

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie

Studijní obor: Botanika



Bc. Petra Sejrková

Faktory ovlivňující populační dynamiku kriticky ohroženého druhu

Dianthus arenarius subsp. *bohemicus*

Factors affecting population dynamics of endangered plant species

Dianthus arenarius subsp. *bohemicus*

Diplomová práce

Vedoucí závěrečné práce: RNDr. Tomáš Dostálek, Ph.D.

Praha, 2017

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze dne: 14. srpna 2017

Poděkování:

Na tomto místě bych chtěla především poděkovat svému školiteli Tomáši Dostálkovi za veškerou pomoc, kterou mi poskytl během sběru a analýzy dat, včetně cenných rad poskytnutých při psaní této práce. Hlavně bych mu chtěla poděkovat za nekonečnou trpělivost a čas, který ochotně obětoval.

Dále bych chtěla poděkovat svým rodičům za psychickou i finanční podporu během celé doby studia. Své kamarádce Zuzce Vondrákové a také své sestře Terezce za pomoc se sběrem dat v terénu. Nakonec také Lukášovi za to, že mi byl po celou dobu velkou oporou.

Abstrakt:

Tato diplomová práce pojednává o kriticky ohroženém druhu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* z čeledi *Caryophyllaceae*. V současnosti se vyskytuje už jen na jediné přirozené lokalitě v Národní přírodní památce Kleneč. V důsledku změny využívání krajiny (zejména opuštění pastvy) došlo koncem 20. století k významnému zmenšení jeho populace a hrozil její úplný zánik. Pro druh byl proto zpracován záchranný program, v rámci kterého se na lokalitě provádí řada managementových zásahů. Nejvýznamnějším je pak stržení svrchního humusového horizontu, které má za cíl vytvořit volné plochy písku, které umožní vzcházení a růst nových rostlin *D. arenarius* subsp. *bohemicus*. Zároveň je studovaný druh napadán také herbivorním hmyzem a panují obavy, že by mohlo dojít k přemnožení herbivora v důsledku zvětšování populace. Cílem této práce je proto popsat populační dynamiku druhu, zhodnotit vliv prováděného managementu a zjistit, jak herbivorie ovlivňuje populační dynamiku zkoumaného druhu. Populační růstová rychlost se postupem času snižuje vlivem opětovného zarůstání lokality. I po osmi letech od stržení však populace stále ještě roste. Nejvíce ovlivňuje rychlost růstu populace změna v přežívání kvetoucích rostlin, které produkují další semena. Po stržení svrchního humusového horizontu se druh rychle šíří. Klíčivost, přežívání, ale hlavně růst semenáčků jsou na takové ploše výrazně vyšší než na plochách, které jsou strženy již delší dobu. Přestože je v tobolkách napadených herbivorem v průměru čtyřikrát méně semen než v tobolkách nenapadených, současná míra herbivorie semen se zatím nejeví jako zásadní problém pro populaci studovaného druhu. Výsledky této práce naznačují, že stržení svrchního humusového horizontu je vhodným managementem pro *D. arenarius* subsp. *bohemicus* jako náhrada za předchozí pastevní management. Simulace dalšího vývoje naznačují, že i po 20 letech od stržení svrchního humusového horizontu bude populace stále mírně růst. V populaci však budou přeživat většinou jen starší rostliny a vzcházení a růst nových rostlin bude omezeno na minimum. Populace také může být více ohrožena extrémními podmínkami prostředí (velké sucho apod.).

Klíčová slova: populační dynamika, životní cyklus, herbivorie, management, maticové modely

Abstract:

This diploma's thesis deals with critically endangered species *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* from family *Caryophyllaceae*. Its distribution range is now limited on its last natural locality in National natural monument Kleneč. As a result of the change in land use (especially the abandonment of grazing), there was a significant reduction in its population size at the end of the 20th century and it was close to extinction. That is why action plan for species conservation was approved, which included number of management interventions at the locality. The most important was the removal of the upper humus horizon, which aims to create free gaps in the sand that allow the emergence and growth of new plants of *D. arenarius* subsp. *bohemicus*. The study species is also attacked by herbivores and it was predicted that increasing population might be endangered with increased herbivore population. The aim of this thesis is therefore to describe the population dynamics of the species, to evaluate the effect of the management and to determine how the herbivory affects the population dynamics of the species. The population growth rate decreases over time with vegetation succession. Even eight years after removal the population is still growing. The population growth rate is most affected by change in survival of flowering plants that produce seeds. After the removal of the humus horizon, the species spreads rapidly. The germination, survival, and especially the growth of seedlings are significantly higher on such an area compared to areas where humus horizon has been removed long time ago. Although the number of seeds in capsules affected by herbivores is four times smaller compared to the unaffected capsules, the current rate of seed herbivory does not seem to be a major threat for the population persistence. The results of this thesis suggest that the removal of the upper humus horizon is an effective management for *D. arenarius* subsp. *bohemicus* as a replacement for past grazing management. Simulations of further development suggest that even after 20 years since the removal of the humus horizon, the population will still slightly grow. However, only older plants will survive in the population and the emergence and growth of new plants will be very limited. The population may also be more threatened by extreme environmental conditions (large droughts, etc.).

Key words: population dynamics, life cycle, herbivory, management, matrix modeling

Obsah

1. Úvod.....	9
2. Metodika	13
2.1 <i>Dianthus arenarius</i> subsp. <i>bohemicus</i> (hvozdík písečný český)	13
2.2 Studované území.....	14
2.3 Populační dynamika.....	15
2.3.1 Sběr dat	15
2.3.2 Analýza dat	17
2.4 Vliv sukcese na klíčení, přežívání a růst semenáčků	20
2.4.1 Sběr dat	20
2.4.2 Analýza dat	22
2.5 Vliv herbivorie na populační dynamiku	23
2.5.1 Entomologický průzkum v NPP Kleneč	23
2.5.2 <i>Hypera arator</i>	24
2.5.3 <i>Cnephasia longana</i>	24
2.5.4 Sběr dat	25
2.5.5 Analýza dat	26
3. Výsledky	28
3.1 Populační dynamika.....	28
3.1.1 Populační růstová rychlost.....	32
3.1.2 Stabilní velikostní složení	34
3.1.3 Elasticita.....	35
3.2 Vliv sukcese na klíčení, přežívání a růst semenáčků	36
3.3 Vliv herbivorie na populační dynamiku	41

4. Diskuze	47
4.1 Populační dynamika	47
4.2 Vliv sukcese na klíčení, přežívání a růst semenáčků	49
4.3 Vliv herbivorie na populační dynamiku	51
4.4 Ochranařská doporučení.....	52
5. Závěr	54
6. Seznam použité literatury	55
7. Seznam obrázků.....	62
8. Seznam tabulek.....	63
9. Seznam grafů	64
10. Přílohy.....	66

1. Úvod

V České republice se na červeném seznamu cévnatých rostlin vyskytuje 471 kriticky ohrožených druhů. To znamená, že přibližně 27% všech druhů cévnatých rostlin na našem území je prioritně chráněných (Grulich, 2012). Provádí se proto jejich monitoring a vznikají různé projekty a záchranné programy na jejich ochranu (web 1). Je totiž běžné, že u mnoha z těchto druhů nemáme dostatek informací k jejich efektivní ochraně. Abychom mohli rozhodnout, které druhy jsou prioritní a do kterých investovat prostředky na jejich ochranu, zajímá nás, u kterých vzácných druhů jsou za současných podmínek jejich populace stabilní, zvětšují se nebo naopak postupně spějí k extinkci (Schemske et al., 1994). Zajímají nás také příčiny ohrožení, zda je lze snadno odstranit a jaký na ně mají vliv faktory prostředí.

Zda je populace stabilní, roste nebo se zmenšuje, můžeme zjistit jednoduchým sčítáním jedinců v průběhu času. Často je však při studiu ohrožených druhů kladen důraz pouze na určité životní stádium, jako je například počet kvetoucích jedinců. Avšak pokud chceme zjistit, které fáze v životním cyklu jsou pro populaci klíčové, jaké faktory prostředí mají vliv na přežití populace a jak je možné je ovlivnit, je nutné studovat celý životní cyklus. Populace jsou totiž značně proměnlivé. Abychom této proměnlivosti mohli správně porozumět, je u druhu, který jsme se rozhodli přednostně chránit, důležité podrobně studovat jeho populační dynamiku a faktory, které ji ovlivňují. To můžeme využít k nalezení nejvhodnějších ochrannářských opatření (Sharitz & McCormick, 1973; Crone et al., 2013).

Populační dynamiku může ovlivnit řada různých faktorů prostředí nebo vztah k jiným organismům. Mezi faktory prostředí patří například klima, přičemž na populaci rostlin mohou mít vliv hlavně teplotní a srážkové extrémny (Boisvenue & Running, 2006; Knape & Valpine, 2010). Dále to mohou být náhodné disturbance, které způsobují snížení početnosti populace (Smith et al., 2005). Patří sem také kompetice mezi jedinci o různé zdroje jako je světlo, prostor nebo živiny obsažené v půdě (Hodge & Fitter, 2013). Působit na rostlinné populace mohou také herbivoři konzumací různých částí rostlin (Kolb, 2012). Důležitá může být také změna obhospodařování krajiny. Mnoho ohrožených druhů rostlin je dnes vázáno na otevřená stanoviště, která byla v krajině udržována určitým typem obhospodařování, například pastvou. Během let se ovšem obhospodařování krajiny změnilo. Následkem upuštění od pastvy některá dřívě

otevřená stanoviště postupně podléhají sukcesi a zarůstají dominantními druhy. To má vliv na růst, reprodukci a přežívání kompetičně slabších druhů. Jejich populace pomalu vymírají a snižuje se tak biodiverzita stanoviště (Pykälä et al., 2005; Enyedi et al., 2008). Proto se dnes používají různé managementové zásahy jako například kosení nebo obnovení pastvy, aby se opět vytvořily vhodné podmínky pro růst populací ohrožených druhů. Hlavním cílem ochrany takových druhů je zajištění jejich stabilních samostatně se reprodukcujících populací (Lyons et al., 2017). Při výběru vhodného managementu však musíme být velice opatrní. Musíme podrobně sledovat, jaký dopad má použitý management na populaci druhu, který jsme se rozhodli chránit. Nezáleží totiž pouze na typu managementu. Například nadměrná pastva kvetoucích rostlin může vést ke snížení produkce semen. Pokud by následkem bylo méně nových semenáčků, mohlo by tak dokonce dojít ke snížení velikosti populace. Proto je velice důležité plánovaný management dobře připravit a správně načasovat (Buhler & Schmid, 2001). Protože vypracovat plán s cílenými zásahy není jednoduché, je žádoucí provést podrobný demografický průzkum s ohledem na různé faktory prostředí, které daný management ovlivňuje. Tím, že zjistíme, která životní fáze je pro populaci nejvýznamnější, můžeme postupně najít nejvhodnější management pro lokalitu, kde se cílový druh vyskytuje (Kahmen et al., 2002; Paine & Ribic, 2002). Můžeme ale také zhodnotit vliv již prováděného managementu na populační dynamiku druhu. Rozhodnout, zda je prováděn ve vhodnou dobu, jak často je nutné ho opakovat a také jestli je prováděn ve správném rozsahu a intenzitě. Zvolený management může mít také vliv na ostatní organizmy, které ovlivňují cílový druh, jako jsou například herbivoři chráněného rostlinného druhu. Tím, že prováděným managementem posílíme populaci cílového druhu, můžeme zároveň posílit populaci herbivora, který je potravně vázán na druh, jež se snažíme chránit.

Rostlinné populace jsou napadány různými konzumenty, kteří mají velký potenciál zásadně ovlivňovat jejich početnost. Herbivorie může mít za následek redukci různých částí rostlin, a tak ovlivnit vegetativní růst nebo celkově snížit jejich konkurenční schopnost (Maron & Crone, 2006). Může ovlivnit také schopnost reprodukce a přežívání rostlin, protože často dochází k selektivní predaci reprodukčních tkání či semen. Herbivoři tak mohou ovlivnit kvetení, dormanci, zrání semen (jež může být díky herbivorii opožděné) nebo celkově snižovat produkci semen (Ehrlén, 2003). Herbivorie semenáčků může zpomalit jejich růst a tím snížit schopnost kompetice nebo může mít vliv na jejich mortalitu (Hulme, 1996).

Samozřejmě je rozdíl, zda herbivorie ovlivňuje pouze jedince nebo má skutečný vliv také na dlouhodobé přežívání celé populace. Jedna věc je ukázat, že má herbivorie silný negativní vliv na růst, rozmnožování a přežívání rostlin, ale většinou jsou tyto závěry vyvozovány na základě krátkodobých pozorování a říkají nám jen málo o tom, jak herbivorie ovlivňuje rostlinné populace v dlouhodobém měřítku (Crawley, 1989; Leimu & Lehtilä, 2006; Maron & Crone, 2006). Můžeme kvantifikovat, jak herbivorie ovlivňuje množství semen, semenáčků či dospělých rostlin. Ale i přes to, že vlivem predace může být ztráta značná, nelze z toho vyvozovat, jaký vliv mají tyto změny v jednom roce na dlouhodobou populační růstovou rychlost. Na populaci rostlin to může mít vliv totiž zcela zanedbatelný (Maron & Crone, 2006). A to proto, že není vždy zcela zřejmé, které změny se promítnou do dlouhodobého růstu populace a ovlivní populační velikost v delším časovém měřítku. Projevovat se totiž může jednak přímý vliv herbivorie, kdy záleží především na formě a intenzitě poškození, ale také různé nepřímé efekty, jako například změna stanovištních podmínek, heterogenita prostředí nebo hustota a velikost napadené populace (Biswas et al., 2015; Dechoum et al. 2015). Různé vlivy působící na populační dynamiku jsou obtížně hodnotitelné, protože jsou v přirozených podmínkách často propojené (Jacquemyn et al., 2012). Musíme také vědět, co je limitující faktor pro šíření rostliny, protože pokud pro rostlinu nejsou limitující například semena, pak hmyz, který snižuje produkci semen, nebude mít významný vliv na populační dynamiku rostliny (Crawley, 1989). Takže pokud chceme kvantitativně posoudit vliv herbivorie na populační dynamiku rostlin, je nutné shromáždit data o celém životním cyklu a určit klíčové faktory, které na každé stádium životního cyklu působí (Farrington et al., 2009).

Studium herbivorie v přirozených podmínkách má několik výhod. Můžeme přímo pozorovat růst rostlin pod vlivem herbivorie, průběh reprodukce, šíření semen a jejich klíčení a zjištěné informace budou relevantní pro celou populaci. Ale hlavně bude pozorování probíhat za těch podmínek prostředí, které jsou opravdu v populaci přítomné a které ovlivňují jak herbivory, tak rostlinné populace (Ehrlén, 2003).

Výše popisovanou problematiku jsem v rámci své diplomové práce sledovala u kriticky ohroženého druhu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*. Tento druh se přirozeně vyskytuje již jen na jediné lokalitě, kterou je Národní přírodní památka Kleneč. Je to jeden z prioritních druhů, na který byl vyhlášen záchranný program, proto jsou poznatky o jeho populační dynamice velice žádoucí. Na lokalitě dříve probíhala pastva, která udržovala plochu jako otevřené stanoviště. V důsledku absence pastvy

lokalita postupně zarůstala vegetací a populace studovaného druhu se pomalu zmenšovala. Proto se v rámci záchranného programu na lokalitě provádí řada managementových zásahů, přičemž nejvýznamnější je strhávání svrchního humusového horizontu. Protože se díky zmíněnému managementu *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* na lokalitě opět rychle šíří, mohlo by hrozit přemnožení herbivora, který je na tento druh potravně vázán. V této diplomové práci jsem se tedy zabývala nejen populační dynamikou studovaného druhu, ale zaměřila jsem se také na to, jaký vliv má na populační dynamiku druhu prováděný management (konkrétně strhávání svrchního humusového horizontu) a herbivorie semen. Stanovila jsem si proto následující cíle včetně dílčích otázek:

1) Popsat populační dynamiku druhu *D. arenarius* subsp. *bohemicus*

- Jaká je populační růstová rychlost populace v Národní přírodní památce Kleneč?
- Jaké jsou klíčové fáze životního cyklu, které nejvíce ovlivňují populační růstovou rychlost?
- Jak se předchozí vlastnosti populace mění v závislosti na době od provedení managementu (stržení svrchního humusového horizontu)?

2) Zjistit, jaký efekt má prováděný management na rané fáze životního cyklu sledovaného druhu

- Jak se liší klíčivost, růst a přežívání semenáčků na plochách s různou dobou od stržení svrchního humusového horizontu?
- Po jak dlouhé době je žádoucí opakovat stržení svrchního humusového horizontu?

3) Zjistit, jak ovlivňuje činnost herbivora populační dynamiku druhu *D. arenarius* subsp. *bohemicus*

- Jaký vliv má přítomnost herbivora na množství vyprodukovaných semen?
- Zvyšuje se napadení populace *D. arenarius* subsp. *bohemicus* s jeho zvětšující se populací?
- Jak přítomnost herbivora ovlivňuje populační růstovou rychlost *D. arenarius* subsp. *bohemicus* a jeho další přežívání na lokalitě?

2. Metodika

2.1 *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* (hvozdík písečný český)

Dianthus arenarius subsp. *bohemicus* patří do čeledi *Caryophyllaceae* (Kovanda, 1986). Jedná se o vytrvalou, trsnatou bylinu s plazivým větveným oddenkem. Lodyha dorůstá výšky průměrně 5 – 15 centimetrů. Květy jsou bílé, při bázi často zelené (Kovanda, 1990). Tobolky jsou podlouhlé, dva až tři centimetry dlouhé a obsahují průměrně 20 – 30 semen o velikosti zhruba 2.5 milimetru (Kuncová & Bělohoubek, 1996). Patří mezi hemikryptofyty, což jsou dvouleté až vytrvalé byliny s obnovovacími pupeny na nadzemních stoncích těsně při povrchu půdy. Vyskytuje se pouze na písčinách, na toto prostředí je adaptován hlavně dlouhým, silným primárním kořenem (Kubát et al., 2002). Semena se šíří převážně pasivním způsobem a to rozpadem suché tobolky. Schopnost šíření je proto poměrně omezená, navíc jsou semena celkem velká a těžká a nemají ani žádný létací mechanismus, uvolňují se hlavně při silnějším větru, a tak se většina semen nedostane do větší vzdálenosti od mateřské rostliny (Kuncová & Bělohoubek, 1996). Semena klíčí zhruba tři až čtyři týdny po vysemenění a první lístky se objevují již asi po devíti dnech (Bělohoubek, 2008). Rostlina vytváří v paždí listů nové růžice a vzniká tak celý trs, který se považuje za dospělého jedince, ten představuje geneticky identický klon (Bělohoubek, 2006). Rostlina může vykvést již v prvním roce života, ale není to příliš časté. Každá kvetoucí lodyha nese obvykle jeden až dva květy. V první polovině června kvete většina populace (Bělohoubek, 2008). Obecně však rostliny kvetou od června do srpna, některé až do září. To znamená, že jejich semena dozrávají a šíří se po dobu až několika měsíců (Kovanda, 1986). Květy jsou oboupohlavné, alogamní, převážně entomogamní. Jsou opylovány především blanokřídlým hmyzem, brouky ale také motýly (Bělohoubek, 2008). Po opylení se semeník přemění v tobolku, kde dozrávají semena. Tobolka se po dozrání semen otevírá na vrcholu čtyřmi chlopněmi a rozpadá se (Kuncová & Bělohoubek, 1996). Byly nalezeny také hybridy druhů *D. arenarius* subsp. *bohemicus* a *D. carthusianorum*. Jsou relativně vzácné, z větší části sterilní a pravděpodobně se dále nekříží. Jako nejdůležitější diskriminační znak těchto hybridů se ukázal tvar a barva korunních lístků (Kalůsková, 2012; Vítová et al., 2015). *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* se řadí mezi české neoendemy. Vyvinul se, jako většina endemických rostlin na území České republiky, až během čtvrtohor (Gerža, 2009). Podle zákona o

ochraně přírody a krajiny č 114/1992 Sb. byl vyhlášen za zvláště chráněný druh rostliny a zařazen do kategorie kriticky ohrožený. Do stejné kategorie spadá také v černém a červeném seznamu České republiky (Grulich, 2012). Pro *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* budu nadále používat český zkrácený název „hvozdík“.

2.2 Studované území

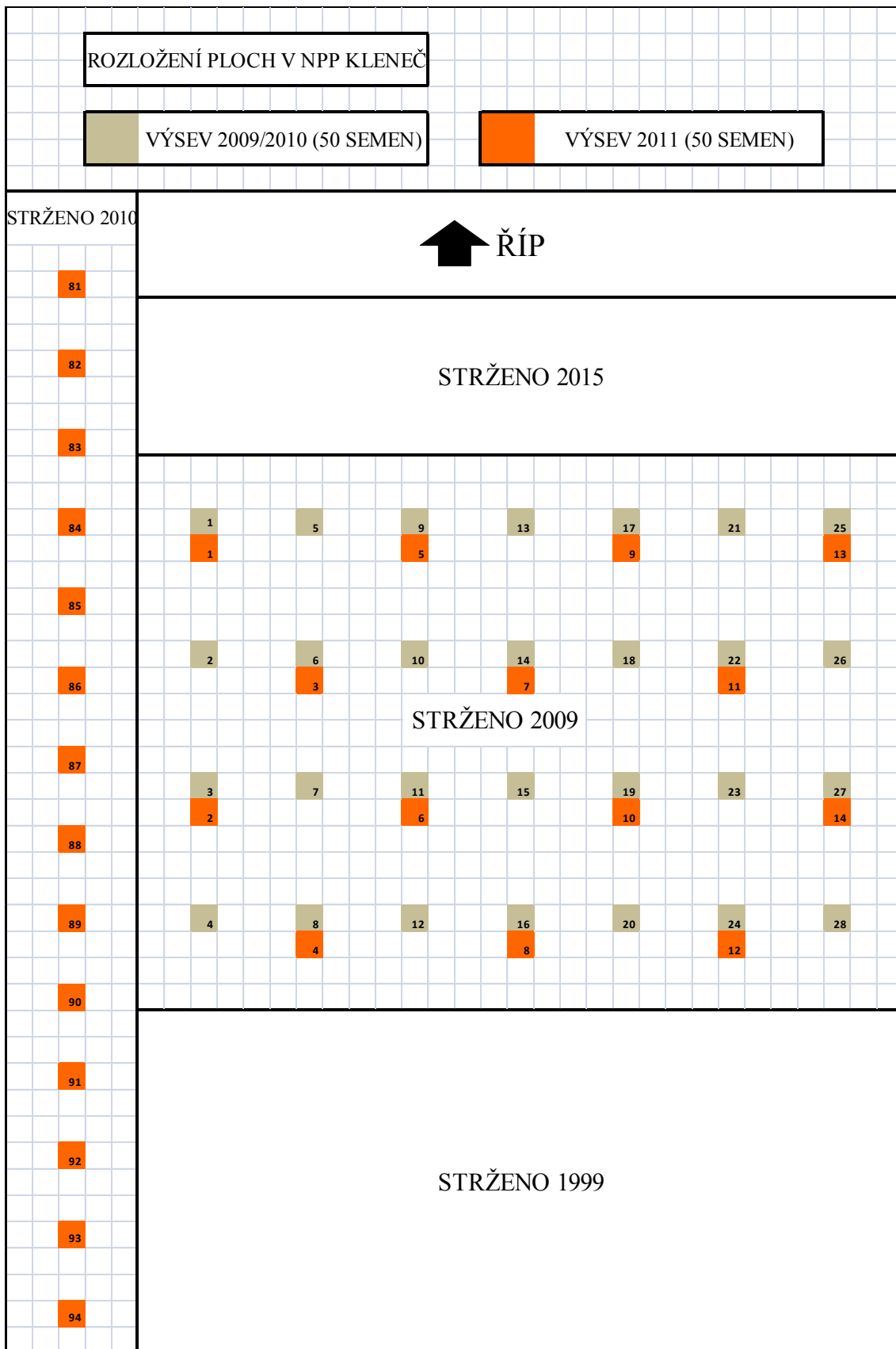
Hvozdík byl studován na území Národní přírodní památky Kleneč (dále jen NPP Kleneč) u obce Kleneč nedaleko Roudnice nad Labem, což je v současnosti jediná lokalita, kde se hvozdík přirozeně vyskytuje v rozvolněných trávnicích. Jedná se o jihozápadně orientovanou písčitou stráň. Podloží je zde tvořeno druhohorními sedimenty, které jsou překryty čtvrtohorními štěrkopískými řeky Labe (Bělohoubek, 2008). NPP Kleneč má rozlohu cca pět hektarů, leží zhruba v 200 až 220 metrech nadmořské výšky a je jedním z nejstarších chráněných území v Čechách. Chráněná státem je již od roku 1933, avšak údaje o této lokalitě je možné v odborné literatuře vysledovat zpětně až do roku 1852 (Kuncová & Bělohoubek, 1996). V současné době jsou na lokalitě NPP Kleneč prováděna managementová opatření v rámci záchranného programu pro hvozdík písčiny český, který byl schválen roku 2008 (web 1). Jednotlivá opatření probíhala již od roku 1987, kdy byl pozorován značný pokles početnosti populace v důsledku absence tradiční pastvy ovcí a koz. Docházelo tak k zarůstání lokality vegetací a chybělo narušování souvislého drnu. V NPP Kleneč proto přežívalo jen posledních cca 200 jedinců (Bělohoubek, 2008). To byl důvod, proč se začalo s výzkumem druhu a se záchranným pěstováním hvozdíku v umělých podmínkách (Klaudisová, 1987). Nejvýznamnějším zásahem v rámci péče o biotop bylo stržení svrchního humusového horizontu. V roce 1999 byl v NPP Kleneč stržen svrchní humusový horizont na ploše o rozloze 50 x 30 metrů. Hvozdík se začal na obnaženou písčinu rychle šířit. Proto se ke stejnému opatření přistoupilo i v rámci záchranného programu v roce 2009, kdy byl stržen svrchní humusový horizont na další části lokality na ploše o stejné rozloze. Další dvě části svrchního humusového horizontu byly strženy v roce 2010 o celkové rozloze 2500 m². Zatím poslední část svrchního humusového horizontu byla stržena v roce 2015. Mezi další každoroční managementová opatření na části lokality s nestrženým humusovým horizontem patří ruční seč prováděná v těsné blízkosti trsů hvozdíku, mechanické narušování mechového patra a odstraňování opadu

jehličí z borovic. Dále se každoročně likvidují konkurenční rostliny a to ručním vytrháváním invazních druhů rostlin nebo občasně použitím herbicidu. Mezi tato opatření patří také likvidace porostů náletových dřevin, zejména likvidace borovic, akátů a vytrhávání ostružiníků. Na růst a šíření hvozdíku na lokalitě má ovšem zásadní vliv strhávání svrchního humusového horizontu (web 1).

2.3 Populační dynamika

2.3.1 Sběr dat

Jedním z cílů záchranného programu je studium biologie a ekologie druhu a snaha zajistit vhodné podmínky pro jeho existenci. Proto byl založen pokus, jenž měl zjistit úspěšnost klíčení semen hvozdíku a úmrtnost již vyklíčených semenáčků. Na stržené části z roku 2009 bylo na začátku pokusu v témže roce vytyčeno 28 trvalých ploch o velikosti 0.5 x 0.5 metru s rozestupy mezi jednotlivými plochami tři metry. Do každé z těchto ploch bylo v říjnu 2009 a také v dubnu 2010 vyseto 25 semen hvozdíku, celkem tedy 1400 semen. Na části lokality stržené v roce 2009 bylo v březnu roku 2011 vytyčeno dalších 14 nových pokusných ploch a zároveň bylo vytyčeno 14 nových pokusných ploch na části lokality stržené v roce 2010. Celkem bylo do těchto nových 28 ploch vyseto opět 1400 semen, do každé plochy 50 semen. Hvozdík se celkem sleduje na 56 pokusných plochách, přičemž bylo do každé plochy vyseto vždy 50 semen. Každá trvalá plocha, byla v rozích označena čtyřmi barevnými značkami a kovovým štítkem s číslem plochy (Obrázek 1).



Obrázek 1: Plán ploch v NPP Kleneč. Plochy pro sledování populační dynamiky hvozdíku.

Mezi lety 2013 a 2017 jsem každý rok zaznamenávala demografická data populace hvozdíku. Na lokalitě NPP Kleneč jsem vždy začátkem června zapsala počty všech nově vyklíčených semenáčků, které jsem označila barevnými špendlíky a přiřadila jim souřadnice v rámci trvalé plochy. Nové semenáčky jsem zaznamenávala také v okolí trvalé plochy v rozsahu 1 x 1 metr. Pokaždé jsem zároveň měřila velikosti všech nových rostlin i rostlin označených při minulých odečtech, zapisovala jsem dva nejdelší rozměry na sebe kolmé (délku a šířku) každého trsu. Dále jsem rozlišila kvetoucí a nekvetoucí rostliny a zaznamenala počet všech kvetoucích lodyh. Během července jsem potom spočetla, kolik je na každém dřívě kvetoucím trsu vyvinutých a nevyvinutých tobolek. Vyvinuté tobolky se poznají na dotek, jsou tvrdé (plné semen), nevyvinuté jsou naopak měkké a neobsahují žádná semena. U každého trsu jsem náhodně vybrala dvě vyvinuté tobolky, spočetla jsem semena a určila průměrnou produkci semen na rostlinu. V tobolkách lze najít dva typy semen, hnědá a černá. V roce 2012 byl proveden pokus na porovnání klíčivosti těchto dvou typů semen. Hnědá semena mají podle pokusu nižší schopnost klíčení (26.8 %) než semena černá (68.0 %) (Dostálek, 2012). Průměrná produkce hnědých semen byla proto přepočítána koeficientem klíčivosti a sečtena s počtem černých semen. U každé tobolky jsem tedy dostala číslo udávající celkový počet semen v tobolce, z čehož jsem získala odhad celkové produkce semen pro jednu rostlinu. Veškerá semena, která jsem z lokality odebrala, jsem opět vrátila na plochu, z níž pocházela. Všechna demografická data jsou k dispozici již od roku 2010, přičemž v letech 2010 – 2012 data zaznamenávala Z. Špalová a T. Dostálek (Špalová, 2011; Dostálek, 2012). Od roku 2013 jsem ve sběru dat pokračovala a navázala tak na bakalářskou práci Zuzany Špalové, která pokus založila (Špalová, 2010).

2.3.2 Analýza dat

Životní cyklus hvozdíku byl pro analýzu dat rozdělen do pěti fází: semena, semenáčky, malé dospělé nekvetoucí rostliny, velké dospělé nekvetoucí rostliny a dospělé kvetoucí rostliny (Obrázek 2). Zkoumaný druh nemá semennou banku (všechna semena vyklíčila buď na podzim v roce výsevu, nebo v následujícím roce na jaře). Proto nejsou semena v následujících analýzách započtena jako samostatná fáze. Semenáčky byly definovány jako nově vyklíčené rostliny do velikosti 3 cm². Všechny semenáčky

jsou maximálně rok staré, vyklíčily ze semen hned na podzim nebo nejpozději na jaře před červnovým odečtem. Během jednoho roku semenáčky vyrostou do kategorie dospělých nekvetoucích nebo kvetoucích rostlin. Dospělé nekvetoucí rostliny byly rozděleny podle velikosti do dvou kategorií, přičemž každá obsahovala přibližně stejný počet jedinců. Malé dospělé nekvetoucí rostliny mají maximální velikost 5 cm². Velké dospělé nekvetoucí rostliny jsou větší než 5 cm². Malé nekvetoucí dospělé rostliny mají mnohem vyšší mortalitu než velké nekvetoucí rostliny (22.1 % a 9.7 %, $P < 0.001$). Za dospělé kvetoucí rostliny se považují všechny rostliny, které měly při sběru dat (na začátku června) alespoň jednu kvetoucí lodyhu. Některé rostliny sice kvetou ještě na podzim, ale během této doby již nestihne semeník dozrát a nedojde k vytvoření semen (Bělohoubek, 2008). Klíčivost semen v každém roce byla určena jako počet nových semenáčků vydělený počtem semen vyprodukovaných v daném roce. Jelikož v mnoha plochách, nevyklíčila žádná nebo jen velice málo semen, byla data o počtu nových semenáčků a produkci semen sloučena ze všech sledovaných ploch v daném roce.



Obrázek 2: Životní fáze hvozdíku. Zleva: semenáček; malá dospělá nekvetoucí rostlina; velká dospělá nekvetoucí rostlina; dospělá kvetoucí rostlina.

Z demografických dat jsem sestrojila populační přechodové matice (Caswell, 2001). Matice se používají při modelování populací, které jsou nějakým způsobem strukturované. U rostlin je to zpravidla podle velikosti nebo podle životních fází. Hlavní výhodou této metody je, že umožňuje propojit údaje o jednotlivých fázích v životním cyklu jedince, a tak detailně popsat dynamiku celé populace a predikovat další vývoj této populace (Herben & Münzbergová, 2002). Každý prvek matice určuje pravděpodobnost, s jakou jedinec v určité životní fázi v čase t přejde do jiné životní fáze v čase $t + 1$. Z matice můžeme spočítat populační růstovou rychlost, označovanou řeckým symbolem λ (lambda), a stabilní velikostní složení. Růst či pokles početnosti populace závisí na demografických parametrech, jako je natalita či mortalita. Ty určují,

zda početnost jedinců dlouhodobě klesá ($\lambda < 1$), roste ($\lambda > 1$) nebo zda je populace stabilní ($\lambda = 1$). Stabilní velikostní složení je struktura věkového rozložení, ke které populace v daných podmínkách dlouhodobě směřuje (Silvertown & Charlesworth, 2001). Můžeme také zjistit, jaký mají význam jednotlivé prvky matice (demografické parametry) pro růst populace. Analýzou senzitivity zjistíme, jak se změní rychlost růstu populace poté, co se trochu změní nějaký parametr v matici. A analýzou elasticity můžeme najít ten prvek matice, který má potencionálně největší vliv na růst celé populace. Malá relativní změna tohoto prvku matice má největší vliv na populaci ve srovnání s ostatními prvky matice (Caswell, 2001; Černá & Münzbergová, 2013). Každý odhad pravděpodobnosti přechodu a tím každý odhad rychlosti populačního růstu, elasticity a stabilního velikostního složení může být zatížen chybou z důvodu omezeného počtu zkoumaných jedinců. Pro odhad této chyby pro všechny populační parametry jsem spočítala 95 % intervaly spolehlivosti, které byly sestrojeny pomocí bootstrapů původních dat použitých pro odvození původní matice 1000 krát (Alvarez-Buylla & Slatkin, 1994; Caswell, 2001).

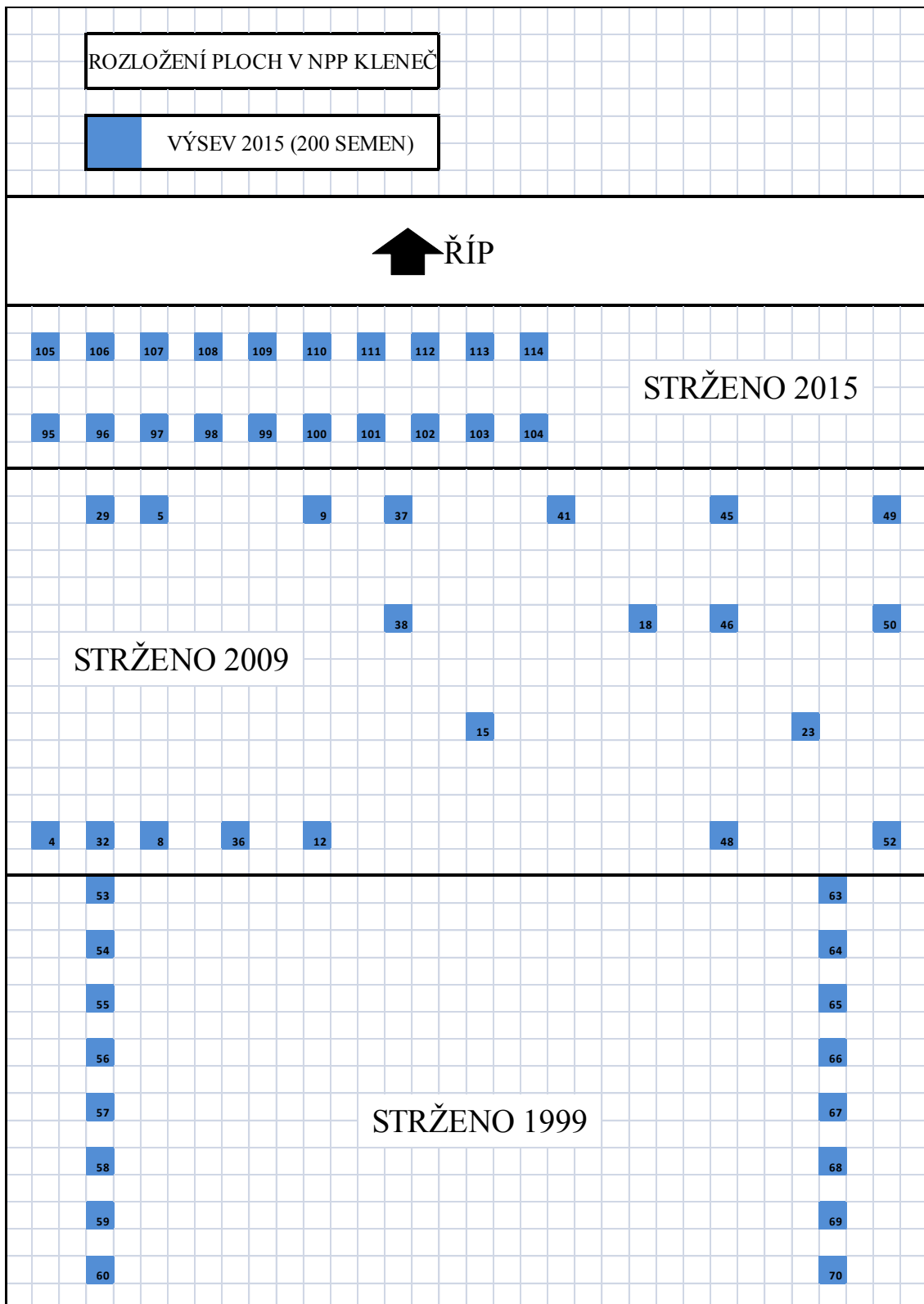
V této práci jsem sledovala, jak se mění populační růstová rychlost, elasticita a stabilní velikostní složení populace hvozdíku v NPP Kleneč na plochách, kde byl stržen svrchní humusový horizont v roce 2009, v závislosti na době od tohoto stržení a tím také v závislosti na pokračující sukcesi. Pro každý rok, jsem vytvořila jednu přechodovou matici, ze které jsem spočítala hodnoty populační růstové rychlosti, elasticit a stabilního velikostního složení. Spočítala jsem také 95 % intervaly spolehlivosti populačního růstu a elasticit pro každý přechodový interval. Pomocí těchto hodnot byl sledován populační růst zkoumaného druhu. Analýzy byly provedeny v programu MATLAB R12 6.0.0.88 (Gockenbach, 1999) pomocí skriptu vytvořeného pro potřeby předchozí studie (Münzbergová, 2005).

2.4 Vliv sukcese na klíčení, přežívání a růst semenáčků

2.4.1 Sběr dat

V rámci péče o hvozdík v NPP Kleneč se od roku 1999 přistupovalo ke strhávání svrchního humusového horizontu. V roce 2015 došlo zatím k poslednímu takovému stržení a díky tomu vznikly na lokalitě NPP Kleneč tři přibližně stejné plochy s různou dobou stržení. Naskytla se tak jedinečná příležitost porovnat různé demografické parametry na třech sukcesně odlišných plochách. Na plochách stržených v letech 1999, 2009 a 2015. Ve snaze zjistit, jaký má aplikovaný management (strhávání drnu) vliv na populační dynamiku hvozdíku, byl založen nový pokus, který měl ukázat, jaké jsou rozdíly v klíčení semenáčků, ve velikosti a růstu nových semenáčků a také v jejich přežívání z jara do následujícího jara na plochách s různou dobou stržení.

Na stržené části z roku 2015 bylo na podzim stejného roku vytyčeno 20 nových trvalých ploch o velikosti 0.5 x 0.5 metru. Na stržené části z roku 2009 bylo náhodně vybráno 20 ploch z původních 56 vytyčených ploch v roce 2009, které dosud neobsahovaly žádné rostliny hvozdíku. Na stržené části z roku 1999 bylo použito všech 16 ploch, které zde byly vytyčeny v roce 2010 pro sledování sukcese vegetace (Šímová, 2010), také se v nich nevyskytovaly žádné rostliny hvozdíku (Obrázek 3). Všechny plochy měly velikost 0.5 x 0.5 metru. Do každé plochy bylo na podzim roku 2015 vyseto 200 semen hvozdíku, celkem tedy 11 200 semen, která byla odebrána z lokality NPP Kleneč v témže roce z rostlin mimo sledované plochy. Každá trvalá plocha byla v rozích označena čtyřmi barevnými značkami a kovovým štítkem s číslem plochy. Na začátku června roku 2016 jsem na každé z těchto 56 ploch označila všechny nově vyklíčené semenáčky barevnými špendlíky a přiřadila jsem jim souřadnice v rámci trvalé plochy. Zaznamenala jsem také jejich velikost, zapisovala jsem dva nejdelší rozměry na sebe kolmé (délku a šířku) každého semenáčku. Na začátku následujícího června jsem poté zjistila, kolik semenáčků označených v červnu 2016 přežilo a zapsala jsem si velikost všech takovýchto rostlin. Z velikostí semenáčků v prvním a následně druhém roce jsem spočítala, jak semenáčky v jednotlivých plochách vyrostly. Růst semenáčků je určen jako násobek, tedy kolikrát se zvětšily od roku 2016 do roku 2017.



Obrázek 3: Plán ploch v NPP Kleneč. Plochy pro sledování vlivu sukcese na klíčení, přežívání a růst semenáčků na třech stržených částech (1999, 2009, 2015).

2.4.2 Analýza dat

Klíčivost semenáčků, jejich velikost, růst a přežívání jsem porovnávala vždy mezi plochami strženými v letech 1999, 2009 a 2015 a chtěla jsem zjistit, zda se mezi sebou liší. Nejprve jsem srovnávala klíčení nových semenáčků. Klíčivost byla testována pomocí zobecněného lineárního modelu (GLM), kdy každé semeno buď vyklíčilo, nebo nevyklíčilo. Dále jsem porovnávala, zda se mezi plochami liší velikost vyklíčených semenáčků. To bylo testováno pomocí zobecněného lineárního smíšeného modelu (GLMM). Stejně jako velikost jsem testovala, jestli se liší růst a přežívání semenáčků z jara do následujícího jara. Všechny popsané analýzy byly provedeny v programu R 3.2.2 (R Development Core Team, 2015) a hladina průkaznosti byla pro všechny testy stanovena jako $P \leq 0.05$. Pro analýzy klíčivosti a přežívání semenáčků bylo použito binomické rozdělení, pro velikost a růst semenáčků bylo použito gama rozdělení. Pro všechny testy byla použita doba stržení jako vysvětlující proměnná a pro všechny testy, kde byly použity GLMM, byla plocha použita jako náhodný faktor.

Dále mě zajímalo, jak se bude vyvíjet populační růstová rychlost po roce 2017 a zda díky postupující sukcesi začne populace postupně vymírat, aby se případně dalo stanovit, po jak dlouhé době je potřeba opět přistoupit ke stržení svrchního humusového horizontu na lokalitě. Předpokládala jsem, že na ploše stržené v roce 1999 už populace dále neroste a buď je stabilní, nebo počet rostlin dokonce mírně klesá. Dále jsem předpokládala, že za toto snížení populační růstové rychlosti jsou zodpovědné hlavně přechody klíčivosti, přežívání a růstu semenáčků, které na zarostlé ploše nemají prostor pro další rozvoj. Hodnoty klíčivosti semenáčků a hodnoty možných přechodů semenáčků do jiných fází v životním cyklu na ploše stržené v roce 1999 jsem použila pro doplnění časové řady na ploše stržené v roce 2009. Hodnoty klíčivosti, přežívání a růstu semenáčků z plochy stržené v roce 1999 jsem proto dosadila do přechodové matice získané z plochy stržené v roce 2009 v posledním roce sledování (2016/2017) Takto modifikovanou přechodovou matici jsem vytvořila také pro plochy stržené v roce 2009 a 2015, kam byla semena vyseta ve stejnou dobu za identických podmínek prostředí (zejména počasí), abych mohla porovnat populační růstové rychlosti mezi různě strženými plochami. Protože byly hodnoty klíčivosti velmi vysoké, patrně právě kvůli podmínkám prostředí, jež byly pro klíčení semenáčků ideální (teplé období s častými srážkami), a protože mezi plochami strženými v letech 1999, 2009 a 2015 byly v klíčení jen malé rozdíly (viz výsledky), vytvořila jsem navíc pro všechny tři

plochy modifikované matice tak, že jsem zachovala původní klíčení z přechodové matice z plochy stržené v roce 2009 z posledního roku sledování (2016/2017). Z každé nově vytvořené matice jsem spočítala hodnotu populační růstové rychlosti a také jsem spočítala 95 % interval spolehlivosti populačního růstu pro každý přechodový interval. Analýzy byly stejně jako v předchozím případě provedeny pomocí skriptu MATLAB (Münzbergová, 2005) a 95 % intervaly spolehlivosti byli sestrojeny pomocí bootstrapů původních dat použitých pro odvození původní matice 1000 krát (Alvarez-Buylla & Slatkin, 1994).

Nakonec jsem simulovala vývoj početnosti populace v NPP Kleneč v příštích 30 letech. Vytvořila jsem tři různé scénáře ukazující rozdíl vývoje populace podle různé četnosti stržení svrchního humusového horizontu. V prvním scénáři („nestrženo“) jsem použila modifikované matice z plochy stržené v roce 1999, jejichž stav je nejbližší nestržené ploše. Pro scénář „jednou strženo“, jsem použila přechodové matice (2011 – 2017) z plochy stržené v roce 2009, následně jsem opakovaně použila přechodovou matici 2016/2017 dokud byla časově blíže stržení 2009 a nakonec jsem opět použila modifikované matice z plochy stržené v roce 1999, která už více odpovídá stavu nestržené plochy. V posledním scénáři („strženo každých 15 let“) jsem použila matice stejně jako v předchozím případě („jednou strženo“) a po každých 15 letech jsem použila jako simulaci nového stržení modifikovanou matici z plochy stržené v roce 2015 následovanou stejnou sekvencí opět od začátku. Pro všechny scénáře jsem jako počáteční stav použila celkový počet rostlin v roce 2010 ze sledované plochy stržené v roce 2009. Podle těchto simulací jsem porovnávala vývoj početnosti populace až do roku 2047.

2.5 Vliv herbivorie na populační dynamiku

2.5.1 Entomologický průzkum v NPP Kleneč

V roce 2008 proběhl na lokalitě NPP Kleneč celkový entomologický průzkum v rámci záchranného programu pro hvozdík písečný český. Průzkum byl zaměřen na různé skupiny bezobratlých živočichů (střevlíkovité a nosatcovité brouky, pavoukovce, ploštice a blanokřídlý hmyz) s cílem zjistit, jaké druhy jsou na lokalitě přítomny a zda prováděný a plánovaný management (strhávání drnu, kosení a případně pastva) na

podporu hvozdíku nijak neohrožuje společenstva bezobratlých živočichů. Probíhal od května do srpna a během tohoto období se zjistilo, že je lokalita, na to jak je malá, druhově značně bohatá (Skuhrovec, 2008a). Průzkum se zaměřoval také na případné herbivory hvozdíku. Během průzkumu byl na lokalitě potvrzen výskyt druhu nosatce (*Hypera arator*), který se na hvozdíku živí. Navíc bylo zjištěno, že se na hvozdíku vyskytují také housenky obaleče, které se na rostlinách nacházely mnohem častěji než larvy nosatce (Skuhrovec, 2008b).

2.5.2 *Hypera arator*

V roce 2009 byl entomologický průzkum zopakován, probíhal od dubna do září, a jako fytofág ohroženého hvozdíku byl potvrzen druh *Hypera arator* (Skuhrovec, 2009). Během průzkumů bylo zjištěno, že vývoj tohoto druhu probíhá na několika rodech z čeledi *Caryophyllaceae*. Mezi ně patří také rod *Dianthus*. Ohrožený *Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* patří spolu s *Dianthus carthusianorum* mezi živné rostliny druhu *Hypera arator*, z nichž ani jeden není podle pokusu, který prováděl Skuhrovec v rámci průzkumu v roce 2008, preferován (Skuhrovec, 2008b). Vývoj tohoto nosatce může probíhat jak na povrchu tak také uvnitř květů. Neživí se však přímo semeny hvozdíků, ale larvy požírají pletiva, z nichž se pak mají semena vyvinout. Proto je komplikovanější zjistit, jaký vliv má tento herbivor na ohrožený hvozdík (Skuhrovec, 2008b). Protože se nosatec živí více rostlinami z čeledi *Caryophyllaceae* a všechny jsou tedy potencionálními živnými rostlinami, není žádoucí, aby došlo k jejich významnější redukci v rámci managementu na lokalitě. Navíc samice nosatce preferují spíše rozsáhlé porosty než jednotlivé rozptýlené rostliny. Závěr průzkumu tedy byl, že pokud nedojde k odstranění většího množství ostatních živných rostlin, není nosatec významným fytofágem pro hvozdík (Skuhrovec, 2008b; Skuhrovec, 2009).

2.5.3 *Cnephasia longana*

Protože byly během entomologického průzkumu v roce 2008 nalezeny na rostlinách hvozdíku zároveň housenky obaleče (Skuhrovec, 2008b), byl na lokalitě v roce 2009 proveden také lepidopterologický průzkum, během něhož byla zaznamenána řada motýlích druhů. Pouze u druhu *Cnephasia longana* byla potvrzena

potravní vazba na hvozdík (Heřman, 2009), což je stejný druh obaleče, který byl již dříve nalezen na rostlinách hvozdíku (Skuhrovec, 2008b). Průzkum probíhal od května do října a během prvních dvou měsíců byly ve velkém množství nalezeny housenky tohoto nočního motýla. Housenky se vyskytovaly endofágně uvnitř květů nebo méně často exofágně na květech a listech, což mělo zřejmě vliv na to, zda housenka zkonzumuje celý obsah semeníku nebo jen jeho část. Je také pravděpodobné, že po zkonzumování vnitřních pletiv květů se housenka posune na další. Napadeny byly čtyři z pěti trsů a postižených květů bylo od 10 do 50 procent. Mezi živné rostliny obaleče na lokalitě patří také *Dianthus carthusianorum* a *Hieracium pilosella*. Při managementových zásazích na lokalitě tedy může docházet k zužování jejich populací a je možný zvýšený tlak na ohrožený hvozdík písečný český.

2.5.4 Sběr dat

Průzkumy zabývající se herbivorním hmyzem v NPP Kleneč ukázaly, že i když patří hvozdík mezi živné rostliny druhu *Hypera arator*, hlavním herbivorem napadajícím hvozdík je obaleč *Cnephasia longana*. Podle Heřmana ale nelze dopad na hvozdík komplexně vyhodnotit na základě jednosezónní studie (Heřman, 2009). Proto jsem v červnu roku 2014 založila pokus, který měl zjistit, jak ovlivňuje přítomnost obaleče počet vyprodukovaných semen. Vybrala jsem pět ploch, kde roste hvozdík v největším množství. V každé z těchto pěti ploch jsem upevnila 25 pytlíčků tak, že jsem vždy na jednu tobolku nasadila jeden pytlíček, který jsem přivázala k lodyze pod tobolkou (Obrázek 4). Celkem jsem tak ošetřila 125 tobolek. Vybírala jsem ještě nezralé, zavřené tobolky těsně po odkvětu. Takové, na nichž ještě nebyla okrouhlá dírka, která značí, že obaleč se už prokousal z tobolky ven. Předpokládala jsem, že obaleč již v některých tobolkách je, ale housenky se dostanou ven až později. Po měsíci jsem všechny pytlíčky sundala. Zjistila jsem, zda byly tobolky napadené, což se pozná podle okrouhlé dírky, která je velká 1 – 2 milimetry (Obrázek 4). Potom jsem spočítala semena v každé tobolce. Tento pokus nepřinesl uspokojivé výsledky, protože se podařilo sebrat pouze 8 napadených tobolek, které neobsahovaly žádná semena. Pro malé množství dat tak nebylo možné vyhodnotit vliv herbivora na počet semen. Následující rok jsem proto pokus provedla jinak.

V červenci v roce 2015 bylo na lokalitě Kleneč náhodně odebráno 264 vyvinutých tobolek tak, aby byly rovnoměrně zastoupeny napadené a nenapadené. Každá tobolka byla rozebrána a byl spočítán počet semen.



Obrázek 4: Napadená tobolka s okrouhlou dírkou (vlevo). Tobolky s připevněnými pytlíčky (vpravo).

Dále jsem sledovala, jaké je množství napadených tobolek v každém roce. Protože se populace hvozdíku každoročně zvětšuje, mohlo by zároveň dojít ke zvýšení početnosti populace herbivora. Proto mě zajímalo, jak se vyvíjí proporce napadených tobolek v rámci jednotlivých trsů v jednotlivých letech. Mezi roky 2011 a 2017 jsem proto zjišťovala, jaké procento tobolek je napadeno herbivorem. Během července jsem spočetla, kolik je na každém dřívě kvetoucím trsu napadených a nenapadených tobolek. Procento napadení tobolek jsem spočetla pro jednotlivé trsy jako počet napadených tobolek dělený celkovým počtem všech vyvinutých tobolek v daném trsu. Pro každý rok jsem tak získala hodnotu procentuálního napadení všech sledovaných trsů na lokalitě.

2.5.5 Analýza dat

Nejprve jsem porovnávala, jak se liší počet semen v napadených a nenapadených tobolkách analýzou variance (ANOVA). Podle údajů z demografických dat jsem také zjišťovala, jaké se liší procento napadených tobolek v jednotlivých trsech s postupující dobou od stržení. To bylo testováno pomocí zobecněného lineárního smíšeného modelu (GLMM) s binomickým rozdělením, kde byly použity kódy ploch a jednotlivých rostlin jako náhodné faktory. Rok byl testován jako nespojitá proměnná a pomocí párového srovnání byly určeny rozdíly mezi jednotlivými lety. Údaje o procentuálním napadení tobolek herbivorem mám k dispozici od roku 2011. Data byla

analyzována v programu R 3.2.2 (R Development Core Team, 2015) a hladina průkaznosti byla pro všechny testy stanovena jako $P \leq 0.05$.

Vzhledem k předpokládanému růstu populace herbivora mě především zajímalo, jak může vzrůstající herbivorie ovlivňovat růst populace hvozdíku v NPP Kleneč. Vytvořila jsem proto několik scénářů, které se liší podle určitého stupně napadení herbivorem. První scénář označený jako „nenapadené“, počítá s takovými hodnotami, jako kdyby nebyly žádné tobolky na lokalitě napadené herbivorem. Druhý scénář označený jako „úplně napadené“, naopak počítá s tím, že úplně všechny tobolky jsou napadeny herbivorem. V posledním případě, který označuji jako „bez semen“ počítám s katastrofickým scénářem, kdy všechny tobolky byly napadeny herbivorem a zároveň herbivor zvýšil svou efektivitu a zkonsumoval všechna semena v každé tobolce.

Pro každý rok a stupeň napadení jsem opět vytvořila jednu přechodovou matici, z které jsem spočítala hodnotu populační růstové rychlosti a také jsem spočítala 95 % interval spolehlivosti populačního růstu pro každý přechodový interval. Analýzy byly opět provedeny pomocí skriptu MATLAB (Münzbergová, 2005) a 95 % intervaly spolehlivosti byli sestrojeny pomocí bootstrapů původních dat použitých pro odvození původní matice 1000 krát (Alvarez-Buylla & Slatkin, 1994). Výslednou populační růstovou rychlost jednotlivých scénářů jsem porovnávala se skutečnými hodnotami napadení v daném roce.

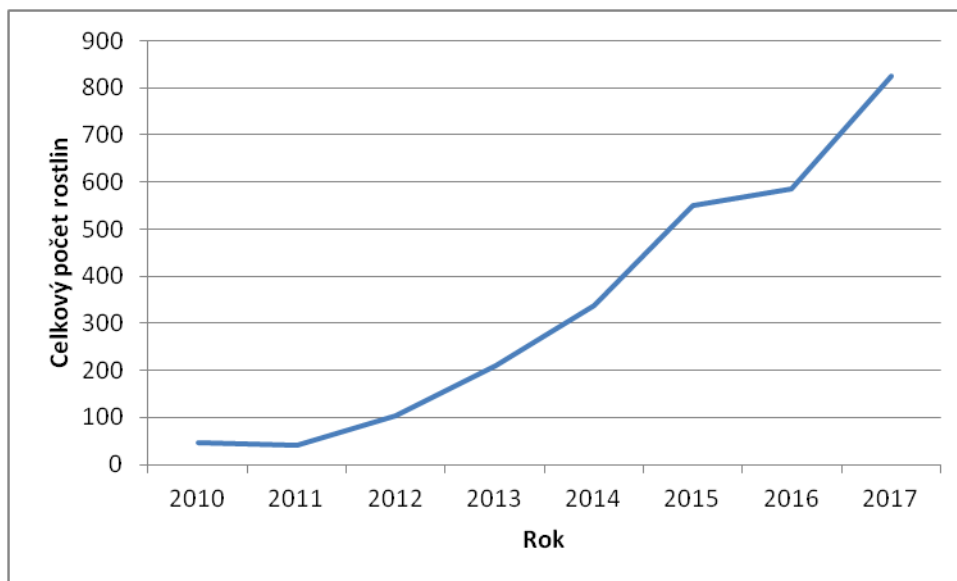
3. Výsledky

3.1 Populační dynamika

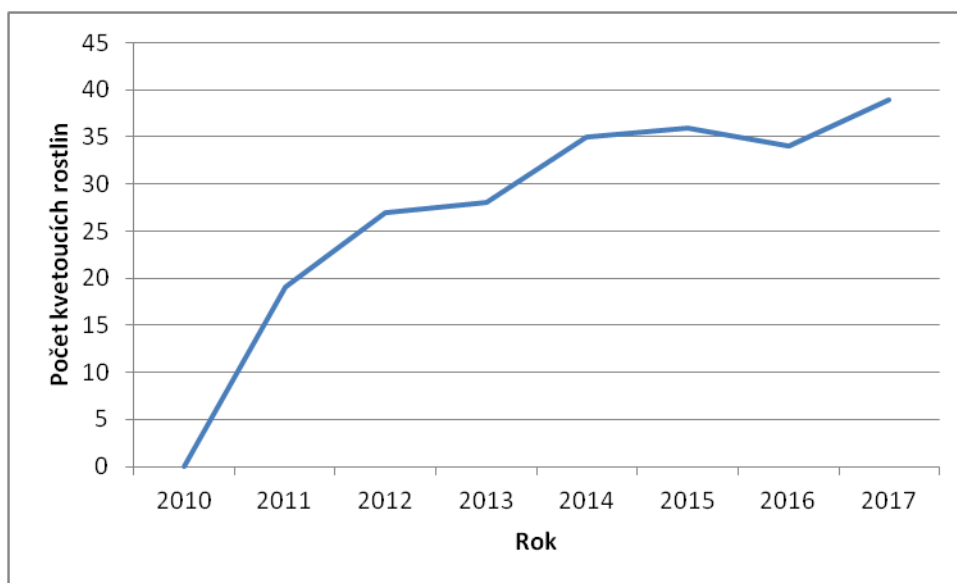
Z 56 trvalých ploch, do nichž byla vyseta semena, se rostliny hvozdíku uchytily v 22 plochách. Na začátku sledování, v roce 2010, čítala populace hvozdíku pouhých 47 jedinců, navíc mezi sledovanými jedinci nebyla žádná kvetoucí rostlina. V následujícím roce už některé rostliny kvetly a produkovaly semena. V dalších letech postupně počet rostlin rostl a v letošním roce (2017) dosáhl již 825 jedinců (Tabulka 1; Graf 1). Postupně také rostl počet kvetoucích rostlin až na 39 jedinců v roce 2017 (Graf 2).

rok	celkový počet rostlin	počet kvetoucích rostlin
2010	47	0
2011	40	19
2012	103	27
2013	211	28
2014	339	35
2015	551	36
2016	586	34
2017	825	39

Tabulka 1: Počty všech rostlin a počty kvetoucích rostlin hvozdíku ve všech sledovaných trvalých plochách v NPP Kleneč v letech 2010 – 2017.



Graf 1: Vývoj počtu všech rostlin hvozdíku v letech 2010 – 2017 v NPP Kleneč na sledované ploše.



Graf 2: Vývoj počtu kvetoucích rostlin hvozdíku v letech 2010 – 2017 v NPP Kleneč na sledované ploše.

Populační dynamika studovaného druhu v letech 2011 – 2017 je popsána šesti populačními přechodovými maticemi (Tabulka 2). Z matic je patrné, že přežívání semenáčků je poměrně vysoké (56 – 87 %). Nejvyšších hodnot dosahovalo přežívání semenáčků v prvních dvou přechodech (2011 – 2013), 87 % a 83 % (Tabulka 2). V dalších letech přežívání semenáčků pokleslo na hodnoty od 56 do 70 % (Tabulka 2). Přežívání malých dospělých nekvetoucích rostlin je také poměrně vysoké a pohybuje se od 57 do 84 %. V prvním roce dosahovalo jen 57 % (Tabulka 2) v dalších letech ovšem vzrostlo na 77 – 84 % (Tabulka 2). Velké dospělé nekvetoucí rostliny přežívají ještě o něco více (75 – 96 %), kdy v prvních dvou letech přežilo 75 a 77 % jedinců (Tabulka 2) a v dalších letech už to bylo vždy více než 90 % (Tabulka 2). Samotné přežívání kvetoucích rostlin dosahuje vždy minimálně 84 %. V polovině případů přežilo dokonce 100 % kvetoucích rostlin, i když část z nich do dalšího přechodu přestala kvést.

Přechod 2011/2012		čas t			
		1	2	3	4
čas t+1	1	0.00	0.00	0.00	4.06
	2	0.25	0.57	0.13	0.46
	3	0.13	0.00	0.25	0.25
	4	0.50	0.00	0.38	1.02
Přechod 2012/2013		čas t			
		1	2	3	4
čas t+1	1	0.00	0.00	0.00	9.08
	2	0.69	0.11	0.11	0.23
	3	0.12	0.61	0.22	0.30
	4	0.02	0.11	0.44	0.85
Přechod 2013/2014		čas t			
		1	2	3	4
čas t+1	1	0.00	0.00	0.00	9.64
	2	0.56	0.67	0.06	0.23
	3	0.02	0.11	0.48	0.20
	4	0.01	0.00	0.36	0.90
Přechod 2014/2015		čas t			
		1	2	3	4
čas t+1	1	0.00	0.00	0.00	9.88
	2	0.58	0.62	0.06	0.24
	3	0.03	0.13	0.49	0.17
	4	0.01	0.04	0.40	1.00
Přechod 2015/2016		čas t			
		1	2	3	4
čas t+1	1	0.00	0.00	0.00	3.95
	2	0.55	0.67	0.07	0.05
	3	0.01	0.11	0.48	0.10
	4	0.01	0.01	0.37	0.71
Přechod 2016/2017		čas t			
		1	2	3	4
čas t+1	1	0.00	0.00	0.00	5.73
	2	0.69	0.71	0.12	0.01
	3	0.02	0.11	0.64	0.15
	4	0.00	0.01	0.20	0.87

Tabulka 2: Populační přechodové matice, kde jednotlivé prvky určují pravděpodobnost možného přechodu životní fáze v jednom roce (čas t) do životní fáze v následujícím roce (čas t + 1) pro roky 2011 – 2017. 1= semenáček, 2= malá nekvetoucí rostlina, 3= velká nekvetoucí rostlina, 4= kvetoucí rostlina. V přechodech pro kvetoucí rostliny je jednak započítáno přežití těchto rostlin, ale zároveň také možná produkce přímo malých nekvetoucích, velkých nekvetoucích, dokonce i kvetoucích rostlin. Proto jsou některé hodnoty větší než 1. Tabulka s rozdělenými hodnotami pro kvetoucí rostliny je uvedena v příloze (příloha 1).

Celková produkce semen na sledované ploše v NPP Kleneč byla během let proměnlivá (Tabulka 3). Ovšem od roku 2011, kdy bylo vyprodukováno přibližně 5400 semen, výrazně vzrostla a v roce 2017 byla produkce větší než 15000 semen. Klíčivost semenáčků se v průběhu času příliš neliší a pohybuje se kolem 1 – 3 procent. Nejnižší klíčivost byla zaznamenána v roce 2012 (1.71 %) a nejvyšší klíčivost (3.13 %) v roce 2014 (Tabulka 3).

rok	počet semen	klíčivost semenáčků (%)
2011	5423	2.43
2012	12457	1.71
2013	9433	2.01
2014	16114	3.13
2015	12688	2.63
2016	14715	1.74
2017	15141	2.47

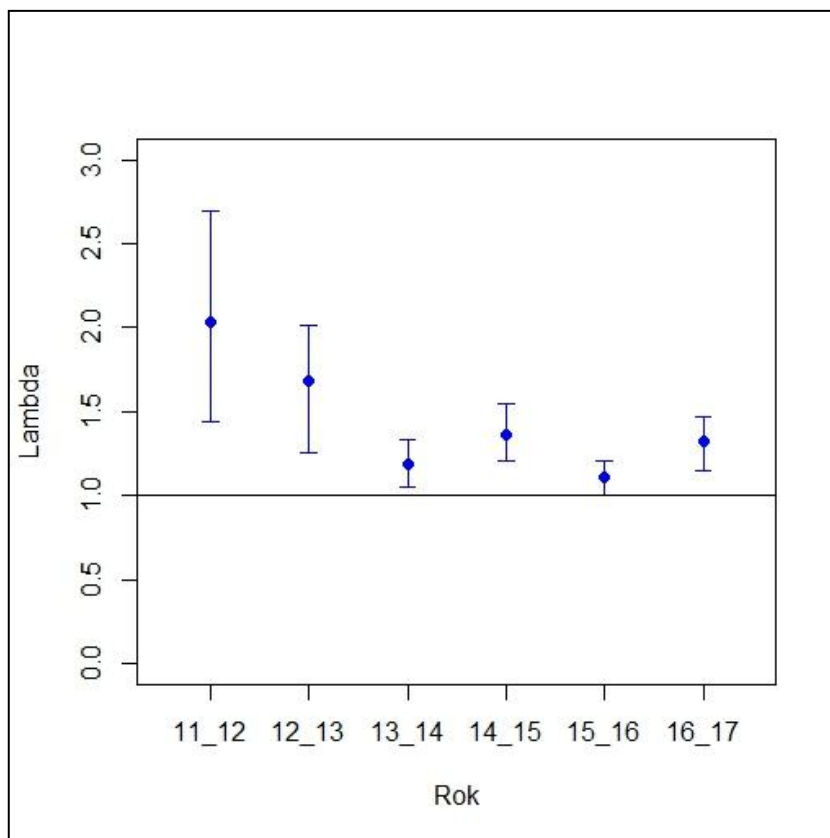
Tabulka 3: Počet semen a klíčivost semenáčků (v procentech) v jednotlivých letech.

3.1.1 Populační růstová rychlost

Hodnoty výsledné populační růstové rychlosti se pohybují od 1.11 do 2.04 (Tabulka 4; Graf 3). Po stržení svrchního humusového horizontu dosáhla populační růstová rychlost nejvyšší hodnoty ($\lambda = 2.04$). Každý následující přechod se hodnoty snižovaly až na 1.11 v přechodu 2015/2016. V posledním přechodovém roce (2016/2017) se hodnota lambdy opět mírně zvýšila ($\lambda = 1.32$). První přechodový rok se hodnoty populační růstové rychlosti průkazně liší od přechodu 2013/2014 a 2015/2016. Všechny hodnoty populační růstové rychlosti jsou statisticky průkazně větší než jedna, což znamená, že v každém roce populace alespoň mírně roste.

rok	95% L	λ	95% H
2011/2012	1.44	2.04	2.69
2012/2013	1.25	1.68	2.01
2013/2014	1.05	1.19	1.34
2014/2015	1.21	1.36	1.55
2015/2016	1.01	1.11	1.21
2016/2017	1.15	1.32	1.47

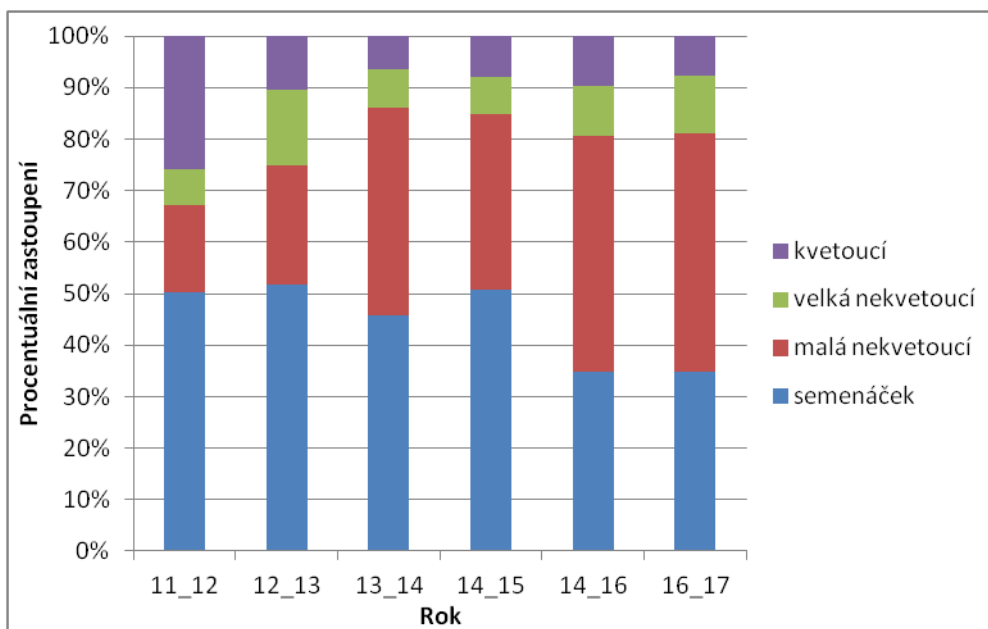
Tabulka 4: Hodnoty populačních růstových rychlostí (λ) a jejich 95 % konfidenčních intervalů pro každý přechodový interval. 95 % L = spodní hodnota konfidenčního intervalu a 95 % H = horní hodnota konfidenčního intervalu.



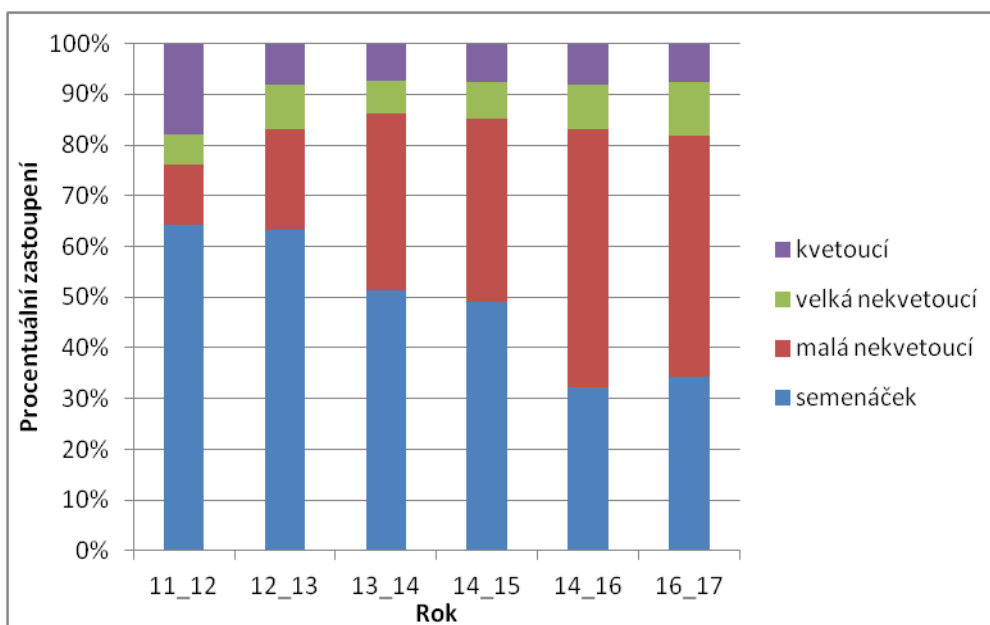
Graf 3: Populační růstové rychlosti (λ) a jejich 95 % konfidenční intervaly pro jednotlivé přechody.

3.1.2 Stabilní velikostní složení

Vývoj stabilního velikostního složení v každém roce jsem spočítala pro přechodové roky 2011 – 2017 (Graf 4). Po stržení svrchního humusového horizontu v roce 2011 bylo stabilní velikostní složení nejvíce zastoupeno semenáčky (50.3 %) a kvetoucími rostlinami (25.9 %). Během let se postupně vyvíjelo a v přechodovém intervalu 2016/2017 se změnilo ve prospěch malých nekvetoucích rostlin (46.3 %) a podíl kvetoucích rostlin se naopak minimalizoval (7.6 %). Zastoupení semenáčků zůstalo poměrně vysoké (34.7 %). Zároveň jsem sledovala, jak se v každém roce vyvíjelo skutečné velikostní složení (Graf 5). Na rozdíl od prvního roku, kdy se poměrně významně lišilo od stabilního složení (64.2 % semenáčků, ale jen 17.8 % kvetoucích rostlin), se v posledním přechodovém roce téměř shoduje se stabilním složením populace (46.3 % malých nekvetoucích rostlin, 7.6 % kvetoucích rostlin a 34.2 % semenáčků). Můžeme tedy říct, že aktuální rozložení populace hvozdíku dosahuje proporcí pro stabilní populaci.



Graf 4: Stabilní velikostní složení pro jednotlivé roky. Je znázorněno procentuální zastoupení, kterým jednotlivá stadia (semenáček, malá nekvetoucí rostlina, velká nekvetoucí rostlina a kvetoucí rostlina) přispívají k celkové velikosti populace.

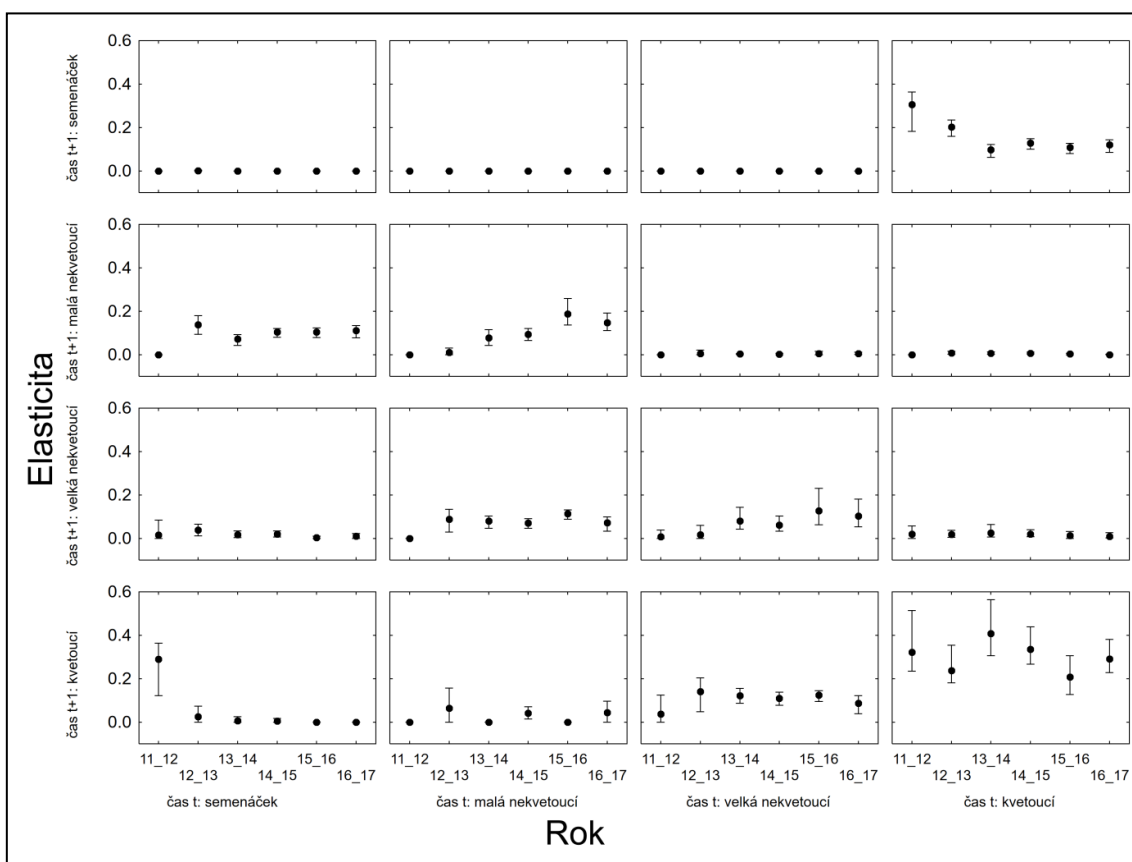


Graf 5: Skutečné velikostní složení pro jednotlivé roky. Je znázorněno procentuální zastoupení, kterým jednotlivá stádia (semenáček, malá nekvetoucí rostlina, velká nekvetoucí rostlina a kvetoucí rostlina) přispívají k celkové velikosti populace.

3.1.3 Elasticita

Z grafů elasticit (Graf 6) můžeme vyčíst, že po celou dobu má na populační růstovou rychlost největší vliv přežívání velkých kvetoucích rostlin. Postupem času se pro populaci také zvětšuje význam přežívání velkých a malých nekvetoucích rostlin. Můžeme dále vidět, že po celou dobu jsou důležité přechody růstu. V prvním roce nejvíce ovlivňoval populační růstovou rychlost, kromě přežívání kvetoucích rostlin, také přechod semenáčků rovnou do fáze kvetoucích rostlin a zároveň produkce nových semenáčků. Přechod semenáčků do fáze kvetoucích rostlin byl ovšem ojedinělý pouze v plochách čerstvě po stržení humusového horizontu a v dalším vývoji tak neměl na populační růstovou rychlost vliv. Vliv produkce nových semenáčků se s časem snižuje. Stále je však produkce semenáčků pro populaci významná, ovšem již ne tolik jako právě přežívání kvetoucích rostlin, které se pro populační růstovou rychlost během celé sledované doby jeví jako nejdůležitější. V grafu 6 jsou hodnoty pro přechody kvetoucích rostlin sloučené jak pro jejich přežívání tak také pro jejich reprodukci. Graf s rozdělenými hodnotami pro kvetoucí rostliny je uveden v příloze (příloha 2). Tam je znázorněno, že reprodukce kvetoucích rostlin skutečně přispívá především k produkci

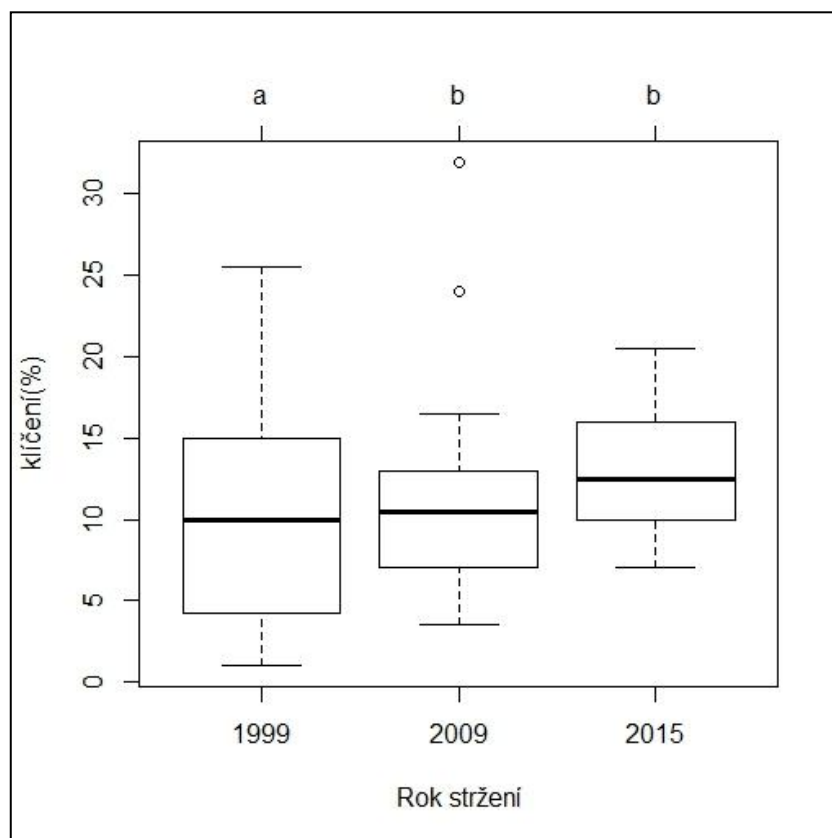
semen a přežívání kvetoucích rostlin zase především k přežívání dospělých kvetoucích rostlin.



Graf 6: Elasticity a jejich 95 % konfidenční intervaly pro přechody mezi jednotlivými fázemi v životním cyklu pro každý přechodový interval mezi roky 2011 a 2017. Graf s rozdělenými hodnotami pro kvetoucí rostliny je opět uveden v příloze (příloha 2).

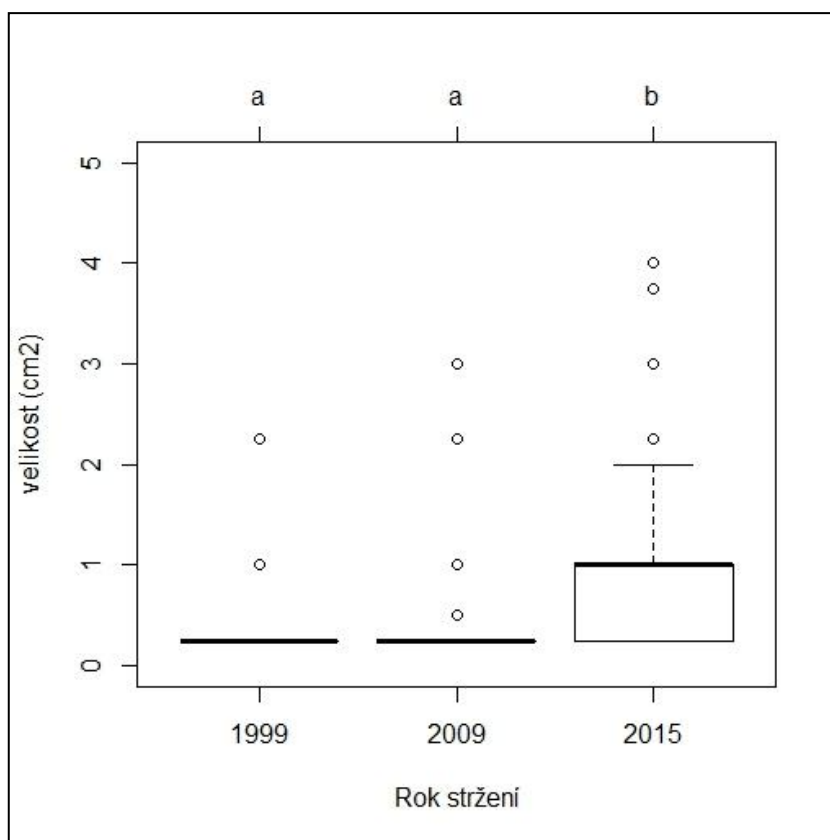
3.2 Vliv sukcese na klíčení, přežívání a růst semenáčků

Klíčivost semenáčků byla na ploše stržené v roce 1999 průkazně odlišná od zbylých dvou, $P < 0.001$ (Graf 7). Na této ploše vyklíčilo nejmenší procento semen (průměr = 9.8 %). Největší procento semen vyklíčilo na ploše stržené v roce 2015 (průměr = 12.8 %), ale nebylo průkazně odlišné od klíčení na ploše stržené v roce 2009 ($P > 0.05$), kde vyklíčilo průměrně 11.5 % semen. Rozdíly v klíčovosti semen mezi různě strženými plochami nejsou tak velké, jak se předpokládalo. Avšak klíčovost na těchto plochách je mnohem vyšší než klíčovost semen na původních sledovaných plochách, kde se klíčovost během let 2011 – 2017 pohybuje od 1.71 do 3.13 %.



Graf 7: Klíčivost semen na třech plochách s různou dobou stržení (1999, 2009, 2015). Grafy označené stejným písmenem nejsou průkazně odlišné ($P > 0.05$). Zobrazují medián, horní a dolní kvartil a odlehle hodnoty.

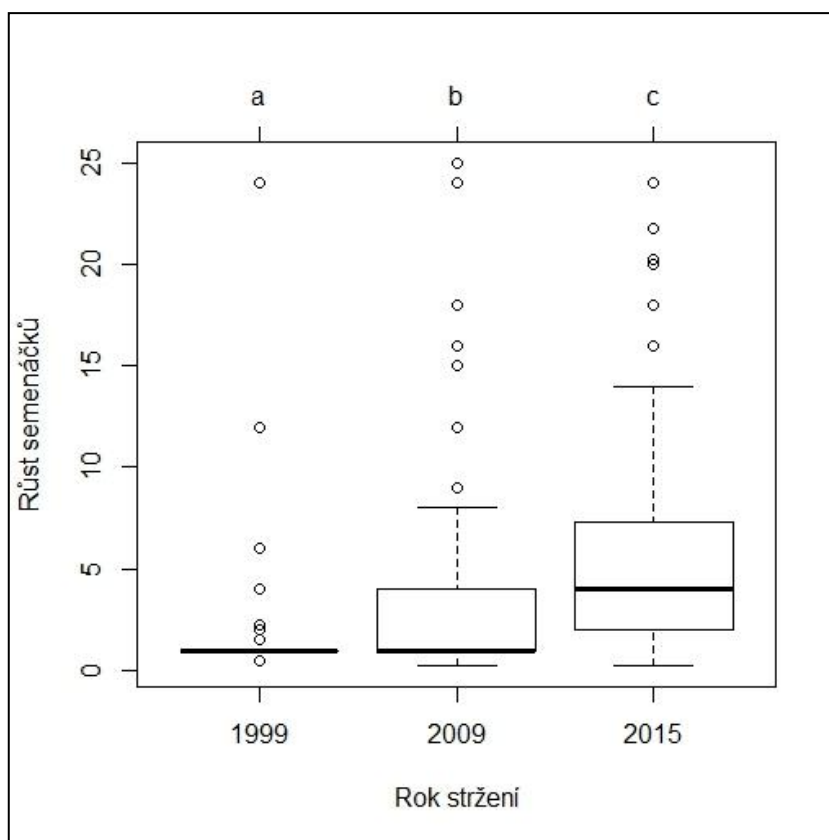
Velikost vyklíčených semenáčků na jaře 2016 byla na ploše stržené v roce 2015 průkazně větší než na zbylých dvou plochách, $\chi_{2,1298} = 71.252$, $P < 0.001$ (Graf 8). Většina semenáčků vyklíčených na plochách stržených v roce 1999 a 2009 dosahovala velikosti 0.25 cm^2 , kdežto většina semenáčků vyklíčených na ploše 2015 měla už velikost okolo 1 cm^2 .



Graf 8: Velikost vyklíčených semenáčků na jaře 2016 na třech plochách s různou dobou stržení (1999, 2009, 2015). Grafy označené stejným písmenem nejsou průkazně odlišné ($P > 0.05$). Zobrazují medián, horní a dolní kvartil a odlehlé hodnoty.

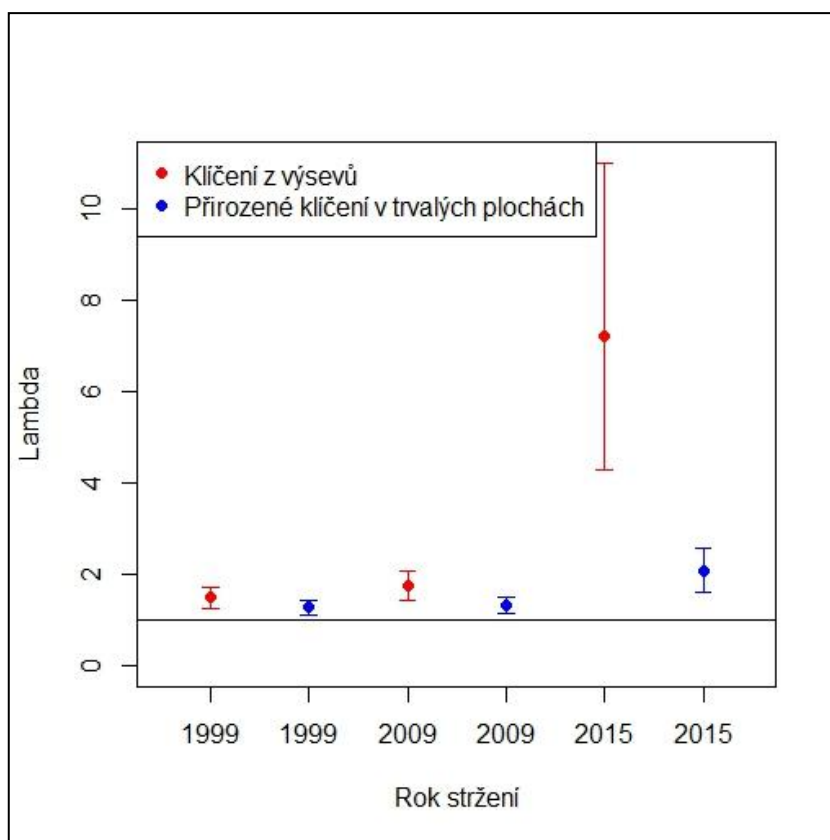
Přežívání semenáčků z jara do následujícího jara se průkazně liší mezi všemi strženými plochami $\chi_{2,1298} = 71.252$, $P < 0.001$. Průměrné přežívání semenáčků na ploše stržené v roce 1999 bylo 53.2 %, na ploše stržené v roce 2009 to bylo 70.8 % a na ploše stržené v roce 2015 dokonce 95.6 %.

Růst semenáčků z jara do následujícího jara se také průkazně liší mezi všemi strženými plochami $\chi_{2,1298} = 45.845$, $P < 0.001$ (Graf 9). Nejvíce semenáčky vyrostly v průměru 7 krát a to na ploše stržené v roce 2015. Naopak nejméně vyrostly semenáčky v průměru jen 1.6 krát na ploše stržené v roce 1999. Oproti ploše stržené v roce 2009, kde v průměru semenáčky vyrostly 2.8 krát, byl rozdíl pouze okrajově průkazný ($P = 0.0094$).



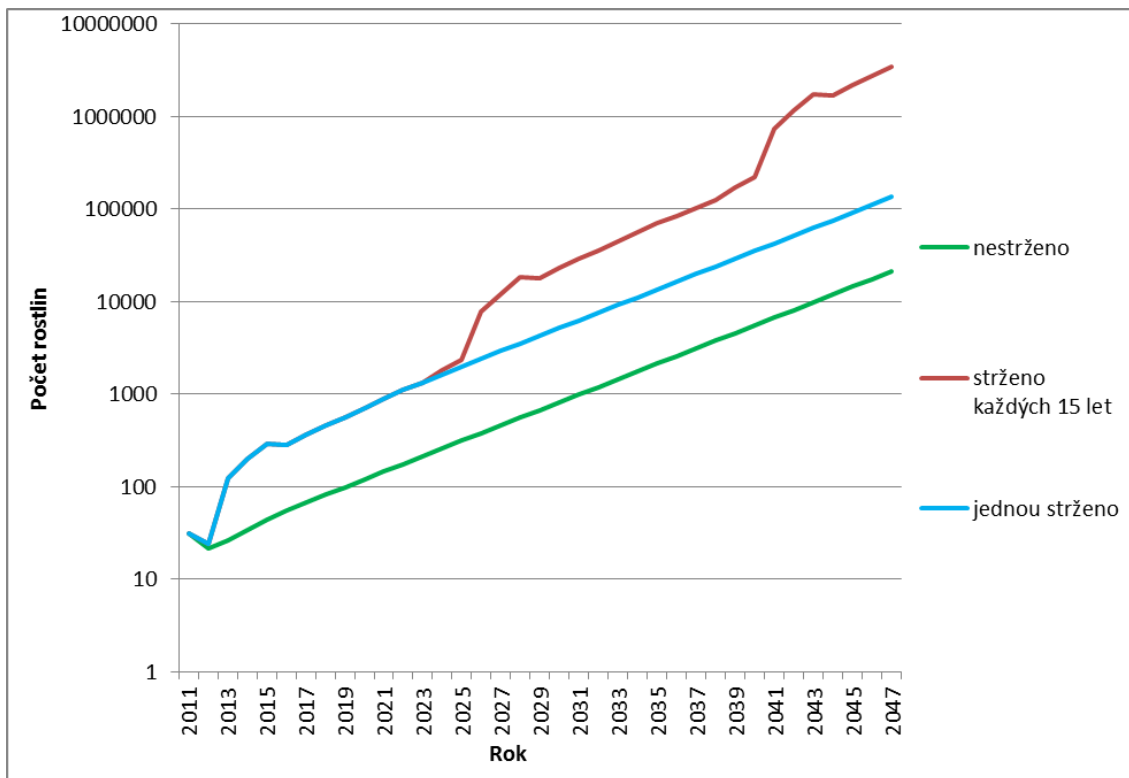
Graf 9: Růst semenáčků na třech plochách s různou dobou stržení (1999, 2009, 2015). Graf znázorňuje, kolikrát se zvětšila plocha semenáčků od jara 2016 do jara 2017.

Při porovnání populačních růstových rychlostí založených na maticích z posledního roku sledování (plochy stržené v roce 2009) s dosazenými pravděpodobnostmi klíčení a přechodů semenáčků do dalších životních stádií (z ploch stržených v letech 1999, 2009 a 2015), je na ploše stržené v roce 2015 populační růstová rychlost výrazně vyšší než na plochách stržených v roce 1999 a 2009 (Graf 10). To samé platí i v případě, že jsou v matici z posledního roku sledování zachované hodnoty klíčení a dosazené jsou pouze pravděpodobnosti přechodů semenáčků do dalších životních stádií. Tyto populační růstové rychlosti jsou celkově nižší než v případě, kdy bylo dosaženo také klíčení, ale nikdy neklesnou pod hodnotu 1 (Graf 10).



Graf 10: Populační růstové rychlosti (λ) a jejich 95 % konfidenční intervaly pro různé roky stržení svrchního humusového horizontu na lokalitě. Vodorovná čára značí hodnotu $\lambda = 1$. Hodnoty pravděpodobnosti klíčení a přechodů semenáčků do dalších životních stádií (z výsevů v roce 2015) dosazené do matice z posledního roku sledování (plochy stržené v roce 2009) jsou označeny jako „Klíčení z výsevů“. Hodnoty pravděpodobnosti přechodů semenáčků do dalších životních stádií (z výsevů v roce 2015) dosazené do matice z posledního roku sledování (plochy stržené v roce 2009) se zachovanými hodnotami klíčení z původních trvalých ploch jsou označeny jako „Přirozené klíčení v trvalých plochách“.

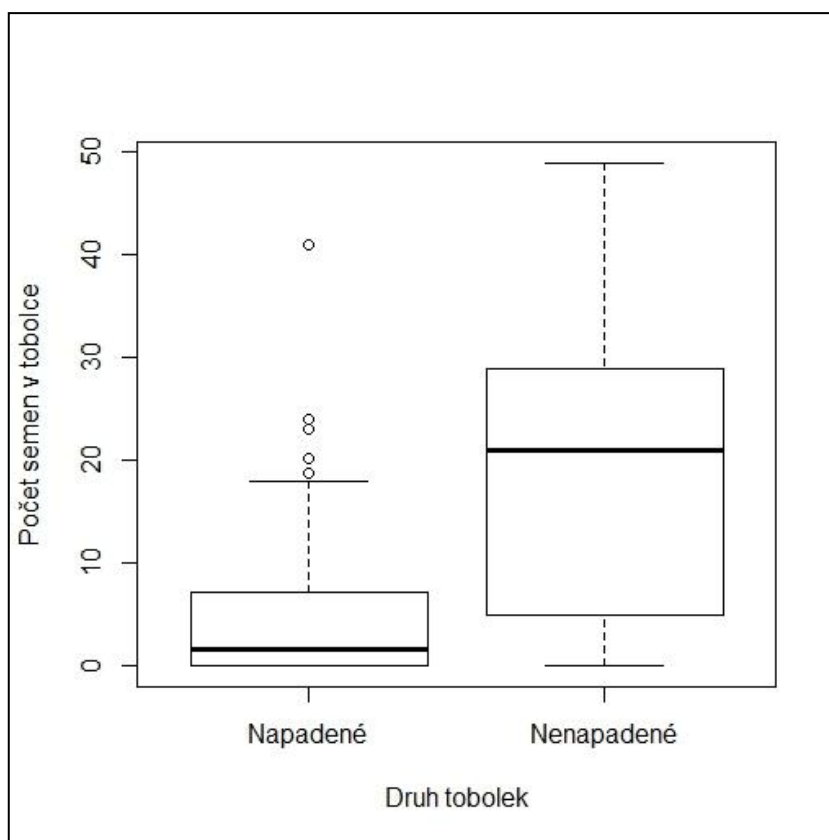
Protože populační růstová rychlost neklesne pod hodnotu 1 ani v modifikované populační matici pro rok 1999, znamená to, že populace hvozdíku i po 20 letech od stržení svrchního humusového horizontu stále roste. Každé stržení svrchního humusového horizontu však způsobí skokové zvýšení velikosti populace (Graf 11). Můžeme vidět, že po stržení humusového horizontu se velikost populace hvozdíku zvýší během pěti let asi desetkrát.



Graf 11: Vývoj celkového počtu rostlin podle jednotlivých scénářů managementu na lokalitě NPP Kleneč. Scénář „nestrženo“ ukazuje vývoj počtu rostlin v případě, že by se nikdy nestrhl humusový horizont (matice použité z plochy 1999, kde se předpokládá stav jako nestržený). Scénář „strženo každých 15 let“, ukazuje vývoj počtu rostlin za předpokladu, že se humusový horizont strhne pravidelně každých 15 let. Scénář „jednou strženo“ ukazuje vývoj počtu rostlin po stržení vrchního humusového horizontu jen na začátku v roce 2009 a následné ponechání lokality bez strhávání.

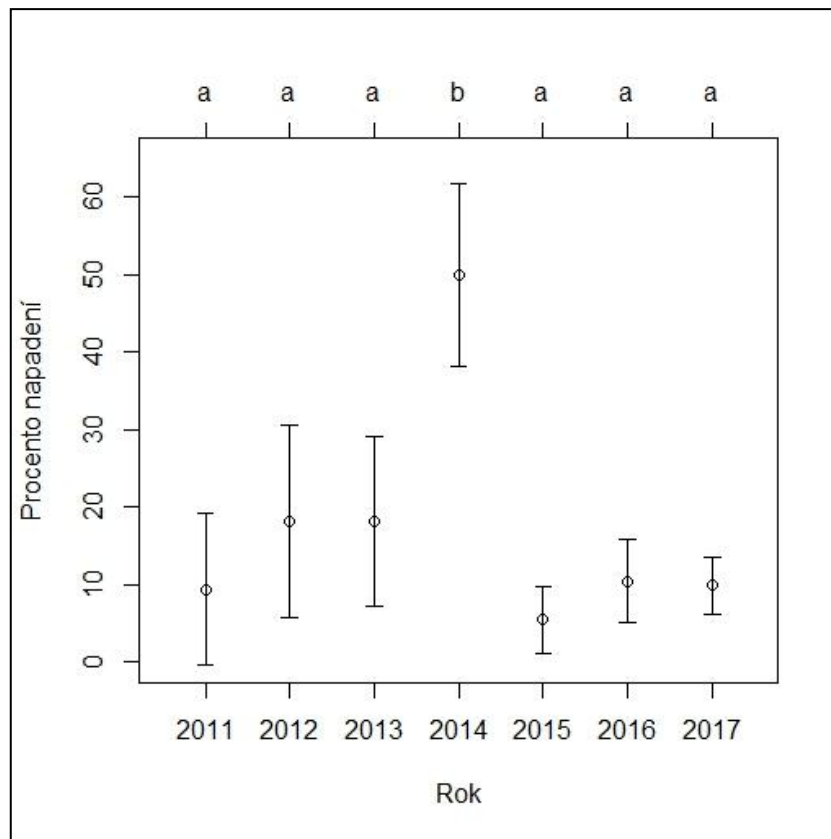
3.3 Vliv herbivorie na populační dynamiku

Porovnávala jsem 117 napadených tobolek herbivorem a 147 nenapadených tobolek. Průměrný počet semen v napadených tobolkách byl 4.8 a průměrný počet semen v nenapadených tobolkách byl 18.8 (Graf 12). Průkazně se v napadených a nenapadených tobolkách počet semen lišil ($F_{1,263} = 86.08$, $P < 0.001$).



Graf 12: Počet semen v napadených a nenapadených tobolkách hvozdíku. Grafy zobrazujú medián, horní a dolní kvartil a odlehlé hodnoty.

Průměrné procentuální napadení tobolk je od roku 2011 do roku 2017 poměrně nízké a pohybuje se mezi 5 – 19 %. Kromě odlišného roku 2014, kdy se průměrné napadení tobolk hodně zvýšilo a dosáhlo téměř 50 % (Graf 13). Napadení mezi jednotlivými lety se lišilo $F_{6,315} = 16.76$, $P < 0.001$, což bylo způsobeno výrazně vyšším napadením tobolk právě v roce 2014.



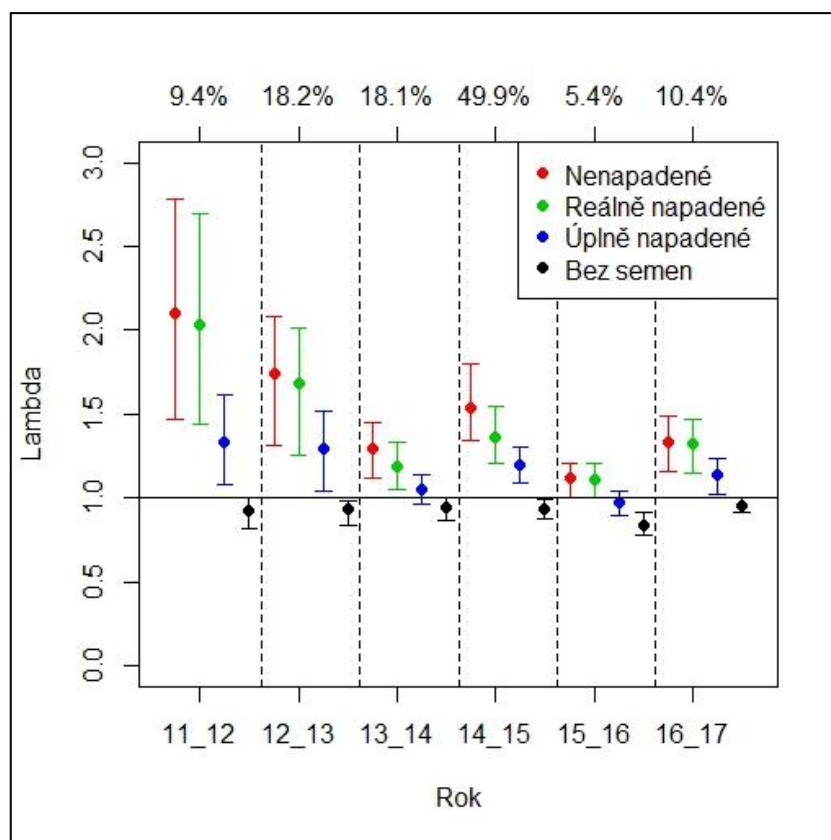
Graf 13: Průměrné procento napadení tobolek s $1.96 \cdot SE$ (střední chyba průměru) v jednotlivých letech. Roky označené stejným písmenem nejsou průkazně odlišné ($P > 0.05$).

Hodnota populační růstové rychlosti, pokud by nebyly žádné tobolky napadené (scénář „nenapadené“), se během let vyvíjí velmi podobně jako v případě reálného napadení tobolek. Takže se s postupující sukcesí během let postupně snižuje, ovšem po celou dobu má scénář „nenapadené“ jako jediný všechny hodnoty lambdy vyšší než při reálném napadení herbivorem. Takže jsou také všechny hodnoty $\lambda > 1$ a z toho vyplývá, že pro tento scénář by v každém roce populace rostla a to o trochu více než v případě reálného napadení tobolek. Pokud by nastala situace, že by byly všechny tobolky napadené (scénář „úplně napadené“), naopak by všechny hodnoty byly nižší než hodnoty při reálném napadení, většinou však nijak výrazně. Pouze v přechodovém roce 2015/2016, je $\lambda < 1$, takže by velikost populace začala klesat. A pokud by byly všechny tobolky napadené a navíc by v nich nezbyla žádná semena (scénář „bez semen“) výsledná lambda by byla vždy nižší než 1, populace by šla k extinkci a to již od prvního roku, kdy je populační růstová rychlost nejvyšší až do přechodového roku 2015/2016 kdy dosahuje nejnižší hodnoty. Navíc ani horní hranice konfidenčních

intervalů nejsou větší než 1, což znamená, že v každém roce populace postupně vymírá. Všechny hodnoty populačních růstových rychlostí pro popisované scénáře včetně hodnot reálného napadení tobolek zobrazuje souhrnný graf (Tabulka 5; Graf 14). I přes výše popsané rozdíly populačních růstových rychlostí v jednotlivých scénářích, se jejich konfidenční intervaly často překrývají, a proto nejsou rozdíly většinou statisticky průkazné.

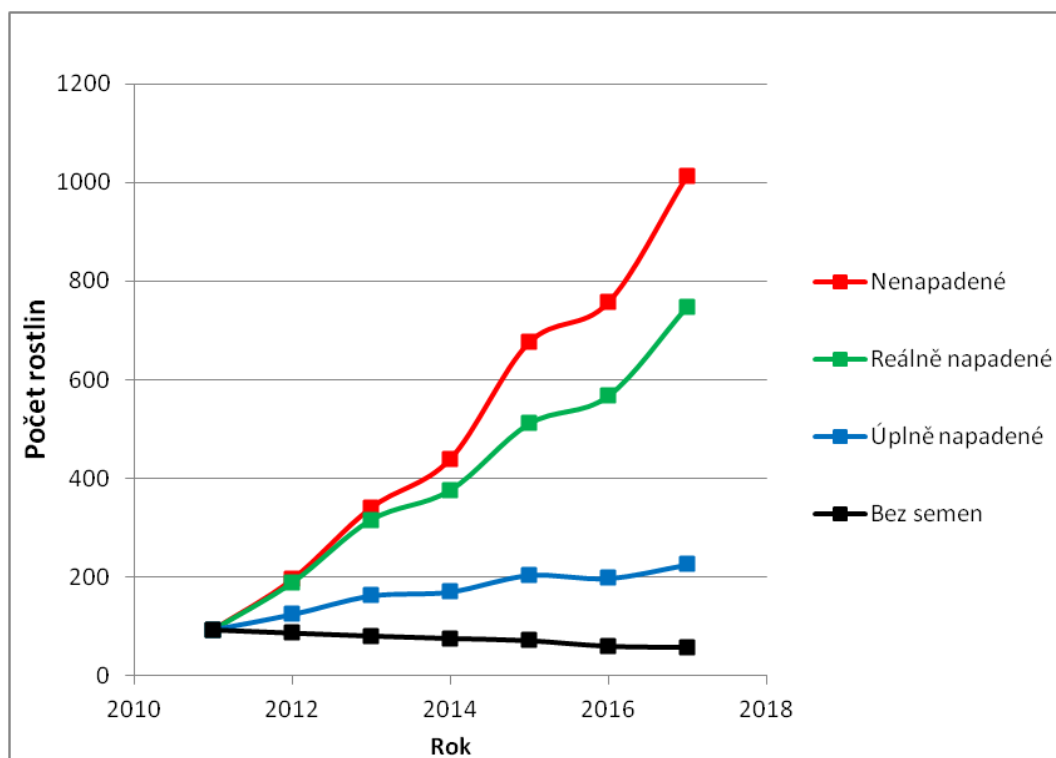
rok	napadení	95% L	λ	95% H
2011/2012	nenapadené	1.47	2.11	2.78
	reálně napadené	1.44	2.04	2.69
	úplně napadené	1.08	1.34	1.62
	bez semen	0.82	0.93	1.00
2012/2013	nenapadené	1.31	1.75	2.08
	reálně napadené	1.25	1.68	2.01
	úplně napadené	1.04	1.31	1.52
	bez semen	0.83	0.93	0.99
2013/2014	nenapadené	1.12	1.29	1.45
	reálně napadené	1.05	1.19	1.34
	úplně napadené	0.96	1.05	1.14
	bez semen	0.87	0.94	1.00
2014/2015	nenapadené	1.35	1.54	1.81
	reálně napadené	1.21	1.36	1.55
	úplně napadené	1.09	1.20	1.31
	bez semen	0.86	0.94	0.99
2015/2016	nenapadené	1.01	1.12	1.21
	reálně napadené	1.01	1.11	1.21
	úplně napadené	0.91	0.97	1.04
	bez semen	0.78	0.84	0.91
2016/2017	nenapadené	1.16	1.34	1.49
	reálně napadené	1.15	1.32	1.47
	úplně napadené	1.02	1.14	1.23
	bez semen	0.92	0.96	1.00

Tabulka 5: Hodnoty populačních růstových rychlostí (λ) a jejich 95 % konfidenčních intervalů pro každý přechodový interval pro tři různé scénáře („napadené“; „úplně napadené“ a „bez semen“) a pro hodnoty reálného napadení. 95 % L = spodní hodnota konfidenčního intervalu a 95 % H = horní hodnota konfidenčního intervalu.



Graf 14: Souhrnný graf populačních růstových rychlostí a jejich 95 % konfidenčních intervalů pro jednotlivé přechody a všechny scénáře napadení včetně skutečných hodnot napadení v jednotlivých letech („reálně napadené“). Scénář „nenapadené“ počítá s takovými hodnotami, jako kdyby nebyly žádné tobolky napadené herbivorem. Scénář „úplně napadené“ naopak počítá s tím, že úplně všechny tobolky jsou napadeny herbivorem. A scénář „bez semen“ počítá jednak s tím, že všechny tobolky byly napadeny herbivorem, ale zároveň také s tím, že herbivor zkonzumoval všechna semena v každé tobolce. Nahoře pak hodnoty skutečného průměrného procenta napadení tobolek v jednotlivých letech.

Můžeme si všimnout, že i přes malé rozdíly v hodnotách populační růstové rychlosti mezi scénáři „reálně napadené“ a „úplně napadené“, by mělo napadení úplně všech tobolek značný vliv na početnost populace (Graf 15). Zatímco při reálném napadení se na lokalitě vyskytuje téměř 750 rostlin hvozdíku, kdyby byly od začátku pozorování všechny tobolky napadeny herbivorem, počet rostlin by byl mnohem nižší (225 jedinců). Naopak kdyby nebyly napadeny žádné tobolky (scénář „nenapadené“), vyskytovalo by se na lokalitě v roce 2017 již více než 1000 jedinců hvozdíku.



Graf 15: Vývoj počtu rostlin v letech 2011 – 2017 podle vývoje populační růstové rychlosti pro všechny scénáře napadení včetně skutečných hodnot napadení v jednotlivých letech („reálně napadené“). Scénář „nenapadené“ počítá s takovými hodnotami, jako kdyby nebyly žádné tobolky napadené herbivorem. Scénář „úplně napadené“ naopak počítá s tím, že úplně všechny tobolky jsou napadeny herbivorem. A scénář „bez semen“ počítám jednak s tím, že všechny tobolky byly napadeny herbivorem, ale zároveň také s tím, že herbivor zkonsumoval všechna semena v každé tobolce.

4. Diskuze

Cílem předkládané diplomové práce bylo popsat populační dynamiku hvozdíku písečného českého, pokusit se zhodnotit vliv prováděného managementu a zjistit, jaký význam má herbivorie na populační dynamiku hvozdíku na lokalitě v NPP Kleneč. Populační růstová rychlost se s postupným zarůstáním lokality během let snižuje, ale i po osmi letech od stržení svrchního humusového horizontu, populace hvozdíku stále mírně roste. V prvním roce po stržení je pro růst populace nejdůležitější klíčení a růst nových semenáčků, které postupem času nahrazuje přežívání kvetoucích rostlin. Přestože produkci semen dosti ovlivňuje přítomnost herbivora, nezdá se, že by byla herbivorie semen v současné době zásadní hrozbou pro populaci hvozdíku.

4.1 Populační dynamika

Po změně obhospodařování krajiny se populace hvozdíku na lokalitě NPP Kleneč neustále snižovala až do doby, kdy se přistoupilo k poměrně drastickému managementovému zásahu, kterým bylo stržení svrchní vrstvy humusového horizontu. Moje výsledky ukazují, že od roku 2011 populace hvozdíku každý rok roste, ale populační růstová rychlost se neustále s postupující dobou od stržení svrchního humusového horizontu snižuje. Podobně se s postupující sukcesí postupně zmenšovaly také populace druhu *Gentianella praecox* subsp. *bohemica* (Bucharová et al., 2012). Studie, ve které byl zkoumán vliv managementu na tento druh, ukázala, že se po ořezání a odstranění vegetace opět výrazně zvýší počet rostlin. Především mále populace, čítající 10 – 30 kvetoucích jedinců, by bez aplikovaného managementu pomalu zanikly. Navíc upozorňují, že pokud by došlo k výrazné změně klimatu nebo k nějaké katastrofické události na lokalitě, i stabilní velká populace, která momentálně nepotřebuje managementový zásah, by časem vymřela. K velmi podobným výsledkům došli ve studii zkoumající druh *Gentianella campestris*, kde zjistili, že bez aplikace tradičního managementu populace pravděpodobně během příštích 50 let vymře (Lennartsson & Oostermeijer, 2001). Navíc dospěli k závěru, že populaci tohoto druhu ohrožuje případná extrémní změna klimatu, která by vymírání populace ještě urychlila.

Populace hvozdíku, která je poměrně malá, zatím roste, ale stejně jako ve zmíněných případech, by na ni mohla mít významný vliv nějaká katastrofická událost. Například pokud by na jeho lokalitě došlo k výraznému snížení počtu kvetoucích rostlin v důsledku extrémního počasí nebo pokud by v důsledku přemnožení herbivora došlo k extrémnímu snížení produkce semen.

Analýza elasticity ukázala, že populační růstovou rychlost hvozdíku nejvíce ovlivňuje přežívání kvetoucích jedinců, což je společné pro vytrvalé druhy rostlin. K podobným závěrům vedla také studie, kde devět let sledovali populaci kriticky ohroženého druhu *Kosteletzkya pentacarpos*, která čítá přibližně 700 dospělých jedinců (Pino et al., 2006). Zjistili, že během let se populace mírně zvětšuje a nejvíce k tomu přispívá přežívání kvetoucích rostlin. Domnívají se, že na udržení velikosti populace má vliv dlouhá životnost jedinců. Produkce semen je pro populaci také významná, ale byla snížena faktory prostředí, což mělo za následek pouze mírný růst populace. Meziroční výkyvy produkce semen měly vliv na výkyvy v populační růstové rychlosti (Pino et al., 2006). To pro populaci hvozdíku v mé práci neplatí zřejmě proto, že s postupujícím vlivem sukcese je role semenáčků mnohem menší a produkce semen již pro populační růstovou rychlost není tak významná. Také Pico a Riba (2002) měli ve své studii velice podobné výsledky. Zabývali se kriticky ohroženým druhem *Ramonda myconi* po dobu šesti let a zjistili, že největší vliv na populační růstovou rychlost má přežívání ve stadiu kvetoucích rostlin. Variabilitu v populační růstové rychlosti během své studie vysvětlují klimatickými podmínkami, které se v průběhu let měnily (Pico & Riba, 2002). U populace hvozdíku to vypadá, že hlavním faktorem v počátečních fázích po stržení svrchního humusového horizontu je postupující sukcese. Oproti očekávání však v některých letech populační růstová rychlost opět mírně stoupla, což bylo způsobeno zejména vyšší produkcí semen. Tyto výkyvy v populační růstové rychlosti, které mají vliv na rychlost růstu populace, naznačují, že by mohly mít vliv i jiné faktory prostředí, jako právě klimatické podmínky. Populační růstová rychlost během let mírně roste a populace se tak zvětšuje. Pro růst populace jsou však důležité roky, kdy dosahuje populační růstová rychlost vyšších hodnot. Je totiž velký rozdíl, zda se populační růstové rychlosti několikrát zvětší a počet jedinců se tak z původních sto během několika let zvýší na tisíc jedinců nebo zda populační růstové rychlosti rostou jen mírně a počet jedinců se za stejně dlouhou dobu zvýší na pouhých 200.

4.2 Vliv sukcese na klíčení, přežívání a růst semenáčků

Semenáčky na plochách stržených v letech 1999, 2009 a 2015 se mezi sebou lišily ve všech sledovaných parametrech. Klíčivost semenáčků byla průkazně nižší na ploše stržené v roce 1999 než na později stržených plochách, protože na sukcesně nejstarší ploše se často vyskytuje mech a není tam tolik volného písku, kde by mohly semenáčky vyklíčit. Rozdíly ale nebyly tak velké, jak by se dalo předpokládat, z čehož vyplývá, že na klíčení semenáčků hvozdíku nemá postupující sukcese až takový vliv. Avšak semenáčky na ploše stržené v roce 2015 vyrůstají většinou až čtyři krát větší než na ostatních plochách. Zřejmě je to způsobeno velkým množstvím volného písku a semenáčky tak mají dostatečný prostor pro dosažení určité velikosti. Přežívání semenáčků do dalšího roku bylo také nejvyšší na ploše stržené v roce 2015 nejspíš proto, že s postupující sukcesí jsou semenáčky mnohem více vystaveny konkurenci ostatní vegetace. Ovšem největší rozdíl se projevil v růstu semenáčků do dalšího roku. Zatímco na ploše stržené v roce 1999 semenáčky většinou přežily ve stejné velikosti nebo jen nepatrně vyrostly, na ploše stržené v roce 2015 semenáčky vyrostly v průměru 7 krát. Některé semenáčky dokonce v dalším roce rovnou vykvetly, což může ovlivnit růst populace, který je na kvetoucích rostlinách nejvíce závislý. To je pravděpodobně způsobeno již zmíněným množstvím volného písku a tedy dostatkem prostoru pro vývoj rostlin. V porovnání se studií, která simulovala vliv sukcese na klíčení a přežívání semenáčků u ohroženého druhu *Cirsium pitcheri*, který k úspěšnému vzházení semenáčků potřebuje volný písek, je nárůst klíčení hvozdíku na nově stržené ploše pouze 3 % (Jolls et al., 2015). Ve zmíněné studii vzrostla klíčivost semenáčků bez vlivu sukcese o 34 %. Během výzkumu Jolls et al. (2015) narušovali stanoviště a odstraňovali vegetaci a výrazně vyšší klíčení semenáčků také výrazně pozitivně ovlivnilo populační růstovou rychlost. U druhu *Cirsium pitcheri* je pro populační růstovou rychlost totiž nejvýznamnější právě klíčení a přežívání semenáčků, bez aplikovaného managementu by se velikost populace zmenšovala. Stejně důležité může být pro hvozdík strhávání svrchního humusového horizontu na jeho lokalitě, protože se díky tomuto zásahu rostliny mnohem rychleji dostanou do fáze kvetoucích rostlin, která je pro hvozdík klíčivá.

Na sukcesně nejstarší ploše stržené v roce 1999 bylo zaznamenáno nejnižší průměrné klíčení semenáčků (9.8 %). Ovšem toto klíčení je mnohem vyšší než klíčení na původních sledovaných plochách (stržení 2009), kde se klíčivost semenáčků pohybuje mezi 1.71 – 3.13 %. Tento velký rozdíl by mohl být způsoben dobou výsevu semen. Na původních sledovaných plochách z roku 2009 se semena uvolňují postupně během několika měsíců. Většina semenáčků, které na této ploše vyklíčí, zřejmě kvůli nevhodným podmínkám rychle uschne nebo jinak uhynie. Kdežto do pokusných ploch v roce 2015 se všechna semena vysela v jeden den, je tedy pravděpodobné, že doba výsevu byla pro klíčení semenáčků ideální. V té době panovalo teplé období s častými srážkami a již po 14 dnech bylo v plochách vidět velké množství semenáčků, které v takovém počasí dobře rostou. To potvrzují výsledky studie zkoumající vliv faktorů prostředí na klíčení třinácti různých druhů. Pro druhy, které rychle klíčí, jsou ideální vyšší teploty s četnými srážkami (Huang et al., 2016).

Simulace vývoje počtu rostlin ukazující různé scénáře podle frekvence stržení svrchního humusového horizontu v NPP Kleneč naznačují, že na lokalitě vlastně nikdy nebylo potřeba uskutečnit tento managementový zásah. Simulace ukazuje, že pokud by se nikdy nestrhl svrchní humusový horizont, populace by stejně poměrně rychle rostla. Tato predikce však vychází z předpokladu, že plochy stržené před téměř 20 lety (v roce 1999) jsou stejné jako nestržené, kde populace neroste a přežívají tam pouze staré rostliny, což se však při detailním sledování nepotvrdilo. Toto zkresení je zřejmě způsobeno tím, že i téměř po 20 letech po stržení jsou stále na ploše stržené v roce 1999 nějaké volné plošky písku. Navíc na této ploše místy stále občas dochází k narušování drnu při dalších managementových zásazích a rostliny hvozdíku proto po vysetí semen poměrně dobře klíčí a přežívají. Díky tomu populační růstová rychlost v modifikovaných maticích neklesla pod hodnotu 1 a populace tak v simulaci neustále roste. I přesto je ze simulací patrné, že stržení svrchního humusového horizontu způsobí velké skokové zvýšení velikosti populace. Proto je použití tohoto zásahu pro populaci hvozdíku velmi vhodné, obzvláště v případě, kdy by se začala jeho populace pomalu zmenšovat v důsledku postupující sukcese, zvýšené herbivorie semen či v důsledku extrémního počasí a následnému velkému úhynu kvetoucích rostlin.

4.3 Vliv herbivorie na populační dynamiku

Podle očekávání jsem u napadených tobolek zaznamenala nižší počet vyprodukovaných semen, a to téměř 4 krát. Podle studie, zkoumající vliv herbivorie na druh *Silene vulgaris* zkonsumuje herbivor vždy celý obsah tobolky (cca 55 semen) a navíc zkonsumuje přibližně 30 % všech tobolek (Pettersson, 1991), u hvozdíku je napadáno průměrně 15 % tobolek (kromě roku 2014) a herbivor ne vždy zkonsumuje celý jejich obsah. Studie, která zkoumala herbivorii u ohroženého druhu *Synthyris bullii* zjistila, že pokud je tobolka napadená, obsahuje v průměru 6 krát méně semen než tobolka nenapadená, i když většina tobolek neobsahuje žádná semena (Leja et al., 2015). Můžeme tedy říct, že nižší počet semen v důsledku herbivorie je u rostlinných druhů běžný, avšak důležité je zjistit, do jaké míry má nižší počet semen vliv na populační růstovou rychlost.

Ukázalo se, že vyšší míra herbivorie u hvozdíku sice vždy snižuje populační růstovou rychlost, ale pouze v jednom roce měla herbivorie za následek statisticky významné snížení růstu populace. Podobně i studie, která sledovala vliv herbivorie semen na druh *Lithospermum ruderale*, zjistila, že herbivorie sice snižuje populační růstovou rychlost studovaného druhu (někdy velmi výrazně), ale ne vždy způsobuje dlouhodobý pokles početnosti populace (Bricker & Maron, 2012). Jiné výsledky ale přinesla studie (Kurkjian et al., 2016), která se zabývala ohroženým druhem *Lupinus constancei*, který má poslední malou populaci v Kalifornii, USA a která je vystavena silné predaci semen. Použili data z monitoringu po sobě jdoucích 10 let a zjistili, že populace pravděpodobně díky predaci semen v příštích 50 letech zanikne. Ovšem pokud by došlo k odstranění predace semen, populační růstová rychlost by se opět zvýšila nad hodnotu 1 a populace by rostla. Také podle mých výsledků je důležité, jak je silná míra herbivorie. Pokud by totiž nastal scénář, kdy by teoreticky herbivor napadl všechny tobolky hvozdíku, populační růstová rychlost by v každém roce byla jen mírně větší než 1 a počet rostlin na lokalitě by byl výrazně nižší než při současné míře herbivorie. Navíc s postupující sukcesí by vyšší míra herbivorie mohla mít vážnější důsledky. Při výzkumu druhu *Alliaria petiolata* Biswas et al. (2015) zjistili, že různé faktory prostředí jako například hustota vegetace nebo půdní vlhkost mohou zesilovat účinky herbivorie. Díky vysokému přežívání kvetoucích rostlin hvozdíku by však i při zvýšeném tlaku herbivora mohla populace v NPP Kleneč přežít mnoho let. A to proto, že v prvním

roce po stržení svrchního humusového horizontu sice nejvíce populační růstovou rychlost ovlivňuje produkce semen, ale tento vliv se časem snižuje. Pro populaci je potom i nadále produkce semen významná, ale už ne tolik jako právě přežívání kvetoucích rostlin, na kterém je populace hvozdíku závislá.

S rostoucí populací hvozdíku na lokalitě se zároveň očekával narůst populace herbivora a zvyšující se procentuální napadení tobolek hvozdíku (Skuhrovec, 2009). Až na rok 2014 je ale po celou dobu procentuální napadení hvozdíku poměrně nízké. Z toho vyplývá, že populaci herbivora zřejmě ovlivňují nějaké podmínky prostředí, které omezují nárůst jeho populace a v roce 2014 mohly být tyto faktory prostředí pro populaci herbivora extrémně příznivé, proto bylo procentuální napadení tobolek signifikantně nejvyšší. Heřman (2009) zkoumal druh *Cnephasia longana* na lokalitě NPP Kleneč a uvádí, že kolísání populační hustoty tohoto druhu může být způsobeno například počasím nebo přežitím období kuklení, které je pro druh nejkritičtější. Mohly by mít význam také faktory, které ovlivňují dobu páření, protože ve studii zabývající se druhem *Cnephasia jactatana* zjistili, že pokud se doba páření opozdí, sníží se tak reprodukční potenciál druhu až o 88 % (Jiménez – Pérez & Wang, 2003).

Procento napadení tobolek u hvozdíku je v jednotlivých letech tedy velmi podobné, kromě roku 2014, kdy se procentuální napadení tobolek zvýšilo z průměrných cca 15 % na 50 %. To se ale vůbec neodráží v růstové rychlosti populace, která je pro přechodový rok 2014/2015 dokonce vyšší než v předchozím i následujícím roce. Během studie (Leja et al., 2015), která probíhala tři roky, nebyly rozdíly v procentuálním napadení mezi lety průkazné, ale procento napadení pozitivně korelovalo s velikostí populace v každém roce. U hvozdíku se herbivorie semen neodráží v populační růstové rychlosti zřejmě proto, že predace semen není tak vysoká a navíc není produkce semen pro populační růstovou rychlost nejvýznamnější.

4.4 Ochranařská doporučení

Výsledky této práce naznačují, že i přes postupující sukcesí se populace hvozdíku nadále mírně zvětšuje. Ale pokud by se lokalita ponechala bez managementových zásahů, populace by rostla jen pomalu a mohla by být náchylnější k náhodným katastrofickým událostem. Tehdy by v důsledku například extrémního sucha mohlo uhynout mnoho kvetoucích rostlin a populace by v dalších letech začala

vymírat. Proto by bylo vhodné po několika letech opět strhnout svrchní humusový horizont na části lokality, čímž by znovu došlo k rychlému nárůstu početnosti populace hvozdíku a populace by se tak více stabilizovala. Také je nutné sledovat populaci herbivora v NPP Kleneč. Zatím sice nemá na populační růstovou rychlost hvozdíku významný vliv, ale pokud by došlo k jeho přemnožení nebo pokud by jeho populace začala narůstat s populací hvozdíku, mohlo by dojít k výraznému poklesu početnosti populace hvozdíku. Stejně tak pokud by se k herbivorii přidaly nějaké další negativní faktory prostředí, touto kombinací by mohla populace hvozdíku začít klesat.

5. Závěr

Početnost populace hvozdíku na lokalitě NPP Kleneč postupně roste, přestože se populační růstová rychlost s postupující sukcesí pomalu snižuje. Klíčivost semenáčků je během let přibližně stejná, ale největší vliv na populační růstovou rychlost měla v prvním roce po stržení svrchního humusového horizontu. V dalších letech už je pro populaci hvozdíku nejvýznamnější přežívání kvetoucích rostlin.

Klíčení semenáčků na plochách s různou dobou od stržení, tedy na plochách stržených před 17, 7 a 1 rokem (1999, 2009 a 2015), je ve všech plochách poměrně vysoké, ale větších rozměrů dosahují nové semenáčky na ploše stržené v roce 2015. Navíc se jako zásadní problém na plochách stržených před delší dobou jeví růst semenáčků. Na ploše stržené v roce 1999 semenáčky sice vyklíčí, ale poté již téměř nerostou a postupem času uhynou. Naopak na ploše stržené v roce 2015 semenáčky rostou rychle a některé v dalším roce dokonce kvetou. Z toho plyne, že strhávání svrchního humusového horizontu je dobrým zásahem pro oživení a rychlejší růst populace hvozdíku.

I přes to, že je vliv herbivora na počet semen poměrně značný, není v tuto chvíli pro populaci hrozbou. Procentuální napadení tobolek hvozdíku je během let poměrně stabilní (kromě roku 2014), což znamená, že se populace herbivora nezvyšuje spolu se zvětšující se populací hvozdíku.

Vytyčených cílů se tedy do určité míry podařilo dosáhnout. Podle výsledků by se v příštích deseti letech neměla populační růstová rychlost dostat pod hodnotu 1, tedy populace by měla neustále mírně růst. I přes toto zjištění by bylo vhodné po určité době opět přistoupit ke stržení svrchního humusového horizontu. Simulace ukazují, že tento zásah způsobí mnohonásobné zvýšení početnosti populace hvozdíku, což by bylo žádoucí především v případě, kdy by se začala jeho populace pomalu zmenšovat v důsledku postupující sukcese či v důsledku extrémního počasí a následného velkého úhynu kvetoucích rostlin. Navíc by bylo žádoucí dále sledovat vývoj populace herbivora. Zatím se pro populační růstovou rychlost hvozdíku nejvíce jeví jako problém, ale v případě jeho přemnožení by mohla mít herbivorie vážné následky pro jeho populaci.

6. Seznam použité literatury

- Alvarez-Buylla, E. R. & Slatkin, M. (1994). Finding confidence limits on population-growth rates - 3 real examples revised. *Ecology*, 75, 255 – 260.
- Bělohoubek, J. (2006). Bude český endemit zachráněn? *Ochrana Přírody*, 61, 208 – 212.
- Bělohoubek, J. (2008). Záchranný program pro hvozdík písečný český (*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus* (Novák) O. Schwarz). AOPK ČR, Ústí nad Labem
- Biswas, S. R., Kotanen, P. M., Kambo, D. & Wagner, H. H. (2015). Context-dependent patterns, determinants and demographic consequences of herbivory in an invasive species. *Biological Invasions*, 17, 165 – 178.
- Boisvenue, C., & Running, S. W. (2006). Impacts of climate change on natural forest productivity - evidence since the middle of the 20th century. *Global Change Biology*, 12, 862–882.
- Bricker, M. & Maron, J. (2012). Postdispersal seed predation limits the abundance of a long-lived perennial forb (*Lithospermum ruderale*). *Ecology*, 93, 532 – 543.
- Buhler, C. & Schmid, B. (2001). The influence of management regime and altitude on the population structure of *Succisa pratensis*: implications for vegetation monitoring. *Journal of Applied Ecology*, 38, 680 – 698.
- Bucharova, A., Brabec, J. & Münzbergová, Z. (2012). Effect of land use and climate change on the future fate of populations of an endemic species in central Europe. *Biological Conservation*, 145, 39 – 47.
- Caswell, H. (2001). *Matrix population models: construction, analysis and interpretation, 2nd edition* (p. 328). Sinauer Associates, Sunderland, Massachusetts, USA.

- Crawley, M. J. (1989). Insect herbivores and plant population dynamics. *Ann. Rev. Entomol.*, 34, 531 – 564.
- Crone, E. E., Ellis, M. M., Morris, W. F., Stanley, A., Kaye, T. N., Bell, T., ... Menges, E. S. (2013). Ability of matrix models to explain the past and predict the future of plant populations. *Conservation Biology*, 27, 968–978.
- Černá, L. & Münzbergová, Z. (2013). Comparative Population Dynamics of two closely related species differing in ploidy level. *Plos one*, 8.
- Dechoum, M. S., Zenni, R. D., Castellani, T. T., Zalba, S. M. & Rejmánek, M. (2015). Invasions across secondary forest successional stages: effects of local plant community, soil, litter, and herbivory on *Hovenia dulcis* seed germination and seedling establishment. *Plant Ecology*, 216, 823 – 833.
- Dostálek, T. (2012). *Populační studie a vegetační monitoring hvozdíku písečného českého*. Zpráva pro AOPK ČR.
- Ehrlén, J. (2003). Fitness components versus total demographic effects: evaluating herbivore impacts on a perennial herb. *The American Naturalist*, 162, 796 – 810.
- Enyedi, Z. M., Ruprecht, E. & Deak, M. (2008). Long-term effects of the abandonment of grazing on steppe-like grasslands. *Applied Vegetation Science*, 11, 55 – 62.
- Farrington, S. J., Muzika, R. M., Drees, D., & Knight, T. M. (2009). Interactive effects of harvest and deer herbivory on the population dynamics of American ginseng. *Conservation Biology*, 23, 719 – 728.
- Gerža, M. (2009). Endemismus v České republice: Rostliny 1. část. *Ochrana Přírody*, 2, 12 – 15.

- Gockenbach, M. S. (1999). A practical introduction to Matlab (updated for Matlab 5). Michigan Technological University.
- Grulich, V. (2012). Red list of vascular plants of the Czech Republic: 3rd edition. *Preslia*, 84, 631 – 645.
- Herben, T. & Münzbergová, Z. (2002). Zpracování geobotanických dat v příkladech. Část II. Data o populační biologii. Praha, Univerzita Karlova, Přírodovědecká fakulta.
- Heřman, P. (2009). *Lepidopterologický průzkum NPP Kleneč se zaměřením na motýlí fytofágy hvozdíku písečného českého (Dianthus arenarius subsp. bohemicus (Novák) O. Schwartz)* AOPK ČR, Ústí nad Labem.
- Hodge, A., & Fitter, A. H. (2013). Microbial mediation of plant competition and community structure. *Functional Ecology*, 27, 865–875.
- Huang, Z., Liu, S., Bradford, K. J., Huxman, T. E. & Venable, D. L. (2016). The contribution of germination functional traits to population dynamics of a desert plant community. *Ecology*, 97, 250 – 261.
- Hulme, P. E. (1996). Herbivores and the performance of grassland plants: a comparison of arthropod, mollusc and rodent herbivory. *Journal of Ecology*, 84, 43 – 51.
- Jacquemyn, H., Brys, R., Davison, R., Tuljapurkar, S., & Jongejans, E. (2012). Stochastic LTRE analysis of the effects of herbivory on the population dynamics of a perennial grassland herb. *Oikos*, 121, 211–218.
- Jiménez – Pérez, A. & Wang, Q. (2003). Effect of mating delay on the reproductive performance of *Cnephasia jactatana* (Lepidoptera: Tortricidae). *Journal of Economic Entomology*, 96, 592 – 598.

- Jolls, C. L., Maric, J. E., Hamzé, S. I. & Havens, K. (2015). Population viability analysis and the effects of light availability and litter on populations of *Cirsium pitcheri*, a rare, monocarpic perennial of Great Lakes shorelines. *Biological Conservation*, 187, 82 – 90.
- Kahmen, S., Poschlod, P., & Schreiber, K.-F. (2002). Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation*, 104, 319–328.
- Kalůšková, J. (2012). *Genetická variabilita a evoluční vztahy českých endemických zástupců rodu Dianthus*. Diplomová práce (p. 117). Praha: Univerzita Karlova.
- Klaudisová, A. (1987). Studie populační dynamiky ohrožených rostlin. *Památky a Příroda*, 12, 314 – 316.
- Knape, J., & Valpine, P. De. (2010). Effects of weather and climate on the dynamics of animal population time series. *Proceedings of the Royal Society*, 1333, 1–8.
- Kolb, A. (2012). Differential effects of herbivory and pathogen infestation on plant population dynamics. *Plant Ecology*, 213, 315–326.
- Kovanda, M. (1986). Tři příběhy českého hvozdíku. *Živa*, 34, 83 – 84, 128 – 129.
- Kovanda, M. (1990): *Dianthus L. - hvozdík*. - In: Hejný S. & Slavík B. [eds.]: *Květena České republiky 2* (p. 200-213). Praha: Academia.
- Kubát, K., Hrouda, L., Chrtěk, J. jun., Kaplan, Z., Kirschner, J., & Štěpánek, J. (2002). *Klíč ke květeně České republiky* (p. 928). Praha: Academia.
- Kuncová, J., & Bělohoubek, J. (1996). Sledování a posilování populace hvozdíku písčného českého (*Dianthus arenarius* subsp. *bohemicus*) v národní přírodní památce Kleneč. *Příroda*, 6, 163 – 168.

- Kurkjian, H. M., Carothers, S. K. & Jules, E. S. (2016). Seed predation has the potential to drive a rare plant to extinction. *Journal of Applied Ecology*.
- Leimu, R. & Lehtilä, K. (2006). Effects of two types of herbivores on the population dynamics of a perennial herb. *Basic and Applied Ecology*, 7, 224 – 235.
- Leja, M., Chi, K. & Molano-Flores, B. (2015). Presence and intensity of predispersal seed predation in a rare plant in response to habitat quality and population metrics. *Natural Areas Journal*, 35, 542 – 549.
- Lennartsson, T. & Oostermeijer, J. G. B. (2001). Demographic variation and population viability in *Gentianella campestris*: effects of grassland management and environmental stochasticity. *Journal of Ecology*, 89, 451 - 463.
- Lyons, A., Ashton, P. A., Powell, I. & Oxbrough, A. (2017). Impacts of contrasting conservation grazing management on plants and carabid beetles in upland calcareous grasslands. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 244, 22 – 31.
- Maron, J. & Crone, E. (2006). Herbivory: effects on plant abundance, distribution and population growth. *The Royal Society*, 273, 2575 – 2584.
- Münzbergová, Z. (2005). Determinants of species rarity: population growth rates of species sharing the same habitat. *American Journal of Botany*, 92, 1987-1994.
- Paine, L. K & Ribic, C. A. (2002). Comparison of riparian plant communities under four land management systems in southwestern Wisconsin. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 92, 93 – 105.
- Pettersson, M. (1991). Flower herbivory and seed predation in *Silene vulgaris* (*Caryophyllaceae*): effects of pollination and phenology. *Holarctic Ecology*, 14, 45 – 50.

- Picó, F. X. & Riba, M. (2002). Regional-scale demography of *Ramonda myconi*: Remnant population dynamics in a preglacial relict species. *Plant Ecology*, 161, 1 – 13.
- Pino, J., Picó, F.X. & de Roa, E. (2006). Population dynamics of the rare plant *Kosteletzkya Pentacarpos* (Malvaceae): a nine-year study. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 153, 455 – 462.
- Pykälä, J., Luoto, M., Heikkinen, R. K. & Kontula, T. (2005). Plant species richness and persistence of rare plants in abandoned semi-natural grasslands in northern Europe. *Basic and Applied Ecology*, 6, 25 – 33.
- R Development Core Team (2015). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Sharitz, R. R., & McCormick, J. F. (1973). Population dynamics of two competing annual plant species. *Ecology*, 54, 723–740.
- Schemske, D. W., Husband, B. C., Ruckelshaus, M. H., Goodwillie, C., Parker, I. M., & Bishop, J. G. (1994). Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology*, 75, 584–606.
- Silvertown, J., & Charlesworth, D. (2001). *Introduction to plant population biology* (p. 347). Oxford.
- Skuhrovec, J. (2008a). *Výsledky faunistického průzkumu nosatcovitých brouků (Coleoptera: Curculionoidea) NPP Kleneč (střední Čechy) a návrh změn managementových aktivit*. Zpráva pro AOPK ČR.
- Skuhrovec, J. (2008b). *Výsledky entomologického průzkumu v NPP Kleneč (střední Čechy) zaměřeného na vztah mezi fytofágním nosatcem *Hypera arator* (Linnaeus, 1758) a populací hvozdíku písečného českého (*Dianthus arenarius**

subsp. bohemicus) a návrh změn managementových aktivit. Zpráva pro AOPK ČR.

Skuhrovec, J. (2009). *Výsledky entomologického průzkumu v NPP Kleneč (střední Čechy) zaměřený na nosatcovité brouky (Coleoptera: Curculionoidea), včetně fytofága hvozdíku – nosatce *Hypera arator*; a návrh změn managementových aktivit.* Zpráva pro AOPK ČR.

Smith, M., Caswell, H., & Mettler-Cherry, P. (2005). Stochastic flood and precipitation regimes and the population dynamics of a threatened floodplain plant. *Ecological Applications*, 15, 1036 – 1052.

Šimová, K. (2010). *Management chráněných území na písčinách.* Bakalářská práce (p. 56). Praha: Univerzita Karlova.

Špalová, Z. (2010). *Populační dynamika druhu *Dianthus arenarius subsp. bohemicus*.* Bakalářská práce (p.30). Praha: Univerzita Karlova.

Špalová, Z. (2011). *Sledování populační dynamiky druhu *Dianthus arenarius subsp. bohemicus*.* Zpráva pro AOPK ČR.

Vítová J., Vít P. & Suda J. (2015). Rare occurrence of reciprocal hybridization in a sympatric population of the Czech stenoendemic *Dianthus arenarius subsp. bohemicus* and widespread *D. carthusianorum*. *Preslia*, 87, 329 – 345.

Web 1: <http://www.zachranneprogramy.cz>

7. Seznam obrázků

- Obrázek 1: Plán ploch v NPP Kleneč. Plochy pro sledování populační dynamiky hvozdíku.....16
- Obrázek 2: Životní fáze hvozdíku. Zleva: semenáček; malá dospělá nekvetoucí rostlina; velká dospělá nekvetoucí rostlina; dospělá kvetoucí rostlina.....18
- Obrázek 3: Plán ploch v NPP Kleneč. Plochy pro sledování vlivu sukcese na klíčení, přežívání a růst semenáčků na třech stržených částech (1999, 2009, 2015).....21
- Obrázek 4: Napadená tobolka s okrouhlou dírkou (vlevo). Tobolky s připevněnými pytlíčky (vpravo).....26

8. Seznam tabulek

Tabulka 1: Počty všech rostlin a počty kvetoucích rostlin hvozdíku v NPP Kleneč v letech 2010 – 2017.....	28
Tabulka 2: Populační přechodové matice pro roky 2011 – 2017. 1 = semenáček, 2 = malá nekvetoucí rostlina, 3 = velká nekvetoucí rostlina, 4 = kvetoucí rostlina...	31
Tabulka 3: Počet semen a klíčivost semenáčků (v procentech) v jednotlivých letech.....	32
Tabulka 4: Hodnoty populačních růstových rychlostí (λ) a jejich 95 % konfidenčních intervalů pro každý přechodový interval.....	33
Tabulka 5: Hodnoty populačních růstových rychlostí (λ) a jejich 95 % konfidenčních intervalů pro každý přechodový interval pro tři různé scénáře	44

9. Seznam grafů

Graf 1: Vývoj počtu všech rostlin hvozdíku v letech 2010 – 2017 v NPP Kleneč na sledované ploše.....	29
Graf 2: Vývoj počtu kvetoucích rostlin hvozdíku v letech 2010 – 2017 v NPP Kleneč na sledované ploše.....	29
Graf 3: Populační růstové rychlosti (λ) a jejich 95 % konfidenční intervaly pro jednotlivé přechody.....	33
Graf 4: Stabilní velikostní složení pro jednotlivé roky.....	34
Graf 5: Skutečné velikostní složení pro jednotlivé roky.	35
Graf 6: Elasticity a jejich 95 % konfidenční intervaly pro přechody mezi jednotlivými fázemi v životním cyklu mezi roky 2011 a 2017.....	36
Graf 7: Klíčivost semen na třech plochách s různou dobou stržení (1999, 2009, 2015).....	37
Graf 8: Velikost vyklíčených semenáčků na jaře 2016 na třech plochách s různou dobou stržení (1999, 2009, 2015).	38
Graf 9: Růst semenáčků na třech plochách s různou dobou stržení (1999, 2009, 2015).	39
Graf 10: Populační růstové rychlosti (λ) a jejich 95 % konfidenční intervaly pro různé roky stržení svrchního humusového horizontu na lokalitě.....	40
Graf 11: Vývoj celkového počtu rostlin podle jednotlivých scénářů managementu na lokalitě NPP Kleneč.....	41

Graf 12: Počet semen v napadených a nenapadených tobolkách hvozdíku.....	42
Graf 13: Průměrné procento napadení tobolek s $1.96 \cdot SE$ (střední chyba průměru) v jednotlivých letech.....	43
Graf 14: Souhrnný graf populačních růstových rychlostí a jejich 95 % konfidenčních intervalů pro všechny scénáře napadení	45
Graf 15: Vývoj počtu rostlin v letech 2011 – 2017 podle vývoje populační růstové rychlosti pro všechny scénáře napadení	46

10. Přílohy

Příloha 1: Tabulka s rozloženými přechody kvetoucích rostlin. Populační přechodové matice, kde jednotlivé prvky určují pravděpodobnost možného přechodu životní fáze v jednom roce (čas t) do životní fáze v následujícím roce (čas $t + 1$) pro roky 2011 – 2017. 1 = semenáček, 2 = malá nekvetoucí rostlina, 3 = velká nekvetoucí rostlina, 4 = kvetoucí rostlina (přežívání a reprodukce dohromady). Přežívání kvetoucích rostlin (přežívání) a produkce kvetoucí rostliny (reprodukce).

Přechod 2011/2012		čas t					
		1	2	3	4	přežívání	reprodukce
čas $t+1$	1	0.00	0.00	0.00	4.06	0.00	4.06
	2	0.25	0.57	0.13	0.46	0.00	0.46
	3	0.13	0.00	0.25	0.25	0.00	0.25
	4	0.50	0.00	0.38	1.02	0.89	0.13
Přechod 2012/2013		čas t					
		1	2	3	4	přežívání	reprodukce
čas $t+1$	1	0.00	0.00	0.00	9.08	0.00	9.08
	2	0.69	0.11	0.11	0.23	0.00	0.23
	3	0.12	0.61	0.22	0.30	0.15	0.15
	4	0.02	0.11	0.44	0.85	0.85	0.00
Přechod 2013/2014		čas t					
		1	2	3	4	přežívání	reprodukce
čas $t+1$	1	0.00	0.00	0.00	9.64	0.00	9.64
	2	0.56	0.67	0.06	0.23	0.06	0.17
	3	0.02	0.11	0.48	0.20	0.03	0.17
	4	0.01	0.00	0.36	0.90	0.90	0.00
Přechod 2014/2015		čas t					
		1	2	3	4	přežívání	reprodukce
čas $t+1$	1	0.00	0.00	0.00	9.88	0.00	9.88
	2	0.58	0.62	0.06	0.24	0.02	0.22
	3	0.03	0.13	0.49	0.17	0.07	0.10
	4	0.01	0.04	0.40	1.00	0.85	0.10
Přechod 2015/2016		čas t					
		1	2	3	4	přežívání	reprodukce
čas $t+1$	1	0.00	0.00	0.00	3.95	0.00	3.95
	2	0.55	0.67	0.07	0.05	0.03	0.02
	3	0.01	0.11	0.48	0.10	0.10	0.00
	4	0.01	0.01	0.37	0.71	0.71	0.00
Přechod 2016/2017		čas t					
		1	2	3	4	přežívání	reprodukce
čas $t+1$	1	0.00	0.00	0.00	5.73	0.00	5.73
	2	0.69	0.71	0.12	0.01	0.01	0.00
	3	0.02	0.11	0.64	0.15	0.12	0.03
	4	0.00	0.01	0.20	0.87	0.87	0.00

Příloha 2: Graf s rozloženými přechody kvetoucích rostlin. Elasticity a jejich 95% konfidenční intervaly pro přechody mezi jednotlivými fázemi v životním cyklu pro každý přechodový interval mezi roky 2011 a 2017. Elasticity kvetoucích rostlin jsou rozloženy do dvou kategorií. Přežívání kvetoucích rostlin (kvetoucí_P) a reprodukce kvetoucích rostlin (kvetoucí_R).

