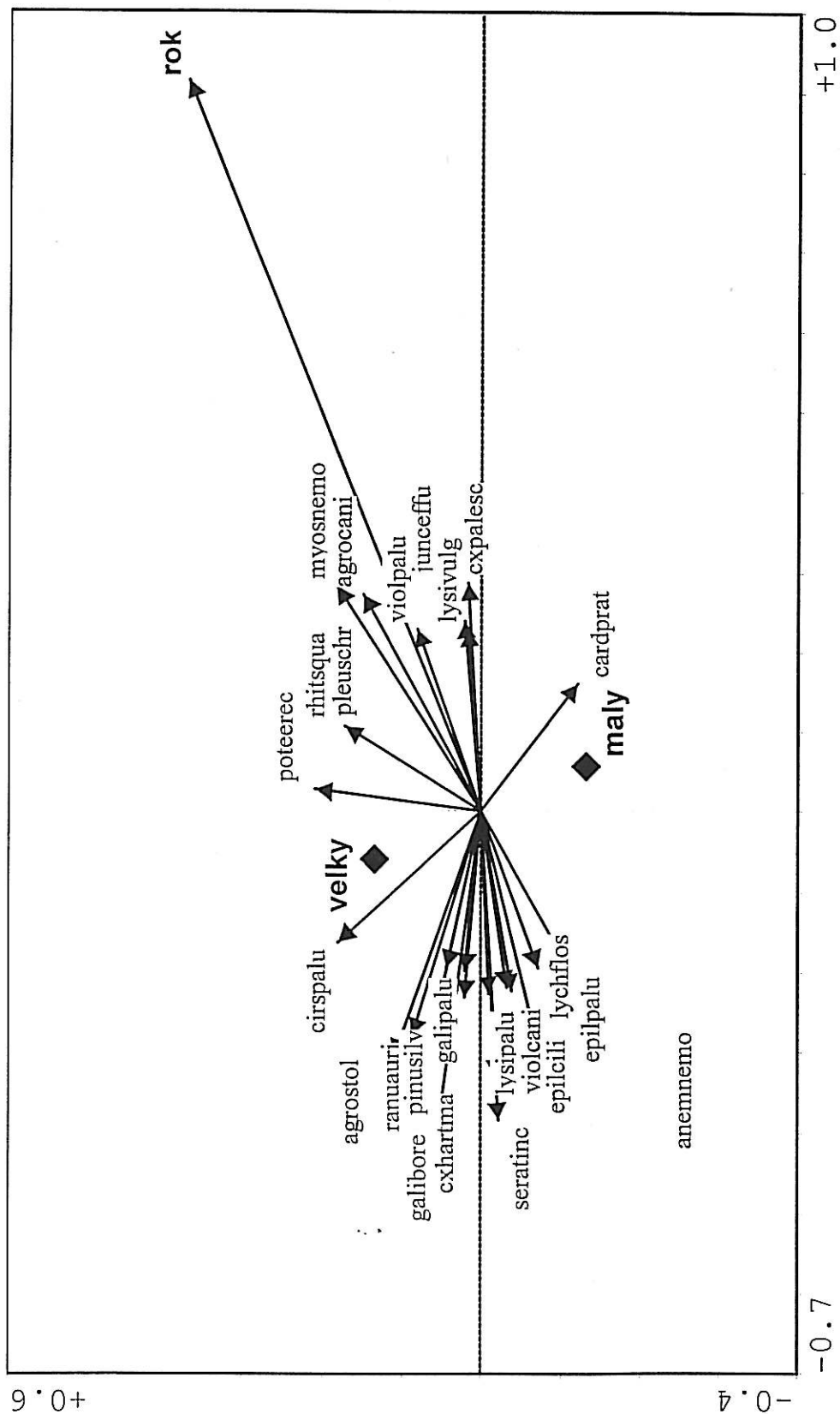
3.4. Přežívání semenáčů

Cirsium palustre - analýza ukázala průkazné rozdíly v přežívání semenáčů ($P < 0,05$). Zatímco přežívání v dírách 35 x 35 cm se s typem zásahu nelišilo, v dírách 15 x 15 cm byly markantní rozdíly mezi čtverci trhanými a rytými, obr. 8 a 12.

Myosotis nemorosa - analýza ukázala vyšší rozdíly v přežívání semenáčů ve velkých dírách (35x35 cm) se strženým drnem ve srovnání s dírami s odstraněnou nadzemní částí ($P < 0,001$), obr. 9 a 13.

Potentilla erecta - ve čtvercích obou velikostí a typů zásahů byly průkazné rozdíly v přežívání semenáčů ($P < 0,02$), obr. 10 a 14.

Ranunculus auricomus - pravděpodobně z důvodu nedostatečného počtu zaznamenaných semenáčů analýza neukázala průkazné rozdíly v přežívání ani ve velikosti, ani v typu zásahu, obr. 11 a 15.

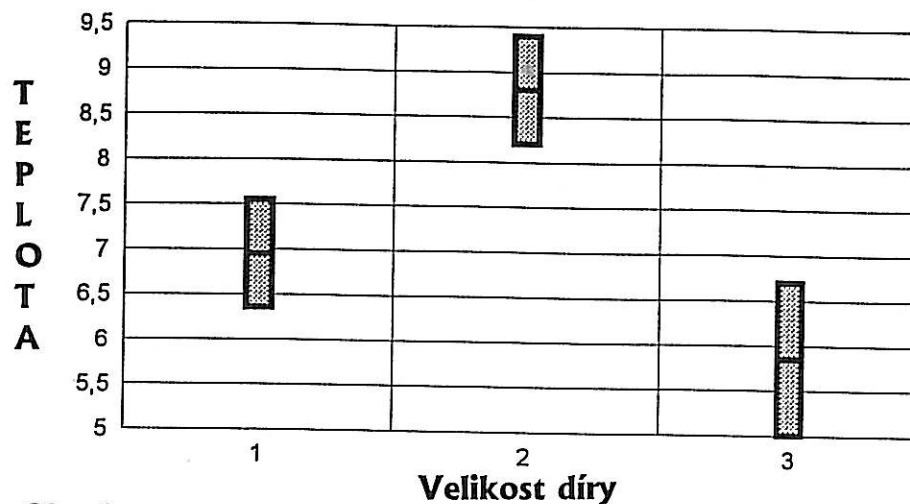


Obr. 5: Výsledky analýzy č. 4 na lokalitě Milíkovice. Centroidy **malý** a **velký** označují velikost díry.

Seznam zpracovávaných druhů lokality Milíkovice a jejich zkratk

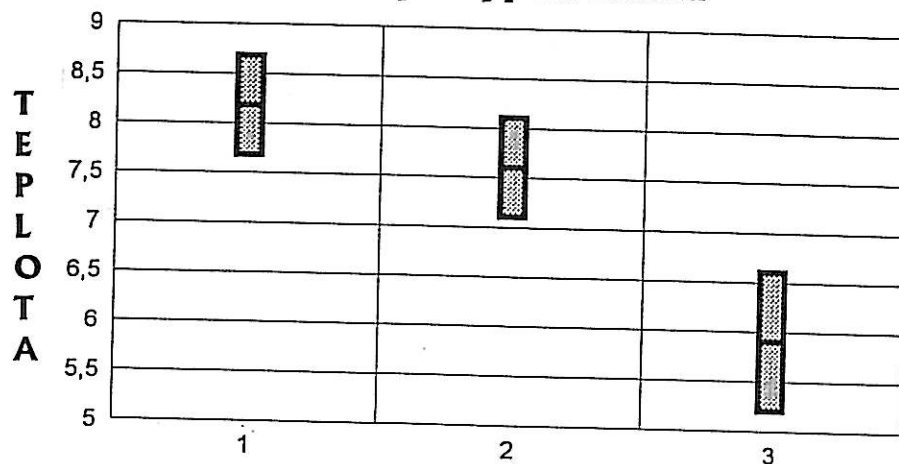
<i>achimile</i> - <i>Achillea millefolium</i>	<i>galipalu</i> - <i>Galium palustre</i>
<i>agrocani</i> - <i>Agrostis canina</i>	<i>galiulig</i> - <i>Galium uliginosum</i>
<i>agrostol</i> - <i>Agrostis stolonifera</i>	<i>holclana</i> - <i>Holcus lanatus</i>
<i>ajugrepe</i> - <i>Ajuga reptans</i>	<i>junccong</i> - <i>Juncus conglomeratus</i>
<i>anemnemo</i> - <i>Anemone nemorosa</i>	<i>junceffu</i> - <i>Juncus effusus</i>
<i>anthodor</i> - <i>Anthoxanthum odoratum</i>	<i>lathprat</i> - <i>Lathyrus pratensis</i>
<i>aulapalu</i> - <i>Aulacomnium palustre</i>	<i>lotucorn</i> - <i>Lotus corniculatus</i>
<i>betooffi</i> - <i>Betonica officinalis</i>	<i>luzucamp</i> - <i>Luzula campestris</i>
<i>brizmedi</i> - <i>Briza media</i>	<i>lychflos</i> - <i>Lychnis flos-cuculi</i>
<i>calaepig</i> - <i>Calamagrostis epigeios</i>	<i>lycoeuuro</i> - <i>Lycopus europeus</i>
<i>caluvulg</i> - <i>Calluna vulgaris</i>	<i>lysivulg</i> - <i>Lysimachia vulgaris</i>
<i>cardprat</i> - <i>Cardamine pratensis</i>	<i>mentarve</i> - <i>Mentha arvensis</i>
<i>carenigr</i> - <i>Carex nigra</i>	<i>molicaer</i> - <i>Molinia caerulea</i>
<i>carepani</i> - <i>Carex panicea</i>	<i>myospalu</i> - <i>Myosotis nemorosa</i>
<i>cerastsp</i> - <i>Cerastium sp.</i>	<i>nardstri</i> - <i>Nardus stricta</i>
<i>cirspalu</i> - <i>Cirsium palustre</i>	<i>pinusilv</i> - <i>Pinus sylvestris</i>
<i>climdend</i> - <i>Climacium dendroides</i>	<i>poaprate</i> - <i>Poa pratensis</i>
<i>comapalu</i> - <i>Comarum palustre</i>	<i>poteerec</i> - <i>Potentilla erecta</i>
<i>cxdavali</i> - <i>Carex davaliana</i>	<i>pseudpur</i> - <i>Pseudoscleropodium purum</i>
<i>cxhartma</i> - <i>Carex hartmanii</i>	<i>ranuacer</i> - <i>Ranunculus acris</i>
<i>cxpalesc</i> - <i>Carex palescens</i>	<i>ranuauri</i> - <i>Ranunculus auricomus</i>
<i>cxumbros</i> - <i>Carex umbrosa</i>	<i>ranunemo</i> - <i>Ranunculus nemorosus</i>
<i>dactmaja</i> - <i>Dactylorhiza majalis</i>	<i>rumeacet</i> - <i>Rumex acetosella</i>
<i>deschces</i> - <i>Deschampsia cespitosa</i>	<i>sangoffi</i> - <i>Sanguisorba officinalis</i>
<i>epicili</i> - <i>Epilobium adenocaulon</i>	<i>scorhumi</i> - <i>Scorzonera humilis</i>
<i>equifluv</i> - <i>Equisetum fluviatile</i>	<i>scutgale</i> - <i>Scutellaria galericulata</i>
<i>eryoangu</i> - <i>Eriophorum angustifolium</i>	<i>seratinc</i> - <i>Serratula tinctoria</i>
<i>festovin</i> - <i>Festuca ovina</i>	<i>sphagnum</i> - <i>Sphagnum sp.</i>
<i>festrubr</i> - <i>Festuca rubra</i>	<i>succprat</i> - <i>Succisa pratensis</i>
<i>galeetet</i> - <i>Galeopsis tetrahit</i>	<i>valedioi</i> - <i>Valeriana dioica</i>
<i>galibore</i> - <i>Galium boreale</i>	

**Teploty půdy v dírách
s různou velikostí
Lokalita Ohrazení, květen 1995**



Obr. 6 1 - 15 x 15 cm, 2 - 35 x 35 cm, 3 - kontrola

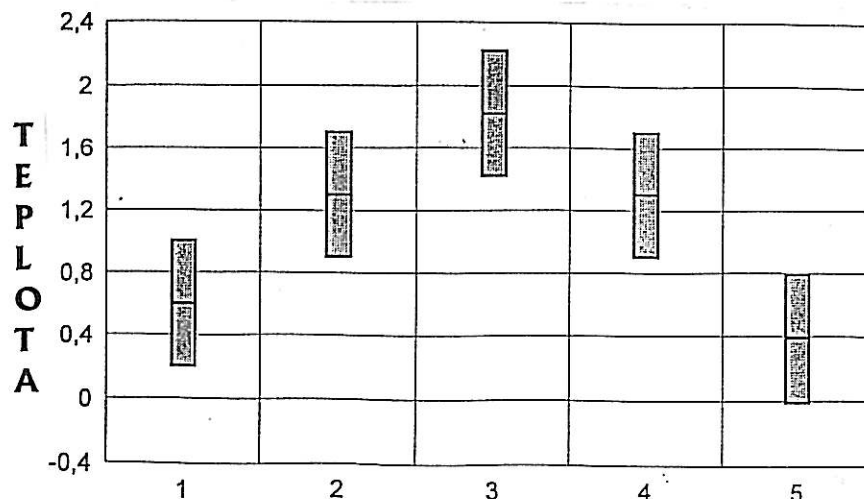
**Teploty půdy v dírách
s různým typem zásahu**



Obr. 7 Typ zásahu
1 - ryto, 2 - trháno, 3 - kontrola

**Teploty v dírách v různých
blocích**

Lokalita Milíkovice, březen 1995



Obr. 8

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

Rytý-malý	1. snímkování		2. snímkování		3. snímkování		
		nové	staré	nové	staré1	staré2	nové
<i>Cirsium palustre</i>		11	1	0	1	0	2
<i>Myosotis nemorosa</i>		2	2	1	1	0	0
<i>Potentilla erecta</i>		4	3	0	3	0	1
<i>Ranunculus auricomus</i>		2	0	0	0	0	0

Rytý-velký	1. snímkování		2. snímkování		3. snímkování		
		nové	staré	nové	staré1	staré2	nové
<i>Cirsium palustre</i>		17	8	15	7	5	6
<i>Myosotis nemorosa</i>		50	33	15	16	5	16
<i>Potentilla erecta</i>		6	2	11	1	4	9
<i>Ranunculus auricomus</i>		10	2	5	2	3	4

Trhaný-malý	1. snímkování		2. snímkování		3. snímkování		
		nové	staré	nové	staré1	staré2	nové
<i>Cirsium palustre</i>		4	2	2	2	2	3
<i>Myosotis nemorosa</i>		0	0	0	0	0	3
<i>Potentilla erecta</i>		2	0	0	0	0	3
<i>Ranunculus auricomus</i>		4	0	0	0	0	0

Trhaný-velký	1. snímkování		2. snímkování		3. snímkování		
		nové	staré	nové	staré1	staré2	nové
<i>Cirsium palustre</i>		18	8	8	6	0	10
<i>Myosotis nemorosa</i>		13	0	9	0	2	6
<i>Potentilla erecta</i>		15	1	3	1	2	14
<i>Ranunculus auricomus</i>		9	0	3	0	1	9

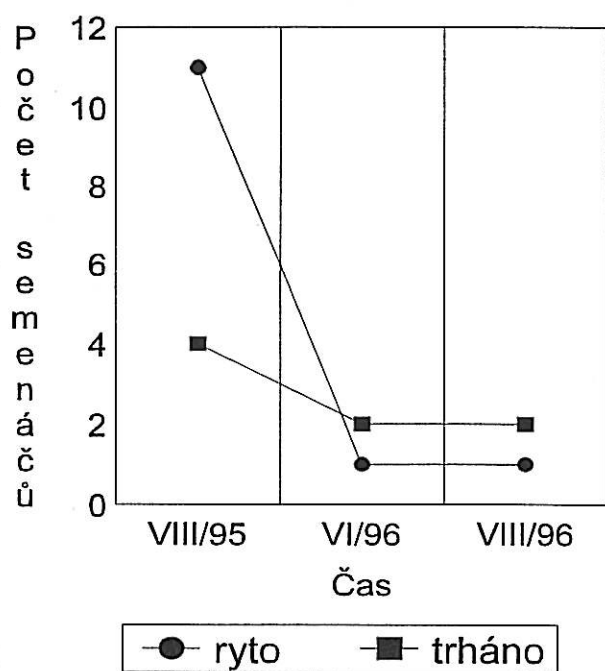
Tab. 3: Počty semenáčů na plochách dané velikost a typu zásahu. Semenáče označené jako staré byly na plochách zaznamenány již v předchozím snímkování. Ve třetím oddíle jsou rozlišeny semenáče evidované z 1. snímování (ozn. staré1) a ze 2. snímování (ozn. staré2).

Vliv stáří semenáče na schopnost přežití zimy (kontingenční tabulky)

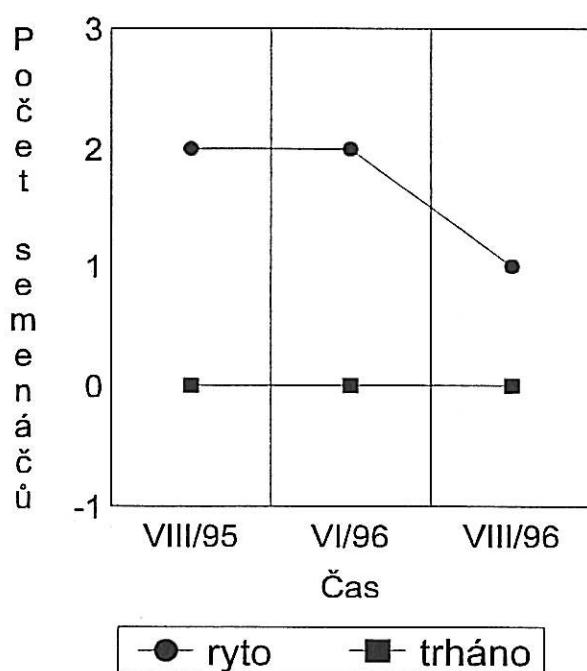
Následující výpočty měly ukázat, zda jsou při přežívání následující zimy zvýhodněny ty semenáče, které se objevily již v prvním snímkování.

Statisticky průkazné výsledky byly pouze u dvou testovaných druhů, *Cirsium palustre* (P=0.003) a *Potentilla erecta* (P=0.040).

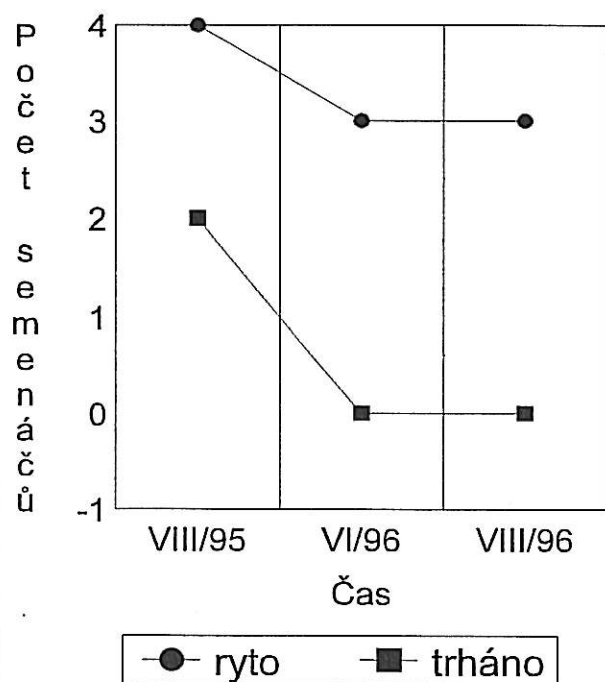
Cirsium palustre
VELIKOST: malý



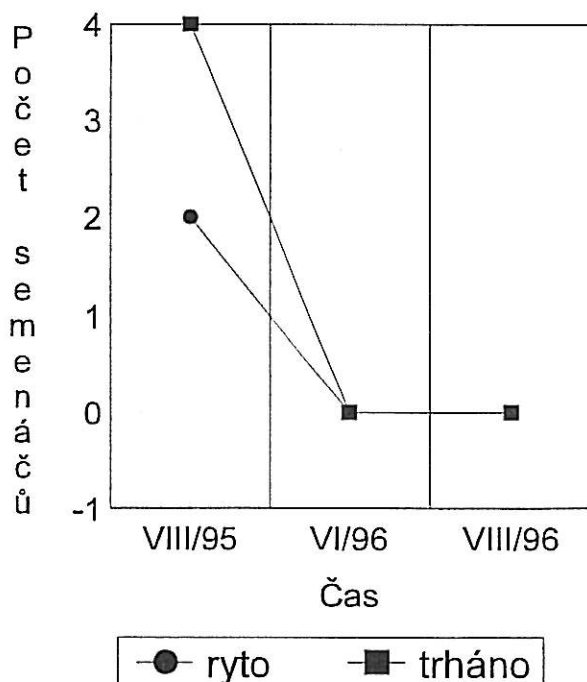
Myosotis nemorosa
VELIKOST: malý



Potentilla erecta
VELIKOST: malý



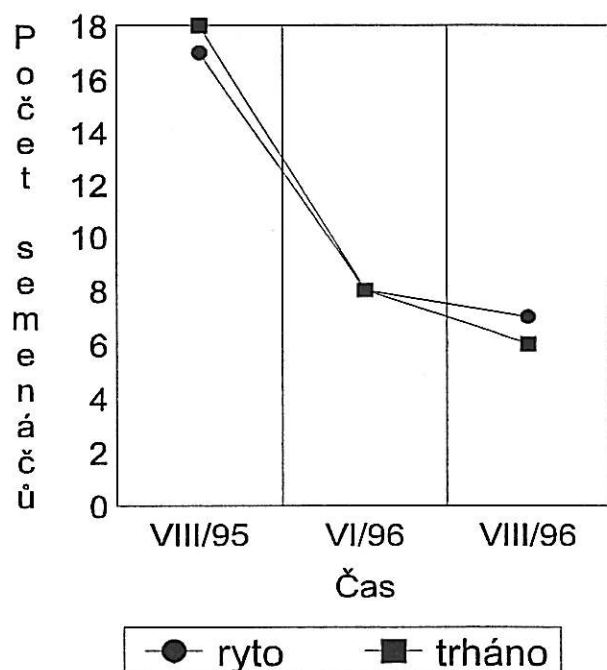
Ranunculus auricomus
VELIKOST: malý



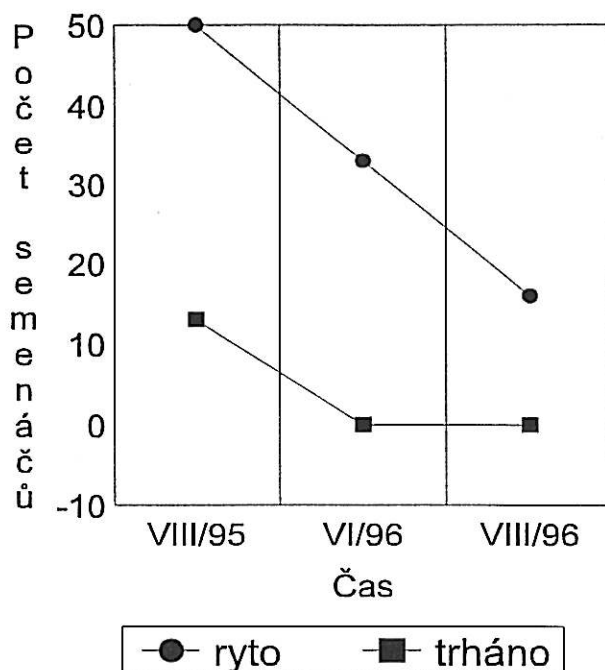
Obr. 9 - 12

Počty semenáčů ve čtvercích s daným typem velikosti a zásahu. (Zobrazeny pouze semenáče pocházející z 1. snímkování).

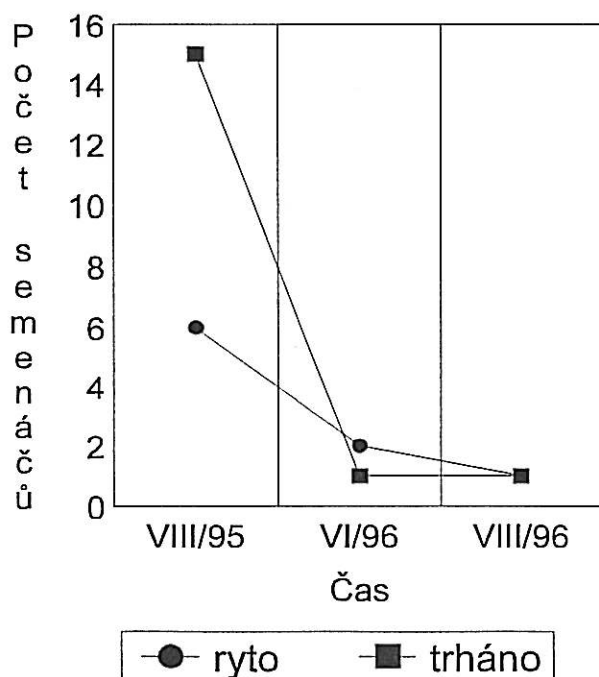
Cirsium palustre
VELIKOST: velký



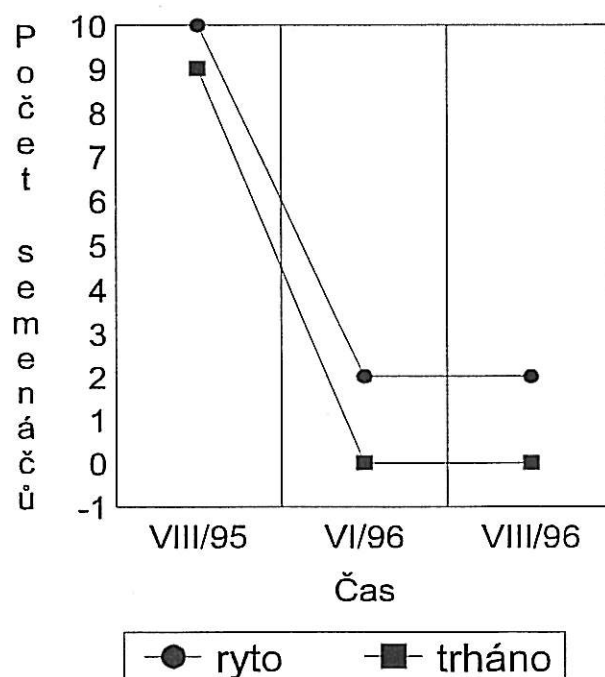
Myosotis nemorosa
VELIKOST: velký



Potentilla erecta
VELIKOST: velký



Ranunculus auricomus
VELIKOST: velký

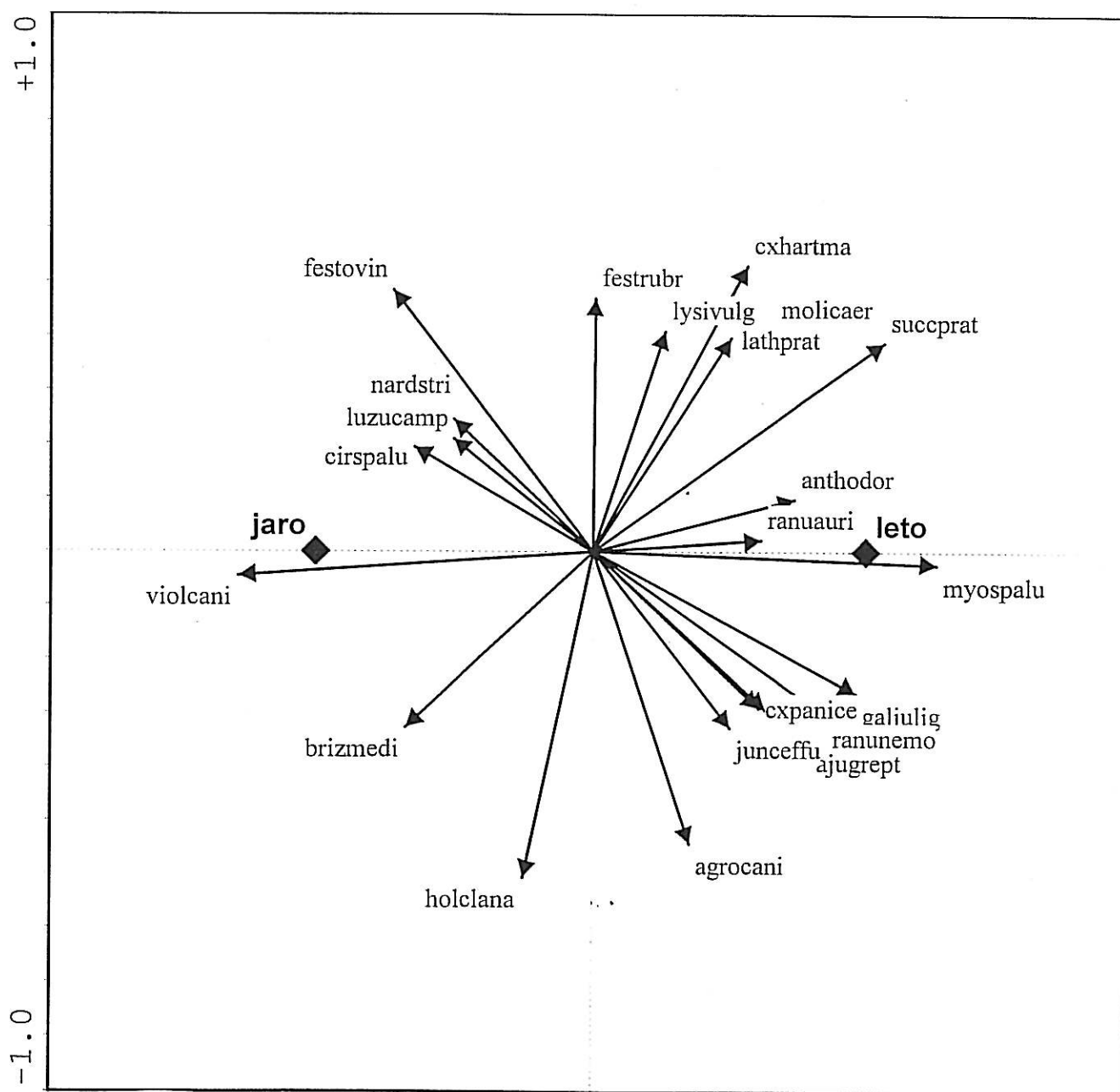


Obr. 13 - 16 Počty semenáčů ve čtvercích s daným typem velikosti a zásahu. (Zobrazeny pouze semenáče pocházející z 1. snímkování).

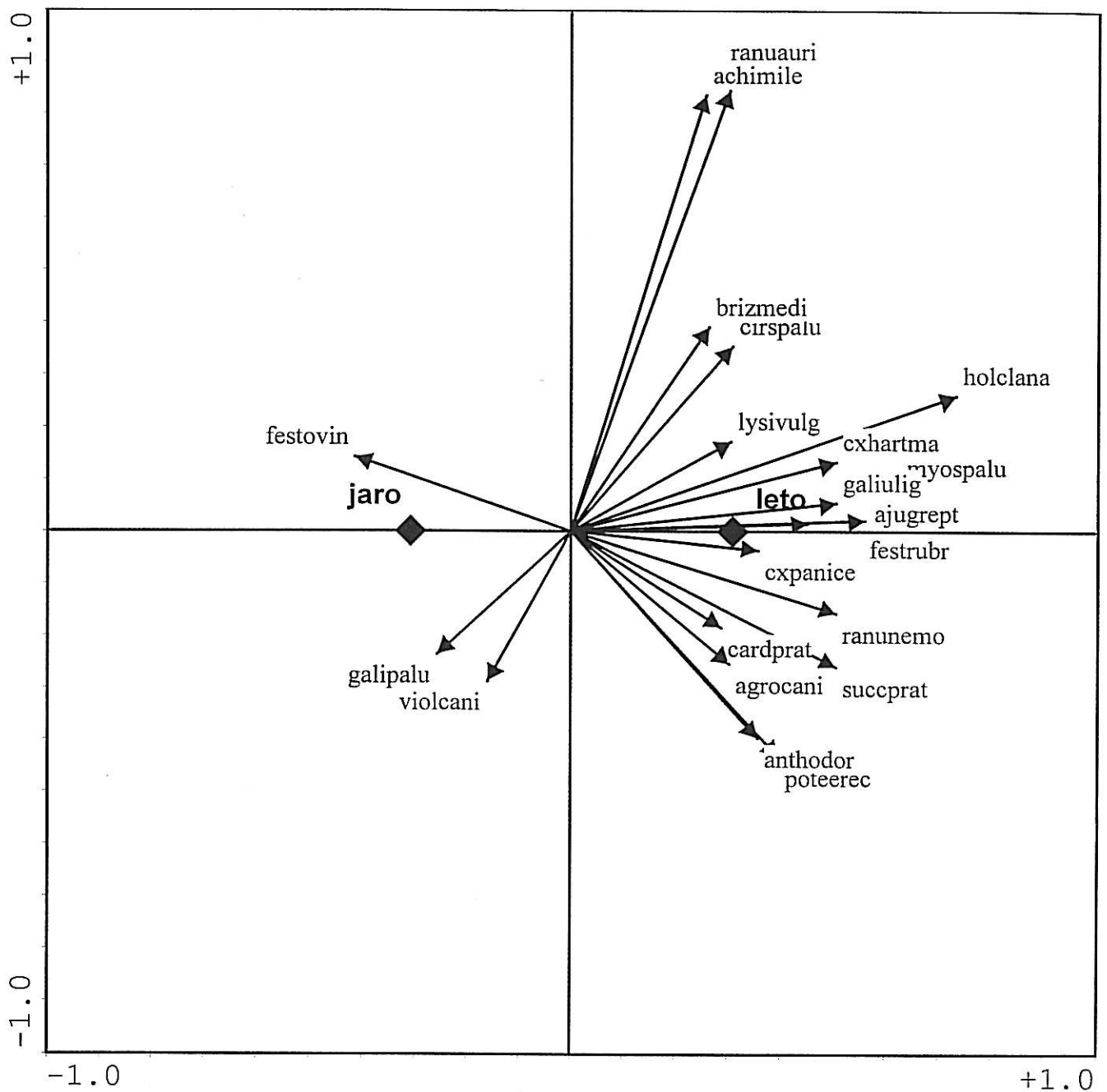
3.5. Laboratorní klíčení

RDA analýza ukázala průkazné rozdíly ve složení druhů (absolutním) jarního a letního vzorku v ($F=3,93$, $P<0,01$). Analýza testující rozdíly v relativním zastoupení druhů měla výsledky na hranici průkaznosti ($F=1,62$, $P=0,07$). Příčinou může být malé množství analyzovaných vzorků.

Na obr. 16 a 17 jsou graficky znázorněny výsledky obou analýz. Je vidět, které druhy klíčily převážně na jaře (např. *Festuca ovina*, *Briza media*, *Cirsium palustre*), a které převážně v létě (např. *Myosotis nemorosa*, *Galium uliginosum*, *Ajuga reptans*).



Obr. 17: Výsledky RDA analýzy (nestandardizovaná data) na lokalitě Ohrazení, pokusu s klíčením semenáčků z půdních vzorků v laboratorních podmínkách. Centroidy označují roční období, kdy byl vzorek odebrán.



Obr. 18: Výsledky RDA analýzy (standartizovaná data) na lokalitě Ohrazení, pokusu s klíčením semenáčů z půdních vzorků v laboratorních podmínkách. Centroidy označují roční období, kdy byl vzorek odebrán.

4. Diskuse

4.1. Druhové složení v dírách

Na důležitost vlivu velikosti díry na druhovou skladbu upozorňuje mnoho autorů. Shodují se v názoru že velikost díry diktuje fyzikální dosažitelnost zdrojů. Větší díry tvoří prostředí, kde extrémně fluktuují hladiny zdrojů (CONNAUGHAY & BAZZAZ, 1987). Velikost díry může rozhodovat o tom, jaké druhy se v ní uchytí (SILVERTOWN & LOVETT-DOUST, 1993) nebo zda uchycená rostlina vůbec dosáhne pohlavní zralosti (CONNAUGHAY & BAZZAZ, 1987). Za velmi důležitou je považována také interakce velikosti díry a intenzity disturbance (BURKE & GRIME, 1996, COFFIN & LAUENROTH, 1989).

V této práci byl prokázán vliv typu zásahu na druhové složení. Je však třeba vzít v úvahu, že v tomto pokusu se analyzovaly pouze disturbance umělé. Je známo, že o tom, jaké druhy se v díře uchytí, spolurozhoduje právě typ disturbance (COFFIN & LAUENROTH, 1989). Typ disturbance má vliv také na rychlost regenerace porostu. Zatímco narušení způsobené rytím zvířat regeneruje velmi rychle, o umělých disturbancech se soudí, že regenerace trvá delší dobu (SOUSA, 1984, COFFIN & LAUENROTH, 1989). Pokud při narušení dojde k odstranění drnu, mohou se odstranit také semena některých druhů (DIEMONT, 1990).

Lokalita Ohrazení

Z obr. 3 a 4 je vidět, které druhy se uchycují spíše v narušených čtvercích, a které druhy dávají přednost neporušeným plochám. Sledované druhy je možno rozdělit do několika skupin. Mezi druhy upřednostňujícími plochy se strženým drnem patřil např. *Agrostis canina*, *Juncus articulatus* a *Pinus sylvestris*.

Mezi druhy vyskytující se převážně v neporušené vegetaci byly např. *Nardus stricta*, *Deschampsia cespitosa*, *Lathyrus pratensis*, *Festuca ovina*, z mechů pak *Climacium dendroides* a *Aulacomnium palustre*, což vesměs odpovídá ekologickým charakteristikám těchto druhů v literatuře (GRIME et al., 1987).

Další skupinou druhů byly ty, které se vyskytovaly na plochách mírně disturbovaných (s odstraněnou nadzemní částí rostlin), jako např. *Ranunculus auricomus*, *Plantago lanceolata*, *Juncus effusus*, *Potentilla erecta*, *Cirsium palustre*. Oba posledně jmenované druhy jsou známy jako kolonizátoři děr, jednak z důvodu

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

lepších světelných podmínek nezbytných pro jejich vyklíčení, ale také z důvodů omezené kompetice v dírách (HILLIER, 1990).

Poslední důležitou skupinkou druhů byly ty, které se vyskytovaly v neporušených čtvercích, ale nevadily jim ani mírné disturbance. Sem patřily *Molinia caerulea*, druh spíše neporušené vegetace, který se na disturbovaných stanovištích se uchycuje jen zřídka. Důvodem je patrně minimální zásoba semen a to pouze ve svrchní vrstvě půdy (DIEMONT, 1990). Pro tento druh je typické spíše vegetativní šíření, které se může uplatnit v mírně disturbovaných plochách. Dále *Briza media*, *Festuca rubra* a *Holcus lanatus*. Zatímco o posledně jmenovaném druhu je známo, že drobné disturbance vítá, *Festuca rubra* a *Briza media* jsou považovány za typické představitele neporušené vegetace (HILLIER, 1990). Z mechů se k této skupině řadí *Pleurozium schreberi*.

Lokalita Milíkovice

Jak je patrné z obr. 5, některé druhy se uchycovaly spíše ve velkých čtvercích (*Cirsium palustre*), jiné ve čtvercích malých (*Cardamine pratensis*). Velmi patrný je na obrázku trend různého uchycování druhů v průběhu času. V počátečních stadiích pokusu se v dírách uchytily druhy jako např. *Epilobium ciliatum*, *Viola canina*, *Anemone nemorosa*, po čtyřech letech pokusu patřily mezi druhy nejčastěji zastoupené v dírách např. *Myosotis nemorosa*, *Juncus effusus*, *Viola palustris*. Tento posun druhového složení v čase je důkazem toho, že v dírách dochází k sukcesním změnám i v kratším časovém rozmezí, v případě tohoto pokusu čtyř let. V průběhu času by mělo docházet ke zmenšování rozdílů mezi dírami a neporušenou vegetací.

Pozn. V létě 1997 byly na obou lokalitách téměř všechny díry zatopené vodou, na dně byla vrstva tlejícího opadu a semenáče vesměs vymizely. Příčinou byla pravděpodobně neobvykle dlouhá zima 1996/97. Na jaře docházelo k pomalému odtávání sněhu a rostliny pod vodou a vrstvou opadu nebyly schopny vzejít. Negativní vliv opadu na uchycení semenáčů je z literatury již znám (FOSTER & GROSS, 1997, TILMAN, 1993). Rovněž o vyšší hladině vody na stanovišti se soudí, že může zlikvidovat některé právě se objevující druhy (THOMPSON, 1992).

V některých dírách se strženým dnem byly zaznamenány semenáče *Pinus sylvestris*. Nálezy dřevin v dírách obecně jsou pozorovány často. Mnoho autorů se

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

shoduje v názoru, že právě disturbance v lučních porostech jsou hlavním činitelem, který umožňuje invazi dřevin. Naproti tomu kompaktní porost šíření dřevin do luk inhibuje (BURKE & GRIME 1996, MAGEE & ANTOS 1992, GOLDBERG 1987, PRACH et al., 1996).

4.2. Teplota půdy

Byly zjištěny statisticky průkazné rozdíly v teplotách naměřených v dírách a mimo díry, viz obr. 5 a 6. To potvrzuje skutečnost, že v dírách jsou odlišné podmínky pro uchycení semenáčů, v porovnání s nenarušenou vegetací. Ryser uvádí, že v dírách se usazují druhy, které jsou více odolné vůči teplotním extrémům (RYSER, 1993).

4.3. Testování vlivu okolní a původní vegetace na druhové složení díry

V této práci nebyl prokázán vliv původní ani okolní vegetace na druhové složení v díře. Naproti tomu někteří autoři uvádí, že okolní vegetace vliv na skladbu druhů mít může. Přirozené uchycování semenáčů v dírách je podle nich ovlivňováno okolní vegetací v závislosti na velikosti disturbance. Dochází k zarůstání ze stran, které se v malých dírách projevuje pochopitelně výrazněji (COFFIN & LAUENROTH, 1989). V tomto pokusu tedy nebylo znamenáno vrůstání ze stran ve statisticky průkazné míře. Může to být důsledkem polohy konkrétní pokusné plochy vzhledem k rozmístění druhů, které mají tendenci vrůstat ze stran.

Dalším hlediskem je podle jiných autorů vliv okolní vegetace z hlediska šíření semen do vzniklé díry. Byla pozorována pozitivní korelace mezi druhy uchycenými v díře a druhy přítomnými v bezprostředním okolí (REDER & BUCK, 1990).

4.4. Přežívání semenáčů

Do výpočtů byly v některých případech zahrnuty jen velké díry, protože v dírách malých se uchytilo velmi malé množství semenáčů.

Cirsium palustre: U tohoto druhu se projevily rozdíly v přežívání v závislosti na velikosti čtverce. Ve velkých dírách přežívaly semenáče bez ohledu na typ zásahu poměrně dobře. V malých dírách se již odpověď na typ zásahu lišila. Většina semenáčů ve čtvercích se strženým drnem nepřežila první dva měsíce své existence, ve čtvercích s odstraněnou nadzemní částí biomasy přežívaly semenáče lépe. Výsledky celkově odpovídají poznatkům v literatuře. *Cirsium palustre* je považována

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

za rostlinu preferující disturbance, mající velkou zásobou semen v půdě (GRIME et al., 1987).

***Myosotis nemorosa*:** U tohoto druhu bylo pozorováno minimum semenáčů v malých dírách bez ohledu na typ zásahu. Naopak v dírách velkých se projevil obrovský rozdíl v přežívání v závislosti na typu zásahu. Zatímco ve čtvercích s odstraněnou nadzemní částí rostlin semenáče téměř nepřežívaly, ve čtvercích se strženým drnem byly podstatně úspěšnější. Z výsledků je zřejmé, že semenáče *Myosotis nemorosa* potřebují stanoviště s vysokou intenzitou disturbance a spíše většího plošného rozsahu.

***Potentilla erecta*:** Z výsledků je vidět, že tento druh nejlépe přežíval v malých čtvercích s odstraněným drnem. Jednou z možných příčin může být špatná odolnost semenáčů vůči suchu, které ve velkých dírách působí mnohem intenzivněji (GRIME, HODGSON, HUNT, 1987).

***Ranunculus auricomus*:** Celkově bylo v pokusu zaznamenáno velmi malé množství semenáčů, které neposkytly dostatek dat pro analýzy. Je možné, že tento druh není schopen přežívat v narušených plochách, kde je vystaven intenzivněji působícím klimatickým vlivům, ale příčin, zejména těch biotických, může být daleko více.

Testování vlivu stáří semenáče na přežití zimy

Průkazný vliv stáří semenáče na přežití zimy byl prokázán pouze pro dva testované druhy, *Potentilla erecta* a *Cirsium palustre*. Semenáče nejstarších kohort těchto druhů přežívaly lépe než semenáče mladší. Důvodem jejich lepší schopnosti přežít zimu může být větší velikost a tedy i odolnost vůči nepříznivým faktorům prostředí (SILVERTOWN & LOVETT-DOUST, 1993). Svoji roli zde hraje jistě i menší zranitelnost starších rostlin vůči kompetitorům (MORGAN, 1997)

4.5. Klíčení v laboratorních podmínkách

Jak je vidět z obr. 16 a 17, většina druhů klíčila v létě. Některé z druhů hojně se vyskytujících v půdních vzorcích přitom v nenarušené vegetaci nejsou vůbec a nebo jen ve velmi malém množství. Takto vyklíčené druhy pochází nejčastěji z trvalé semenné banky (MILBERG et al., 1994). Tento jev je popisován i v literatuře. Rozdíly ve složení druhů v semenné bance a stávající vegetaci mohou být zapříčiněny tím, že

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

množství semen některých druhů v semenné bance postupem času klesá s tím, jak se snižuje jejich klíčivost (RICE, 1989), zatímco jiné druhy jsou schopny vyklíčit i po delší době. Další příčinou je patrně to, že dominantní druhy trav se šíří převážně vegetativně a semena v semenné bance mají jen minimálně nebo vůbec (DIEMONT, 1990).

Shrnutí

Díry v porostu vytváří svou vzájemnou rozrůzněností širokou škálu podmínek pro vyklíčení a uchycení semenáčků. Jsou tedy významným faktorem podporujícím udržení druhové diversity (GRUBB, 1977). Nezbytným předpokladem pro udržení druhové diversity je dostatečná frekvence disturbance.

V této práci jsem prokázala, že na plochách s různou velikostí a různým typem zásahu se uchycovaly různé semenáče. Na uchycování a přežívání jedinců má vliv také teplota půdy a mnoho dalších faktorů.

Získané výsledky podporují teorii o významu regenerační niky pro udržení druhové diversity.

Poděkování

Na tomto místě bych chtěla poděkovat J.Š. Lepšovi za trpělivost a cenné rady, kterými mne zahrnoval po celou dobu vypracovávání tohoto dílka.

Děkuji také P. Šustrovi za pomoc při krocení PC a spoustě dalších lidí, kteří v počítačové místnosti ochotně poradili.

V poslední řadě děkuji svým rodičům za podporu během studia této školy

5. Literatura

- ANONYMUS, 1995. Statistica Volume III: StatSoft, Tulsa, OK.
- BURKE, M.J. & GRIME, J.P. 1996. An experimental study of plant community invasibility. *Ecology* 77: 776-790.
- COFFIN, D.P. & LAUENROTH, W.K. 1988. The effects of disturbance size and frequency on a shortgrass plant community. *Ecology* 69: 1609-1617.
- COFFIN, D.P. & LAUENROTH, W.K. 1989. Small scale disturbances and successional dynamics in a shortgrass plant community. Interactions of disturbance characteristics. *Phytologia* 67: 258-286.
- COLLINS, S.L. 1987. Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology* 63: 1243-1250.
- DIEMONT, W.H. 1990. Seedling emergence after sod cutting in grass heath. *Journal of Vegetation Science* 1: 129-132.
- FENNER, M. 1978. The comparison of the abilities of colonizers and closed-turf species to establish from seed in artificial swards. *Journal of Ecology* 66: 953-963.
- FOSTER, B.L. & GROSS, K.L. 1997. Partitioning the effects of plant biomass and litter on *Andropogon gerardi* in old-field vegetation. *Ecology* 78: 2091-2104.
- GOLDBERG, D.E. & GROSS, K.L. 1988. Disturbance regimes of midsuccessional old fields. *Ecology* 69: 1677-1688.
- GOLDBERG, D.E. 1987. Seedling colonization of experimental gaps in two old-field communities. *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 114: 139-148.
- GRIME, J.P., HODGSON, J.G., HUNT, R. 1987. Comparative plant ecology. Union Hyman Ltd., London.
- GRIME, J.P. 1973. Competition and diversity in herbaceous vegetation - a reply. *Nature* 244: 310-311.
- GRIME, J.P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American Naturalist* 982: 1169-1194.
- GRUBB, P.J. 1977. The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review* 52: 107-145.
- HILLIER, S.H. 1990. Gaps, seed bank and plant species diversity in calcareous grasslands. In: HILLIER, S.H., WALTON, D.W.H. & WELLS, D.A. (eds.)

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

- Calcareous grasslands - Ecology and management. pp 57-66, Bluntisham, Huntingdon.
- JONGMAN, R.H., TER BRAAK, C.J.F., VAN TONGEREN, O.F.R. 1987. Data analysis in community and landscape ecology. Pudoc, Wageningen.
- KIRKMAN, L.K. & SHARITZ, R.R. 1994. Vegetation disturbance and maintenance of diversity in intermittently flooded Carolina bays in South Carolina. *Ecological Applications* 4: 177-188.
- LEPŠ, J. & SPITZER, K. 1988. Bionomické strategie rostlin a živočichů. *Vesmír* 9: 523-526.
- LAWTON, J.H. & BROWN, V.K. 1993. Biodiversity and ecosystem function (eds) Schulze, E.D. & Mooney, H.A. Springer Berlin: pp 225-270.
- MAGEE, T.K. & ANTOS, J.A. 1992. Tree invasion into a mountain-top meadow in the Oregon Coast Range, USA. *Journal of Vegetation Sciences* 3: 485-494.
- MCCONNAUGHAY, K.D.M. & BAZZAZ, F.A. 1987. The relationship between gap size and performance of several colonizing annuals. *Ecology* 68: 411-416.
- MILBERG, P., HANSON, M.L., MARGARETA, P. 1994. Soil seed bank and species turnover in a limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 5: 35-42.
- MORGAN, J.W. 1997. The effect of grassland gap size on establishment, growth and flowering of the endangered *Rutidosia leptorrhynchoides* (Asteraceae). *Journal of Applied Ecology* 34: 566-576. E
- PRACH, K., LEPŠ, J. & MICHÁLEK, J. 1996. Establishment of *Picea abies* seedlings in a central European mountain grassland: an experimental study. *Journal of Vegetation Science* 5: 681-684.
- READER, R.J. & BUCK, J. 1990. Control of seedling density on disturbed ground: role of seedling establishment for some midsuccesional, old-fields species. *Canadian Journal of Botany* 69: 773-777.
- RICE, K.J. 1989. Impacts of seed banks on grassland. Community structure and population dynamics. In: LECK, M.A., PARKER, V.T. & SIMPSON, R.L. (eds.) *Ecology of soil seed bank*. pp 211-230. Academic Press, San Diego.
- RICHARDSON, D.M. & BOND, W.J. 1991. Determinants of plant distribution: Evidence from pine invasions. *American Naturalist* 137: 639-668.
- ROTHMALER, W. 1976. *Exkursionflora für die Gebiete der DDR und der BRD*. Volk und Wissen Volkseigener Verlag, Berlin.

Kolonizace umělých děr ve vybraných lučních porostech jižních Čech

- RUSCH, G. 1992. Spatial pattern of seedling recruitment at two different scales in a limestone grassland. *Oikos* 63: 139-146.
- RUSCH, G. & VAN DER MAAREL, E. 1991. Species turnover and seedling recruitment in a limestone grassland. *Oikos* 63: 139-146.
- RYSER, P. 1993. Influence of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science* 4: 195-202.
- RYSER, P. & GIGON, A. 1985. Influence of seed bank and small mammals on the floristic composition of limestone grassland (Mesobrometum) in Northern Switzerland. *Bericht Geobotanisches Institut Rübel Zürich* 52: 41-52.
- SHMIDA, A. & ELLNER, S. 1984. Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio* 58: 29-55.
- SILVERTOWN, J. & LOVETT-DOUST, J. 1993. Introduction to plant population biology. Blackwell, OXFORD.
- SOUSA, W.P. 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual Review of Ecology and Systems* 15: 353-391.
- SYROVÝ, S. 1958. Atlas podnebí Československé republiky. Ústřední správa Geodesie a Kartografie. Praha.
- ŠMILAUER, P. 1992. CANODRAW users guide v 3.0. Microcomputer Power, Ithaca, NY.
- TER BRAAK, C.J.F. 1990. CANOCO - a Fortran program for Canonical Community Ordination by partial detrended canonical correspondence analysis, principal components analysis and redundancy analysis, version 3.10. microcomputer Power, Ithaca, NY.
- THOMPSON, K. 1992. The functional ecology of seed banks. In: Fenner M. (eds.) *The ecology of regeneration in plant communities*: 231-258. CAB International, Oxon.
- TILMAN, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients: How important is colonization limitation? *Ecology* 74: 2179-2191.
- TILMAN, D. & DOWNING, J.A. 1994. Biodiversity and stability in grassland. *Nature* 367: 363-365.
- UMBANHOWAR, C.E. 1992. Abundance, vegetation, and environment of four patch types in a northern mixed prairie. *Canadian Journal of Botany* 70: 277-284.
- VAN DER MAAREL, E. 1993. Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability. *Journal of Vegetation Science* 4: 733-736.
- ZITTOVÁ, J., VAŇA, J., HERBEN, T. 1982. Mechorosty/Bryophytes. - In: Neuhauslová, Z., Kolbek, J. (eds.) *Seznam vyšších rostlin, mechorostů a lišejníků střední Evropy, užitých v bance geobotanických dat BÚ ČSAV*. pp 134-178, BÚ ČSAV, Průhonice.



Díra se strženým drnem.

Semenáče jsou označeny barevnými špendlíky.



Díra s odstraněnou nadzemní částí biomasy.



Díra se strženým drnem po čtyřech letech pokusu. Vrstva opadu byla za účelem zhotovení fotografie uměle odstraněna.